

4 种白蜡的耐盐性响应特征与综合评价

燕丽萍¹, 吴德军^{1*}, 王因花¹, 刘翠兰¹, 束德峰², 任 飞¹

(1 山东省林业科学研究院/山东省林木遗传改良重点实验室, 济南 250014; 2 齐鲁师范学院生命科学院, 山东章丘 250200)

摘要:以 1 年半生绒毛白蜡、美国红栎、美国白栎和中国白蜡实生苗为材料, 进行为期 28 d 的水培试验, 通过测定 4 种 NaCl 浓度(0、40、80、120 mmol/L)处理下其形态、生长量、膜透性、抗氧化酶系统、叶绿素含量以及光合参数等指标的变化特征, 并通过相关分析、主成分分析和隶属函数法对 4 种白蜡进行了综合耐盐性分析与评价, 以明确盐胁迫条件下 4 种白蜡植物的生理响应特征及其耐盐性差异, 为盐碱地绿化树种筛选提供科学依据。结果表明:(1) 盐胁迫条件下, 4 种植物形态特征受到不同程度影响, 相对株高生长量都受到抑制; 叶片膜透性和丙二醛含量随盐浓度的增加而增加, 而叶绿素含量随盐浓度的增加而减少。(2) 不同盐浓度处理下, 4 个白蜡植物叶片过氧化物酶活性呈先上升后下降的变化趋势, 其峰值出现在 40 或 80 mmol · L⁻¹ NaCl, 超氧化物歧化酶活性变化规律不完全相同; 随着 NaCl 浓度的增加, 4 种白蜡树种叶片的平均净光合速率都呈现下降的趋势, 但绒毛白蜡升降趋势较平缓, 胞间 CO₂ 浓度、气孔导度和蒸腾速率变化没有明显的规律性。(3) 耐盐性综合评价结果显示, 4 种白蜡树种的耐盐性大小为绒毛白蜡 > 美国白栎 > 美国红栎 > 中国白蜡, 这与盐害形态症状表现的结果排序相一致。研究发现, 4 种白蜡树种在盐胁迫下的生长、生理响应明显不同, 耐盐性存在明显差异; 绒毛白蜡和美国白栎在盐胁迫下的抗氧化酶活性更强, 光合能力和生长受到的影响更小, 具有更优异的耐盐能力, 可优先作为中国沿海地区盐碱地造林绿化树种或抗逆育种的主要试验材料。

关键词:白蜡属; 耐盐性; 综合评价; 生理响应

中图分类号: Q945.78 **文献标志码:** A

Salt Tolerance Response and Comprehensive Evaluation for Four Kinds of *Fraxinus*

YAN Liping¹, WU Dejun^{1*}, WANG Yinhu¹, LIU Cuilan¹, SHU Defeng², REN Fei¹

(1 Shandong Provincial Academy of Forestry/Shandong Provincial Key Laboratory of Forest Tree Genetic Improvement, Ji'nan 250014, China; 2 Life Sciences College, Qilu Normal University, Zhangqiu, Shandong 250200, China)

Abstract: The physiological response characteristics and salt tolerance diversity of four kinds of *Fraxinus* were studied under salt stress to provide scientific basis for the selection of landscaping tree species in saline-alkali land. A 28-day hydroponic experiment was conducted with one-and-a-half-year-old seedlings of *Fraxinus velutina*, *F. pennsylvanica*, *F. americana* and *F. chinensis* as materials. Their morphology, growth, membrane permeability, antioxidant enzyme activity, chlorophyll content and photosynthetic parameters under NaCl treatments of four concentrations (0, 40, 80, 120 mmol/L) were measured and comprehensively analyzed and evaluated by correlation analysis, principal component analysis and membership function method. The result showed that: (1) under salt stress, the morphological characteristics, relative

收稿日期: 2019-03-09; 修改稿收到日期: 2019-07-03

基金项目: “十二五”科技支撑计划专题(2013BAD01B06-6); 山东省科技发展计划项目(2014GNC111006)

作者简介: 燕丽萍(1980-), 女, 博士, 高级工程师, 主要从事林木生物技术研究。E-mail: ylp_982@163.com

* 通信作者: 吴德军, 研究员, 主要从事林木遗传育种研究。E-mail: sdlky412@163.com

plant height and growth of four species were inhibited. Membrane permeability and malondialdehyde (MDA) content increased with the raising of salt concentration, while chlorophyll content decreased. (2) With the rising salt concentrations, the activity of POD in leaves of *Fraxinus* plants first increased and then decreased, with its peak appeared at 40 or 80 mmol · L⁻¹, though SOD enzyme activity showed different fluctuations. (3) Average net photosynthetic rate (P_n) of leaves of four species decreased with the rising NaCl concentration, in which the rate of *F. velutina* decreased gently. Intercellular CO₂ concentration (C_i), stomatal conductance (G_s) and transpiration rate (T_r) were changed with no obvious regularity. (4) The comprehensive evaluation of salt tolerance of these four species reached the following conclusions: *F. velutina* > *F. americana* > *F. pennsylvanica* > *F. chinensis* which shares the same tendency of the morphologic symptoms of salt damage. Therefore, *F. velutina* and *F. americana* can be the main experimental materials for stress resistance breeding and be the important species for afforestation in saline-alkali land in coastal areas of China.

Key words: *Fraxinus*; salt resistance; comprehensive evaluation; physiological responses

在中国东北、华北和生态脆弱的西北内陆地区以及沿海地带广泛分布着滨海盐土,总面积约 1 亿 hm² 以上^[1]。盐分是限制植物在盐碱地生长的主要因子,严重制约了盐碱地区生态环境的稳定。通过植物耐盐指标的综合评价筛选,选育出能在盐碱地上造林绿化的耐盐树种,对改善该地区的生态系统、减少土壤盐渍化危害具有非常重要意义^[2]。

近年来,关于白蜡 (*Fraxinus*) 耐盐相关研究较多,例如,杨静等考察了盐胁迫下美国白蜡 (*Fraxinus americana* L.) 和滨梅 (*Prunus maritima* Marshall) 根系超微结构的变化^[3];彭方仁等^[4]采用温室盆栽方法,研究了不同浓度 NaCl 胁迫对常绿白蜡 (*Fraxinus griffithii* Clarke)、刺槐 (*Robinia pseudoacacia* L.) 和楸树 (*Catalpa bungei* C. A. Mey.) 等 5 个树种 1 年生实生苗叶片叶绿素荧光参数的影响;常越霞^[5]以 3 年生金叶白蜡 (*Fraxinus chinensis* ‘Jingguan’) 扦插苗、芽接苗和实生苗为试材,探讨了不同浓度 NaCl 胁迫对 3 种苗木的叶绿素含量、光合荧光参数和过氧化物酶 (POD) 活性等生理生化指标的影响;刘翠兰等^[6]研究了在不同浓度 NaCl 胁迫下白蜡杂交苗的生长与生理响应;吴敏等^[7]在盐胁迫下研究了盐碱地和非盐碱地绒毛白蜡 (*Fraxinus velutina* L.) 种子的发芽和生理特性;刘玉涛等^[8]采用不同隔盐措施研究了滨海盐碱地白蜡光合作用日变化的影响。

以上研究主要集中在白蜡与其他不同树种、白蜡同一树种无性系间耐盐性比较,白蜡同一树种实生苗以及耐盐生理特性等方面的研究,而对于白蜡属种间耐盐性差异研究鲜有报道。白蜡属 (*Fraxinus*) 隶属木犀科 (Oleaceae), 全世界 70 余种, 中国约 30 种, 不同的白蜡种分布在不同地理区域, 受气

候土壤条件的长期影响, 适应不良生态环境条件的能力上可能存在明显的差异。因此, 本研究以 4 个白蜡种为试材, 通过 4 种不同浓度 NaCl 处理, 考察 NaCl 胁迫下植株生物量积累、叶绿素含量、电导率及光合特性的变化, 探讨不同白蜡种对 NaCl 胁迫的响应特征与方式, 初步评价不同白蜡种的耐盐性, 对耐盐植物或品种的筛选和盐碱地恢复与重建具有重要的意义。

1 材料和方法

1.1 植物材料

试验材料选用播种于轻基质无纺布容器中 1 年半生绒毛白蜡、美国红栎 (*Fraxinus pennsylvanica* Marsh)、美国白栎 (*Fraxinus americana* L.) 和中国白蜡 (*Fraxinus chinensis*) 实生苗, 4 种苗木均来源于山东省林业科学研究院饮马泉苗圃。轻基质无纺布容器的规格为直径 10 cm、高度 12 cm, 基质由椰糠、炉灰和珍珠岩按照体积 4 : 2 : 1 的比例混合而成, 用 3% 的高锰酸钾进行消毒处理。选取生长良好, 长势基本一致的植株, 自来水冲洗根系后进行盐胁迫水培试验。

1.2 试验设计

2015 年 6 月 15 日, 将生长一致幼苗转入 1/4 Hogland 溶液的水培环境缓苗 3 d 后, 对 4 种白蜡树进行盐处理。共设计 4 种 NaCl 浓度处理液, 其均由 1/4 Hogland 营养液配制成, 其 NaCl 浓度分别为 0 (CK)、40、80、120 mmol · L⁻¹, 每处理 3 次重复, 每重复 10 株。为防止盐液渗漏, 加盐方式采取多次加盐, 逐级递增, 80 和 120 mmol · L⁻¹ 盐处理, 第 1 次加盐 40 mmol · L⁻¹, 按照基质的渗透能力, 每隔 6 h 再加 40 mmol · L⁻¹, 达到预期设定浓

度为止。处理期间温室中的温度保持在 25~30 ℃, 并且保持 16 h 的光周期。各浓度处理 28 d 后测定各项指标, 并且观察记录各树种的盐害症状。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 植株生态形态特征 4 个树种在不同浓度 NaCl 的 1/4 Hogland 营养液处理第 28 天时, 采用米尺测量各植株的高度, 从地面到最高枝条之间的距离即为株高, 精确度 0.1 cm。各树种每处理测量 30 株, 测定 NaCl 胁迫前后的株高 H1 和 H2, 株高生长量为 H2-H1, 株高相对生长量为盐处理株高生长量/对照的株高生长量, 取其平均值。同时记录叶片的颜色和形态特征。

1.3.2 植株生理指标 每株取相同部位功能叶 2 片, 去除叶脉后用于以下生理指标的测定。叶片膜透性的测定采用刘炳响^[9]的方法, 叶绿素含量(乙醇法)和丙二醛(MDA)含量测定参照岳利军等的方法^[10], 超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)活性测定参照林雪峰等的方法^[11]。每个指标测定 3 次重复。

1.3.3 光合气体交换参数 4 种树种每个处理分别随机选取 3 株, 每株选取第 3 片功能叶, 采用美国 PP Systems 公司生产制造的 CIRAS-2 光合仪, 选晴天于 8:30~11:00 测定植株叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i) 和蒸腾速率(T_r)。测定条件: 开放式气路, CO_2 浓度约为 385 $\mu mol \cdot mol^{-1}$ 左右, 光合有效辐射(PAR)为 1 300~1 600 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 。

1.4 数据处理与统计分析

试验数据利用 Excel 2016 软件进行处理和制图, 再用 SPSS 19.0 统计软件进行单因素方差分

析(one-way ANOVA)、相关性分析、差异显著性分析和主成分分析, 采用隶属函数法求出耐盐性的综合评价, 并进行耐盐性排序^[12]。

2 结果与分析

2.1 NaCl 胁迫对白蜡植株形态特征及生长的影响

随着 NaCl 浓度的增加, 供试 4 个白蜡树种叶片的受害症状逐渐显现, 但各树种间受害症状存在明显的差异(表 1)。其中, NaCl 浓度为 40 $mmol \cdot L^{-1}$ 时, 各白蜡树种的叶片均为绿色、生长正常, 说明白蜡均能忍耐一定的盐胁迫环境。在 80 $mmol \cdot L^{-1}$ NaCl 浓度处理下, 植株叶片受害症状开始出现, 并存在一定的差异, 并以中国白蜡下层黄叶较多, 美国红栎中上部也有黄叶出现。当 NaCl 处理浓度达 120 $mmol \cdot L^{-1}$ 水平, 中国白蜡出现大量叶片干枯, 并有明显的落叶现象, 而绒毛白蜡部分叶片变黄。因此, 从表型症状可以初步评定 4 种白蜡树种的耐盐能力为: 绒毛白蜡(R) > 美国白栎(B) > 美国红栎(H) > 中国白蜡(Z)。

同时, 不同浓度盐胁迫对 4 种白蜡树生长量具有直接的影响, 各树种的株高相对生长量均随着盐浓度的升高呈现降低的趋势(图 1)。其中, 中国白蜡的相对株高生长量受盐胁迫的影响最明显, 在各浓度盐胁迫处理下均显著低于对照(0 $mmol \cdot L^{-1}$), 当盐浓度处理达到 80 $mmol \cdot L^{-1}$ 以上时, 相对株高生长量仅为 16%~22%; 绒毛白蜡的相对株高生长量受盐胁迫的影响最小, 在盐浓度为 40 和 80 $mmol \cdot L^{-1}$ 时与对照无显著差异, 当盐浓度达到 120 $mmol \cdot L^{-1}$ 时相对株高生长量仍为 73%; 美国白栎和美国红栎在盐胁迫处理后的相对生长量分别

表 1 NaCl 胁迫下 4 种植物的形态特征

Table 1 Morphological characteristics of four species of *Fraxinus* under NaCl stress

NaCl 浓度 NaCl concentration ($mmol \cdot L^{-1}$)	树种形态特征 Morphological characteristic of tree species			
	绒毛白蜡(R) <i>F. velutina</i>	美国红栎(H) <i>F. pennsylvanica</i>	美国白栎(B) <i>F. americana</i>	中国白蜡(Z) <i>F. chinensis</i>
0(CK)	叶片颜色、生长正常 Normal color of leaves and growth of plant	叶片颜色、生长正常 Normal color of leaves and growth of plant	叶片颜色、生长正常 Normal color of leaves and growth of plant	叶片颜色、生长正常 Normal color of leaves and growth of plant
40	与对照相比无明显差异 No obvious difference compared with the control group	与对照相比无明显差异 No obvious difference compared with the control group	与对照相比无明显差异 No obvious difference compared with the control group	与对照相比无明显差异 No obvious difference compared with the control group
80	少量叶尖变黄 Few leaf apex became yellow	中上部有黄叶出现 Partial leaves became yellow at middle and upper of plant	少量叶缘干枯 Few leaf margin withered	与对照相比, 下层黄叶较多 More yellow leaves at the bottom compared with the control group
120	中上部部分叶片变黄 Partial leaves became yellow at middle and upper of plant	黄叶明显增多 More leaves obvious became yellow	中上部黄叶出现较多 Partial leaves became yellow at middle and upper of plant	大量叶片干枯, 出现明显的落叶 Most leaves withered and leaves obvious fallen off

为 57%~78% 和 38%~64%, 在盐浓度为 80 和 120 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时显著低于对照。表明盐胁迫对 4 种白蜡植物的生长产生了不同程度的抑制, 与各树种的耐盐能力密切相关。

2.2 盐胁迫对白蜡叶片原生质膜相对透性和丙二醛含量的影响

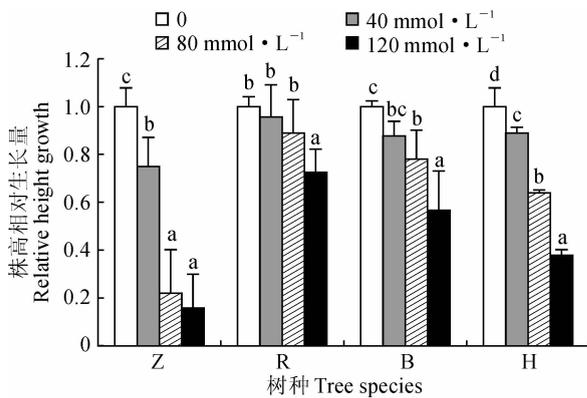
4 个白蜡树种叶片相对电导率随着 NaCl 胁迫浓度的增高呈逐渐上升趋势, 但是 4 种白蜡之间存在差异(图 2, I)。在无盐条件下, 4 个白蜡树种叶片电解质相对渗出率较低, 但无显著差异。在 40 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 盐胁迫下, 中国白蜡与美国红栲、绒毛白蜡与美国白栲间叶片电解质相对渗出率差异均不显著, 但前两者显著高于后两者。在 120 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$

盐浓度胁迫下, 4 个树种叶片电解质相对渗出率差异极显著, 并以中国白蜡最大(36.35%), 美国红栲次之(34.22%), 绒毛白蜡最低(28.34%), 表明绒毛白蜡叶肉细胞膜结构受到的胁迫伤害较小, 耐盐性较强。

同时, 随着 NaCl 浓度的升高, 4 种白蜡叶片的丙二醛(MDA)含量均呈增加的趋势, 其变化趋势与电导率基本一致(图 2, II)。其中, 绒毛白蜡叶片丙二醛含量在不同盐胁迫浓度处理下变化缓慢, 对盐胁迫的反应较稳定; 而中国白蜡和美国红栲在不同盐胁迫处理下急剧上升, 对盐胁迫的反应较敏感。在 NaCl 浓度为 80 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 4 个树种叶片 MDA 含量差异均达到极显著水平; 在 NaCl 浓度 120 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 绒毛白蜡和美国白栲叶片 MDA 含量极显著低于中国白蜡与美国红栲, 而两者间差异不显著。这进一步说明绒毛白蜡和美国白栲受到盐胁迫的过氧化伤害较小。

2.3 NaCl 胁迫对白蜡叶片过氧化物酶和超氧化物歧化酶活性的影响

在不同浓度盐处理下, 4 种白蜡植物叶片 SOD 活性变化特征不同(图 3, I)。其中, 绒毛白蜡和美国白栲叶片 SOD 活性随着盐浓度的升高而迅速升高, 中国白蜡和美国红栲 SOD 活性则随着盐浓度的升高呈先上升后下降的趋势, 其峰值分别出现在浓度 40 和 80 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 。绒毛白蜡叶片的 SOD 活性在 80 和 120 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理下明显增加, 且在 120 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理下变化幅度相对较大, 此时绒毛白蜡叶片 SOD 活性约是中国白蜡和美国红栲的 2 倍, 美国红栲的 1.2 倍。中国白蜡叶片 SOD 活性在整个盐处理过程中相对稳定, 未出现明显的波动。在 120 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理下, 4 种白



R. 绒毛白蜡; H. 美国红栲; B. 美国白栲; Z. 中国白蜡; 相同树种不同字母表示在 0.05 水平上有显著差异; 下同

图 1 不同盐浓度下白蜡株高相对生长量的变化

R. *F. velutina*; H. *F. pennsylvanica*; B. *F. americana*; Z. *F. chinensis*; The same species sharing a different letter

are significantly different according to Duncan's multiple range tests at the 0.05 probability level; The same as below

Fig. 1 Relative height growth of four species of *Fraxinus* under different NaCl concentrations

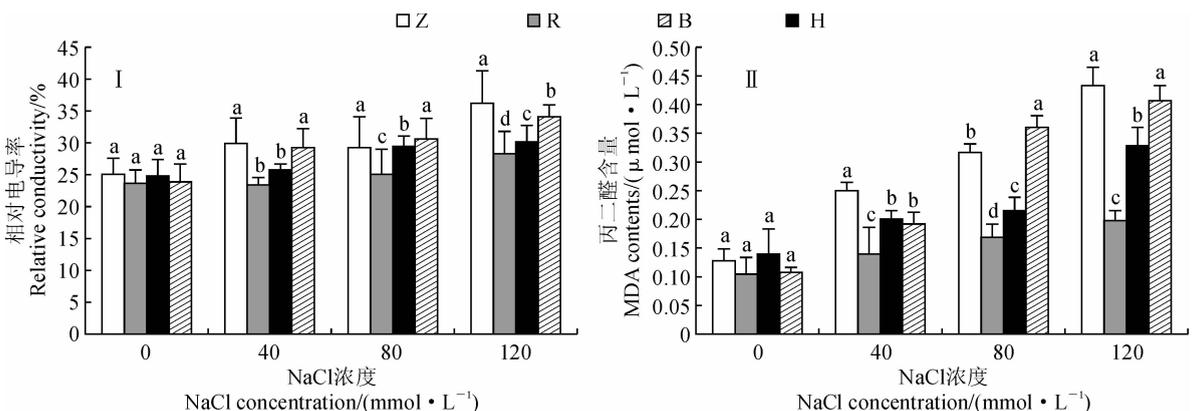


图 2 不同盐浓度下白蜡叶片相对电导率和丙二醛含量的变化

Fig. 2 Relative conductivity and MDA content in leaves of *Fraxinus* under different NaCl concentrations

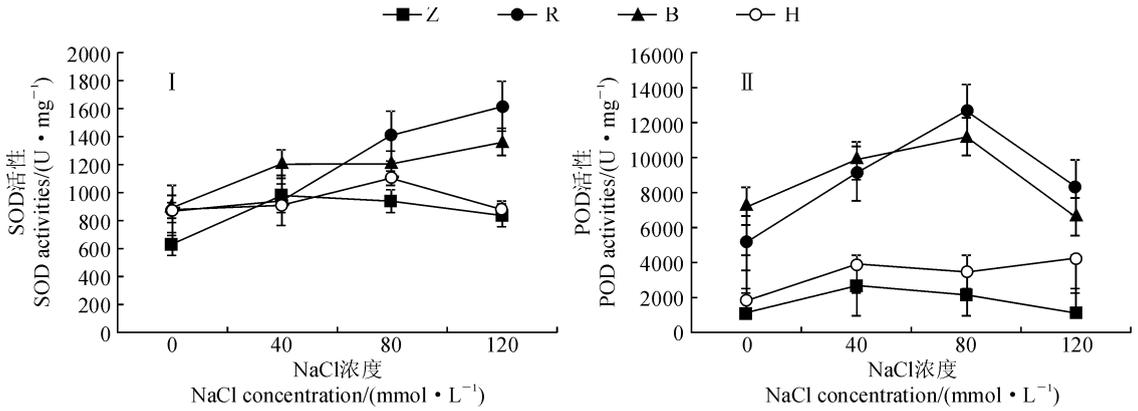


图3 不同盐浓度下白蜡叶片 SOD 和 POD 活性的变化

Fig. 3 SOD and POD activities in leaves of *Fraxinus* under different NaCl concentrations

蜡植物叶片 SOD 活性表现为绒毛白蜡 > 美国白蜡 > 美国红蜡 > 中国白蜡。

同时, 4 个白蜡树种叶片 POD 活性随着盐浓度的升高呈先上升后下降的趋势, 其峰值出现在 40 或 80 mmol · L⁻¹ NaCl 浓度处理; 绒毛白蜡和美国白蜡叶片 POD 活性较为接近, 中国白蜡和美国红蜡叶片 POD 活性含量较为接近(图 3, II)。其中, 绒毛白蜡和美国白蜡叶片 POD 活性在盐处理过程中有明显的上升和下降趋势, 活性变幅较大、相对较高; 而中国白蜡和美国红蜡叶片 POD 活性在盐处理过程中变化幅度较小, 活性较低。绒毛白蜡和美国白蜡 POD 活性在 80 mmol · L⁻¹ NaCl 时显著增加, 均保持较高水平, 为美国红蜡和中国白蜡的 4~6 倍; 随着 NaCl 浓度继续增加到 120 mmol · L⁻¹, 绒毛白蜡和美国白蜡细胞自我调节能力受到明显限制, 细胞膜系统受到严重伤害, 表现出 POD 活性大幅降低, 但仍明显高于美国红蜡和中国白蜡。

2.4 NaCl 胁迫对白蜡叶片叶绿素含量的影响

由图 4 可见, 随着盐胁迫浓度的增加, 4 个白蜡树种叶绿素含量均表现出逐渐减少的趋势, 即盐分胁迫可能降低白蜡叶片的光合能力。在整个盐处理过程中, 绒毛白蜡叶片叶绿素含量变幅较小, 而中国白蜡叶片叶绿素含量变幅较大。其中, 在大于 80 mmol · L⁻¹ NaCl 盐胁迫条件下, 4 个树种叶片叶绿素含量显著差异, 并表现为绒毛白蜡 > 美国白蜡 > 美国红蜡 > 中国白蜡。

2.5 NaCl 胁迫对不同白蜡叶片光合特性的影响

首先, 4 种白蜡树种叶片的平均净光合速率 (P_n) 随着 NaCl 处理浓度的增加都呈现下降的趋势, 但绒毛白蜡下降趋势较平缓(图 5, I)。在 NaCl 浓度 ≤ 40 mmol · L⁻¹ 时, 绒毛白蜡叶片的平均 P_n 显著高于其他 3 个树种, 而美国白蜡、美国红

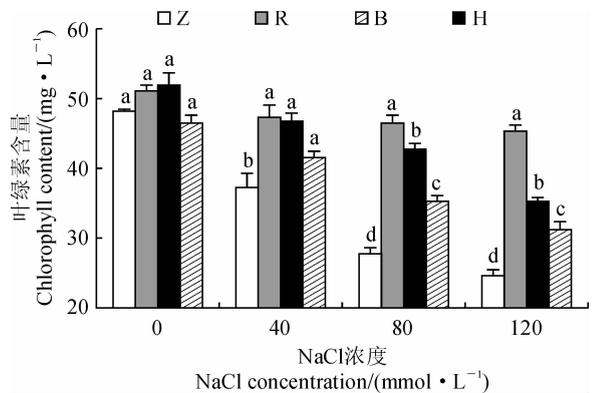


图4 不同盐浓度下白蜡叶片叶绿素含量的变化

Fig. 4 Chlorophyll content in leaves of *Fraxinus* under different NaCl concentrations

蜡、中国白蜡 3 个树种间差异不显著; 而在 NaCl 浓度 ≥ 80 mmol · L⁻¹ 时, 4 个树种间叶片的平均 P_n 差异均达到极显著水平, 绒毛白蜡仍显著高于其他 3 个树种, 并以美国红蜡显著最低。

其次, 随着 NaCl 浓度的升高, 4 种白蜡树种叶片胞间 CO₂ 浓度 (C_i) 变化趋势较为一致, 且处理间变化幅度较小(图 5, II)。其中, 4 个白蜡树种叶片的 C_i 在对照条件下无显著差异; 当 NaCl 浓度在 40 和 80 mmol · L⁻¹ 时, 绒毛白蜡叶片的平均 C_i 显著高于其他 3 个树种, 而其余树种之间无显著差异; 而 NaCl 浓度为 120 mmol · L⁻¹ 时, 美国白蜡、绒毛白蜡和美国红蜡间叶片 C_i 无显著差异, 但它们均显著高于中国白蜡。

再次, 随着 NaCl 处理浓度的增加, 4 种白蜡树种叶片的蒸腾速率 (T_r) 变化趋势不完全一致(图 5, III)。其中, 美国白蜡、美国红蜡和中国白蜡 3 个树种叶片 T_r 均随着 NaCl 处理浓度的增加逐渐下降, 而绒毛白蜡叶片的 T_r 随着 NaCl 处理浓度的增加而先升后降, 并在 80 mmol · L⁻¹ NaCl 时有最大值;

绒毛白蜡叶片的 T_r 在 0 和 40 mmol · L⁻¹ NaCl 时显著低于其余树种,而在 80 和 120 mmol · L⁻¹ NaCl 时高于其余树种。

另外,随着 NaCl 处理浓度的增加,4 种白蜡树种叶片的气孔导度(G_s)与蒸腾速率的变化趋势相似(图 5, IV);当 NaCl 浓度 ≥ 40 mmol · L⁻¹ 时,绒毛白蜡叶片的 G_s 均显著高于其他 3 个树种,而其他树种(美国白蜡、美国红蜡和中国白蜡)间无显著差异。

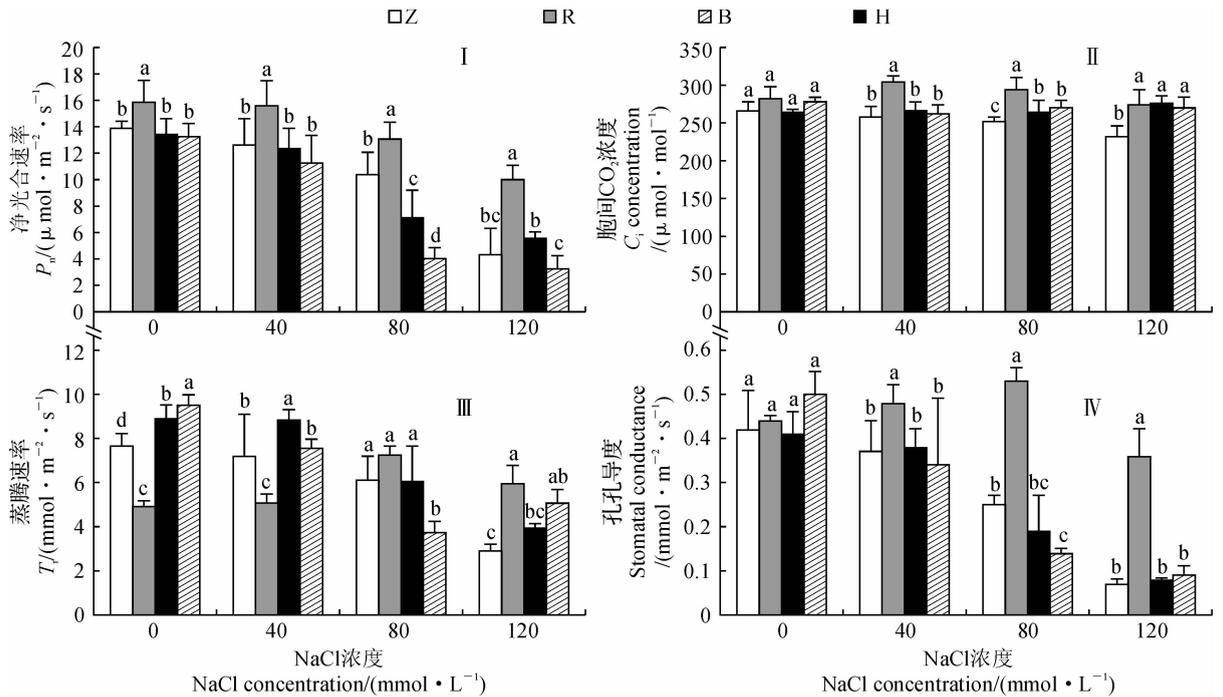


图 5 不同盐浓度下白蜡叶片光合气体交换参数的变化

Fig. 5 Photosynthetic parameters in leaves of *Fraxinus* under different NaCl concentrations

表 2 盐胁迫主成分分析

Table 2 Principal components of salt stress

主成分 Principal component	相对生长量 Relative height growth	电导率 Conductivity	丙二醛 MDA	超氧化物歧化酶 SOD	过氧化物酶 POD	叶绿素含量 Chl	净光合速率 P_n	胞间 CO ₂ 浓度 C_i	蒸腾速率 T_r	气孔导度 G_s	特征值 Eigenvalue	贡献率 Cumulative rate/%
1	0.936	-0.963	-0.971	0.008	0.414	0.853	0.894	0.666	0.685	0.920	6.205	62.048
2	-0.016	0.030	0.106	0.893	0.820	0.056	-0.258	0.475	-0.302	-0.139	1.888	80.930
3	-0.076	0.090	-0.010	-0.107	0.109	0.457	-0.262	-0.192	0.130	-0.322	0.735	88.277

表 3 4 个白蜡种耐盐性综合评定

Table 3 Comprehensive assessment of salt resistance of four species in *Fraxinus*

树种 Tree species	相对生长量 Relative height growth	电导率 Conductivity	丙二醛 MDA	超氧化物歧化酶 SOD	过氧化物酶 POD	叶绿素含量 Chl	净光合速率 P_n	胞间 CO ₂ 浓度 C_i	蒸腾速率 T_r	气孔导度 G_s	平均值 Average	耐盐性排序 Order of salt resistance
Z	0	0.92	0.92	0.08	0	0	0.39	0	0.41	0.16	0.288	4
R	1	0	0	0.70	0.96	0.75	1	0.98	0.67	1	0.706	1
B	0.73	0.47	0.44	0.74	0.87	1	0.31	0.49	0.67	0.15	0.587	2
H	0.56	0.88	0.79	0.14	0.24	0.38	0	0.46	0.46	0.02	0.393	3

可知,对第 1 主成分影响较大的性状指标有丙二醛含量、相对电导率、株高相对生长量、气孔导度、净光合速率、叶绿素含量、蒸腾速率和胞间 CO_2 浓度等 8 个性状。同时,进一步利用隶属函数法对 4 种白蜡植物各指标进行耐盐性综合评价,结果(表 3)表明,4 种白蜡植物耐盐性综合排序为绒毛白蜡(R) > 美国白栎(B) > 美国红栎(H) > 中国白蜡(Z),与盐胁迫下各树种的形态表现完全相符,证明该评价方法的可行性。

3 讨论与结论

过量的盐胁迫造成植物营养离子不平衡,进而影响植物的生长量、光合能力、脂类代谢和渗透调节物质的合成等过程,最终影响植物生物量的积累。植物生物量是盐胁迫逆境反应的综合表现特征,也是评估鉴定植物耐盐性的最可靠指标^[13-14]。本研究中,4 个白蜡树种株高相对生长量均随着盐浓度的升高呈现降低的趋势,且 NaCl 浓度越大,生物量降幅越大。结合各树种表型症状,总体而言,初步评定 4 种白蜡树种的耐盐能力排序为绒毛白蜡(R) > 美国白栎(B) > 美国红栎(H) > 中国白蜡(Z)。

电导率和 MDA 是衡量植物细胞膜透性的重要指标^[15]。当植物器官遭受逆境胁迫伤害时,膜系统会受到破坏,膜脂过氧化作用的产物 MDA 能反映膜受损的情况,细胞膜中磷脂分子受到损伤,细胞膜丧失功能,电解质大量外渗,膜透性增强,植物在盐胁迫下细胞膜稳定性越好,其抗盐性越强。本研究中,盐胁迫下 4 个白蜡树种叶片细胞膜透性和 MDA 的含量均明显增加,这与美国白蜡的抗盐性研究结果一致^[16],也是一种普遍性盐害反应。绒毛白蜡和美国白栎的膜透性和 MDA 的含量较低,与美国红栎和中国白蜡相比较具有较强的耐受性,抗盐性较强。盐胁迫下白蜡叶片膜透性和 MDA 含量的表现也与其自身的抗氧化酶活性有密切的关系。

植物体内抗氧化酶活性对盐胁迫的响应与植物外部形态变化相比更为敏感,在一定程度上能够反映植物的耐盐性。盐胁迫下,完善的抗氧化酶系统通过清除细胞内过量的 O_2^- 、 H_2O_2 和 $-\text{OH}$ 等自由基,抑制质膜过氧化程度,保证植物进行正常的有氧代谢还原过程^[17-18]。本实验中,在不同浓度盐胁迫处理下,4 种白蜡叶片中 POD、SOD 活性均高于对照,绒毛白蜡和美国白栎叶片抗氧化酶活性在 $80 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理时显著增加,且均保持较高水平,为美国红栎和中国白蜡的 4~6 倍;但随着 NaCl

浓度的继续增加至 $120 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,严重限制了细胞自我调节能力,对细胞膜系统造成了严重伤害,2 个白蜡树种叶片 POD 和 SOD 活性降低。这与前人类似研究结果相同^[17-18],盐浓度越高,植物生长受抑制程度越大,抗氧化酶活性就越高,但当盐浓度超过植物耐受范围时,植物抗氧化能力逐渐下降。在本试验中,4 种白蜡的 SOD 和 POD 活性均随着 NaCl 浓度梯度的升高而增加,且 SOD 与 POD 具有明显的协同作用,在抗氧化酶防御系统中起重要的作用,这与杨传宝等^[12]对毛白杨(*Populus tomentosa*)无性系的研究结果一致。另外,本研究中绒毛白蜡具有较高的抗氧化酶(SOD 和 POD)活性,表现出较强的耐盐能力。

植物的光合作用在盐胁迫下也必然受到一定的抑制和影响。首先,叶绿素是一类与光合作用有关的最主要的色素,在有机化合物和光能转换中起着重要的作用^[19]。叶绿素含量可以表示盐胁迫下光合作用的强弱,从而可以作为耐盐指标反映对盐胁迫的抗性大小。本研究中,随着 NaCl 胁迫浓度的逐渐增加,4 种白蜡叶片的总叶绿素含量均呈现下降趋势,有可能是在 NaCl 逆境胁迫下叶片叶绿素酶活性含量增强,从而促进了叶绿素的降解。本实验中白蜡叶片叶绿素含量与其净光合速率、植物生长量关系密切,NaCl 胁迫对叶绿素的合成造成破坏,叶绿素含量降低,使植物的光合作用速率降低,进而影响植物的生长发育及生物量的积累。本研究中 NaCl 胁迫绒毛白蜡叶片叶绿素含量变幅较小,叶绿素系统受损伤程度最小,耐盐性最好。其次,盐胁迫同时会影响植物的光合气体交换参数,其表现能一定程度上反映耐盐能力。前人研究认为,在 NaCl 胁迫下,气孔关闭导致的气孔限制是引起植物叶片光合效率降低的主要因素之一,判定依据主要是胞间 CO_2 浓度及气孔导度的变化方向^[20-23]。本研究结果显示,不同种白蜡对不同 NaCl 浓度胁迫的光合响应状况不同,在 NaCl 浓度 $\leq 80 \text{ mmol} / \text{L}$ 条件下,相同盐胁迫处理下绒毛白蜡叶片的平均净光合速率、胞间 CO_2 浓度与其他 3 个树种差异达到显著水平,而美国白栎,美国红栎、中国白蜡 3 个树种间差异不显著;而在 NaCl 浓度为 $120 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,4 个树种叶片的平均净光合速率和胞间 CO_2 浓度差异均达到极显著水平,且净光合速率与气孔导度变化趋势基本一致。同时,4 种白蜡树种叶片的气孔导度与蒸腾速率的变化趋势完全一致,当 NaCl 浓度 $\geq 40 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,各浓度处理下绒

毛白蜡叶片的气孔导度与其他3个树种差异达到显著水平,而美国白蜡、美国红栲和中国白蜡3个树种间无显著差异,说明盐胁迫下白蜡叶片 P_n 变化主要受气孔限制因素的影响。这与 NaCl 胁迫下白榆光合作用的研究结果一致。

植物耐盐性是一个复杂的生理过程,不同的植物耐盐性差别较大,采用单一指标难以全面准确地反映植物耐盐性的强弱,必须利用形态、生理和生化等更多耐盐指标的综合评定,以选出耐盐性强的树种,为耐盐树种的筛选及培育奠定基础,因此本研究利用主成分分析和隶属函数方法,对4种白蜡植物10个指标进行耐盐性进行综合评价,发现4种白蜡植物耐盐性综合排序为绒毛白蜡>美国白蜡>美国红栲>中国白蜡,这与各树种在盐胁迫下的形态表

现完全一致。

本研究采用生长和生理生化指标来评价4种白蜡属树种的耐盐性,揭示了在不同盐胁迫下4种白蜡的生长表现差异和生理响应,并经综合评价,初步确定了4种白蜡的耐盐能力强弱,具体表现为绒毛白蜡>美国白栲>美国红栲>中国白蜡。当然,由于植物耐盐性受多种数量性状基因的综合调控,在不同生态环境条件以及生长发育阶段,其基因表达也存在明显差异,耐盐性强弱表现可能不同。而本研究仅在水培的不同 NaCl 胁迫条件下,对4个白蜡苗期抗性生理生化指标进行了研究,关于各树种在土壤盐分环境的响应和生态适应性等方面还需要进行深入研究。

参考文献:

- [1] 马文月. 植物抗盐性研究进展[J]. 农业与技术, 2004, **24**(4): 95-99.
MA W Y. Progress in research of plant tolerance to saline stress [J]. *Agriculture & Technology*, 2004, **24**(4): 95-99.
- [2] 杨升, 刘正祥, 张华新, 等. 3个树种苗期耐盐性综合评价及指标筛选[J]. 林业科学, 2013, **49**(1): 91-98.
YANG S, LIU Z X, ZHANG H X, *et al.* Comprehensive evaluation of salt tolerance and screening identification indexes for three tree species [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2013, **49**(1): 91-98.
- [3] 杨静, 陈金林, 徐柏森, 等. 盐胁迫对美国白蜡和滨梅根系超微结构的影响[J]. 西南林学院学报, 2009, **29**(5): 23-27.
YANG J, CHEN J L, XU B S, *et al.* Effect of salt stress on root ultrastructure of *Fraxinus americana* and *Prunus maritima* [J]. *Journal of Southwest Forestry University*, 2009, **29**(5): 23-27.
- [4] 彭方仁, 朱振贤, 谭鹏鹏, 等. NaCl 胁迫对5个树种幼苗叶片叶绿素荧光参数的影响[J]. 植物资源与环境学报, 2010, **19**(3): 42-47.
PENG F R, ZHU Z X, TAN P P, *et al.* Effect of NaCl stress on chlorophyll fluorescence parameter in leaf of five trees species seedling [J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2010, **19**(3): 42-47.
- [5] 常越霞. 盐胁迫对金叶白蜡生理生化特性的影响[D]. 河北保定: 河北农业大学, 2014.
- [6] 刘翠兰, 吴德军, 王开芳, 等. NaCl 胁迫下白蜡杂交苗的生长与生理响应[J]. 中国农学通报, 2016, **32**(28): 16-21.
LIU C L, WU D J, WANG K F, *et al.* Growth and physiological response of hybrid seedlings of *Fraxinus* to NaCl stress [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2016, **32**(28): 16-21.
- [7] 吴敏, 曹帮华. 盐胁迫下盐碱地和非盐碱地绒毛白蜡种子的发芽和生理特性研究[J]. 种子, 2006, **25**(4): 4-7.
WU M, CAO B H. Studies on germination and physiological characteristics of *Fraxinus velutina* seeds from salt and normal soils [J]. *Seed*, 2006, **25**(4): 4-7.
- [8] 刘玉涛, 董智, 李红丽, 等. 不同隔盐措施对滨海盐碱地白蜡光合作用日变化的影响[J]. 水土保持研究, 2011, **18**(3): 126-130.
LIU Y T, DONG Z, LI H L, *et al.* Effect of different salt-isolation treatments on diurnal variation of photosynthesis of *Fraxinus chinensis* in coastal saline-alkaline land [J]. *Research of Soil and Water Conservation*, 2011, **18**(3): 126-130.
- [9] 刘炳响, 王志刚, 梁海永, 等. 盐胁迫对不同生境白榆生理特性与耐盐性的影响[J]. 应用生态学报, 2012, **23**(6): 1481-1489.
LIU B X, WANG Z G, LIANG H Y. Effects of salt stress on physiological characters and salt-tolerance of *Ulmus pumila* in different habitats [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012, **23**(6): 1481-1489.
- [10] 岳利军, 崔彦农, 袁坤, 等. NaCl 胁迫下沙芥的渗透调节作用[J]. 植物生理学报, 2016, **52**(4): 569-574.
YUE L J, CUI Y N, YUAN K, *et al.* The osmotic adjustment in *Pugionium cornutum* subjected to salt stress [J].

- Plant Physiol J*, 2016, **52**(4): 569-574.
- [11] 林雪峰, 颜洪涛, 虞木奎, 等. 盐胁迫下 3 种海滨植物形态和生理响应特征及耐盐性差异[J]. 林业科学研究, 2018, **31**(3): 95-103.
- LIN X F, XIE H T, YU M K, *et al.* Morphological and physiological response and salt-tolerance differences of three coastal plants under salt stress[J]. *Forest Research*, 2018, **31**(3): 95-103.
- [12] 杨传宝, 孙超, 李善文, 等. 白杨派无性系苗期耐盐性综合评价及筛选[J]. 北京林业大学学报, 2017, **39**(10): 24-32.
- YANG C B, SUN C, LI S W, *et al.* Comprehensive evaluation and screening of salt tolerance for Leuce clones at nursery stage[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2017, **39**(10): 24-32.
- [13] VICENTE O, BOSCAIU M, NARANJO M, *et al.* Responses to salt stress in the halophyte *Plantago crassifolia* (Plantaginaceae) [J]. *Journal of Arid Environments*, 2004, **58**(4): 463-481.
- [14] 朱义, 谭贵娥, 何池全, 等. 盐胁迫对高羊茅 (*Festuca arundinacea*) 幼苗生长和离子分布的影响[J]. 生态学报, 2007, **27**(12): 5 447-5 454.
- ZHU Y, TAN G E H E C Q, *et al.* Effect of salinization on growth and ion homeostasis in seedling of *Festuca arundinacea* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, **27**(12): 5 447-5 454.
- [15] MOHAMED M F, KARIMA H A S. Cellular basis of salinity tolerance in plants [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2004, **52**(2): 113-122.
- [16] 于金平, 俞珊, 梁有旺, 等. NaCl 胁迫对美国白蜡幼苗部分生理指标的影响[J]. 植物资源与环境学报, 2014, **23**(1): 110-112.
- YU J P, YU S, LIANG Y W *et al.* Effect of NaCl stress on some physiological indexes of *Fraxinus americana* seedling [J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2014, **23**(1): 110-112.
- [17] 杨佳鑫, 逆羽静, 罗燕杰, 等. 嫁接对梅花耐盐性的影响[J]. 西北植物学报, 2018, **38**(4): 723-732.
- YANG J X, TI Y J, LUO Y J, *et al.* Effect of grafting on salt tolerance in *Prunus mume* [J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.*, 2018, **38**(4): 723-732.
- [18] ANJUM S A, XIE X Y, WANG L C, *et al.* Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress [J]. *African Journal of Agricultural Research*, 2011, **6**(9): 2 026-2 032.
- [19] 张晓晓, 殷小琳, 李红丽, 等. NaCl 胁迫对不同白榆品系生物量及光合作用的影响[J]. 生态学报, 2017, **37**(21): 7 258-7 265.
- ZHANG X X, YIN X L, LI H L, *et al.* Effect of salt stress on the biomass and photosynthetic characteristics of *Ulmus pumila* L. strains [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, **37**(21): 7 258-7 265.
- [20] 管志勇, 陈发棣, 滕年军, 等. 5 种菊花近缘种属植物的耐盐性比较[J]. 中国农业科学, 2010, **43**(4): 787-794.
- GUAN Z Y, CHEN F D, TENG N J, *et al.* Study on the NaCl tolerance in five plant species from *Dendranthema* and its relatives [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2010, **43**(4): 787-794.
- [21] 裴斌, 张光灿, 张淑勇, 等. 土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用和抗氧化酶活性的影响[J]. 生态学报, 2013, **33**(5): 1 386-1 396.
- PEI B, ZHANG G C, ZHANG S Y, *et al.* Effects of soil drought stress on photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme activities in *Hippophae rhamnoides* Linn. seedlings [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, **33**(5): 1 386-1 396.
- [22] 刘伟成, 郑春芳, 陈琛, 等. 花期海蓬子对盐胁迫的生理响应[J]. 生态学报, 2013, **33**(17): 5 184-5 193.
- LIU W C, ZHENG C F, CHEN C, *et al.* Physiological responses of *Salicornia bigelovii* to salt stress during the flowering stage [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, **33**(17): 5 184-5 193.
- [23] 姚佳, 刘信宝, 崔鑫, 等. 不同 NaCl 胁迫对苗期扁蓊豆渗透调节物质及光合生理的影响[J]. 草业学报, 2015, **24**(5): 91-99.
- YAO J, LIU X B, CUI X, *et al.* Effects of NaCl stress on substances linked to osmotic adjustment and on photosynthetic physiology of *Melilotoides ruthenicain* in the seedling stage [J]. *Acta Pratac Sin.*, 2015, **24**(5): 91-99.

(编辑: 裴阿卫)