

盐胁迫下芙蓉菊与 4 种菊属植物生理 响应特征及其耐盐机理分析

林双冀^{1,2}, 孙 明^{1,2*}

(1 北京林业大学 园林学院, 北京 100083; 2 花卉种质创新与分子育种北京市重点实验, 国家花卉工程技术研究中心, 城乡生态环境北京实验室, 林木花卉遗传育种教育部重点实验室, 北京 100083)

摘 要: 以耐盐优异种质芙蓉菊和 2 种菊属野生种质野菊(天堂寨)、野菊(神农架), 以及 2 种菊属栽培品种‘繁花似锦’和‘寒露红’为材料, 用 $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 的 1/2 Hoagland 营养液进行盐胁迫处理, 在盐胁迫第 0、5、10、15 天分别测定各材料的相关生理指标, 比较各材料随盐胁迫时间增加而产生的生理响应特征, 探讨芙蓉菊的耐盐生理生化机制。结果显示: 随着盐胁迫时间的增加, 5 个材料的叶绿素含量(Chl)、净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)、过氧化物酶(POD)活性均呈下降趋势, 但芙蓉菊下降不显著或变化趋势与其他 4 个材料有明显区别; 同期各材料的丙二醛(MDA)含量、脯氨酸含量、超氧化物歧化酶(SOD)活性均呈上升趋势, 且芙蓉菊的丙二醛含量上升幅度最小; 同期胞间 CO_2 浓度在各种质中的变化趋势各异。研究发现, 芙蓉菊在盐胁迫下能够保持叶绿素含量和膜系统的相对稳定, 从而维持正常水平的净光合速率, 这可能是芙蓉菊耐盐性强于其他菊属植物的主要原因。

关键词: 芙蓉菊; 菊属; 耐盐性; 生理响应

中图分类号: Q945.78

文献标志码: A

Analysis of Physiological Response and Salt Tolerance Mechanism of *Crossostephium chinense* and Four Species of *Chrysanthemum* under Salt Stress

LIN Shuangji^{1, 2}, SUN Ming^{1, 2*}

(1 School of Landscape Architecture, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 2 Beijing Key Laboratory of Ornamental Plants Germplasm Innovation & Molecular Breeding, National Engineering Research Center for Floriculture, Beijing Laboratory of Urban and Rural Ecological Environment, Key Laboratory of Genetics and Breeding in Forest Trees and Ornamental Plants of Ministry of Education, Beijing 100083, China)

Abstract: The salt tolerant germplasm *Crossostephium chinense* and the two wild species of *Chrysanthemum*, *Chrysanthemum indicum* (Tiantangzhai) and (Shennongjia), along with two cultivars of *Chrysanthemum* (‘Fanhuasijin’ and ‘Hanluhong’) were treated with 1/2 Hoagland nutrient solution containing $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl and their physiological response that changed with the increase of salt-stress time were compared. The related physiological indexes of each material were measured at 0, 5, 10 and 15 days after salt stress and the physiological responses of each material were compared, in order to preliminarily

收稿日期: 2017-02-17; 修改稿收到日期: 2017-05-16

基金项目: 北京林业大学青年教师科学研究中长期项目(2015ZCQ-YL-03); 国家“十二五”科技支撑计划(2013BAD01B07); 国家 863 计划(2013AA102706)

作者简介: 林双冀(1991-), 女, 硕士, 主要从事菊花抗逆性研究。E-mail: linsuangji@foxmail.com

* 通信作者: 孙 明, 副教授, 硕士生导师, 主要从事花卉育种和栽培研究。E-mail: sun.sm@163.com

explore the physiological salt-tolerance mechanism of *C. chinense*. The results showed that the contents of chlorophyll (Chl), net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), transpiration rate (T_r) and the peroxidase activity (POD) in five species decreased with the increase of salt-stress time, while *C. chinense* had the minimum decrease or a significantly different changing trend from other 4 *Chrysanthemum* species. In the meantime, the content of malondialdehyde (MDA), proline and the activity of superoxide dismutase (SOD) increased with the time, and among them the MDA of *C. chinense* increased least. The changing trend of intercellular CO_2 concentration (C_i) varied in different germplasms. The study has shown that the chlorophyll content and the membrane system were relatively stable under salt stress, and the net photosynthetic rate maintained at a certain level, which may be the main reasons that the salt tolerance of *C. chinense* was stronger than that of other *Chrysanthemum* species.

Key words: *Crossostephium chinense*; *Chrysanthemum*; salt tolerance; physiological response

土地盐渍化是当今世界性的资源问题和生态问题,越来越严重地威胁到农作物与观赏植物正常的生命过程。现有的观赏植物大都为非盐生植物,如何能使其正常生长在盐渍环境中并能获得较高的产量,是长期以来业界研究的热点问题之一。

菊花近缘属植物是改良菊花抗盐性的潜在种质资源,芙蓉菊(*Crossostephium chinense*)是菊科广义菊属的常绿亚灌木,分布于中国中南及东南部沿海地区,是优良的抗盐种质资源。目前,针对芙蓉菊在抗逆园林植物的应用方面已开展过一些研究^[1-4]。管志勇^[5]在对菊花近缘属植物的耐盐性评价中认为芙蓉菊的耐盐性极强,但并未测定其生理指标;黄有军等^[6]对芙蓉菊自身在不同盐浓度处理下的几个生理指标的变化进行了比较,但并未探究芙蓉菊在一定的连续时间内生理指标的变化,也未比较芙蓉菊与其他菊属植物生理变化的区别。因此,本研究在对耐盐与否则有明显区分度的 NaCl 浓度处理下,对芙蓉菊与两种菊属野生种质和两种菊属栽培品种随胁迫时间逐渐增加而产生的生理指标变化进行了比较,所测定的生理指标涵盖了反映光合作用的 4 个光合指标,反映光合色素稳定性的叶绿素含量,衡量膜脂过氧化程度的丙二醛(MDA),以及作为渗透调节物质代表之一的脯氨酸和抵御氧化胁迫的抗氧化酶类超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD),从而更好地探究芙蓉菊盐胁迫下的生理响应机制,探讨芙蓉菊相对其他菊属植物所特有的耐盐机理,为菊花抗逆种质的培育奠定基础,这对实现菊花种质的盐碱地栽培,改良与有效利用盐渍土壤,实现其良好的经济效益和生态效益具有重要的意义。

1 材料和方法

1.1 材料培养

本实验所用材料均由北京林业大学菊花资源保

存中心提供,包括芙蓉菊(*Crossostephium chinense*)、野菊(*Chrysanthemum indicum*,天堂寨)、野菊(神农架)以及栽培菊(*Chrysanthemum morifolium*)品种‘繁花似锦’和‘寒露红’。选取芙蓉菊和 4 种上述菊属植物无病虫害的健壮植株,取 4 cm 幼嫩茎尖,扦插于穴盘的基质[V(珍珠岩):V(蛭石)=1:1]中,待植株长至具 6~8 片叶时,将根用去离子水洗净,转移至底部打孔的 170 mL 塑料杯中,以石英砂为基质,用 1/2 Hoagland 营养液培养于塑料周转箱,每 3 d 更换 1 次营养液。石英砂用量以正好没过根系为准,营养液量以正好浸湿表面以下石英砂为准,整个塑料杯用底部带孔的黑色塑料袋包起,仅露出植株根系以上部分。培养于北京林业大学科技温室中进行,白天(25 ± 5) $^{\circ}C$ 、18 h,夜晚(18 ± 2) $^{\circ}C$ 、6 h,空气相对湿度 75%~85%。

1.2 盐溶液处理

将用 Hoagland 营养液缓苗 10 d 后的试验材料幼苗进行分组,以含有 NaCl 的 1/2 Hoagland 营养液进行处理,采用渐进胁迫的方式,NaCl 浓度每日以 $40 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 增加,最终盐浓度为 $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$,每种材料 3 个重复,每重复 10 株,分别于胁迫第 0、5、10、15 天时取样测定相关指标。

1.3 测定指标及方法

于盐胁迫处理第 0、5、10、15 d 取各植株 4~8 叶位叶片测定其生理指标。并于盐处理第 0、5、10、15 d 拍照记录植株生长状况。其中,采用便携式叶绿素测定仪 (SPAD-502) 测定叶片叶绿素含量,用 LI-6400 便携式光合作用测定系统(美国 LICOR 公司)测定叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、蒸腾速率(T_r);测定时温度为 $30 (\pm 2)^{\circ}C$,光照强度 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,空气相对湿度为 25%~30%, CO_2 浓度 $380 (\pm 10) \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。另外,丙二醛(MDA)含量测定采用硫代巴

比妥酸法,脯氨酸含量测定采用茚三酮比色法,超氧化物歧化酶(SOD)活性测定采用氮蓝四唑(NBT)光还原法,过氧化物酶(POD)活性测定采用愈创木酚法^[7]。

1.4 数据处理

采用 Excel 与 SPSS 17.0 进行数据处理,采用单因素方差法(One-way ANOVA)进行数据分析($P < 0.05$),多重比较采用 Duncan 法,用 Graph-Pad Prism 6 绘制数据示意图。

2 结果与分析

2.1 盐胁迫下芙蓉菊与4种菊属植物的形态变化

在胁迫处理 15 d 后,4 种菊属植物都出现了叶片黄化、萎蔫、干枯的现象,并以野菊(天堂寨)和‘繁花似锦’表现更为敏感,在胁迫第 10 天时就表现出明显症状,而芙蓉菊在盐胁迫 15 d 后仍然能保持正常生长(图 1)。可见,5 种参试材料的耐盐能力明显不同,芙蓉菊耐性最强,野菊(神农架)和‘寒露红’次之,野菊(天堂寨)和‘繁花似锦’较差。

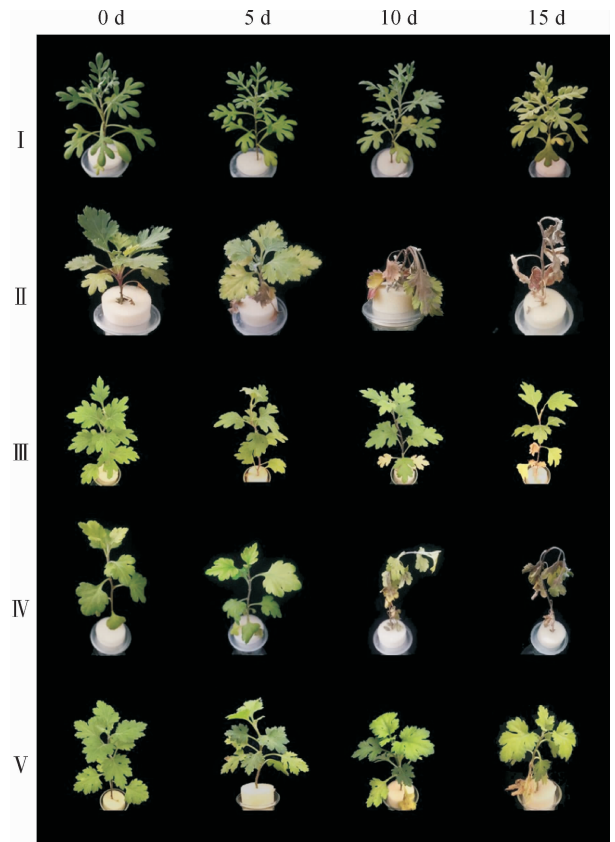
2.2 盐胁迫对各材料叶片叶绿素含量的影响

从图 2 可知,芙蓉菊的叶绿素含量在盐胁迫下仅有略微下降,基本保持不变,而其余 4 种菊属材料中除野菊(神农架)和‘繁花似锦’从第 10 天开始叶绿素含量出现显著下降外,野菊(天堂寨)和‘寒露红’均在胁迫第 5 天叶绿素含量就出现显著降低。其中,在盐胁迫第 15 天时,芙蓉菊与 4 种菊属材料叶绿素含量相对第 0 天分别降低了 3.75%、75.55%、63.85%、56.98%和 67.69%。可见,芙蓉菊叶绿素含量变化最小,‘繁花似锦’次之。

2.3 盐胁迫对各材料叶片光合气体交换参数的影响

5 种材料叶片的净光合速率均随盐胁迫时间的延长而呈下降的趋势(图 3)。其中,芙蓉菊净光合速率仅在第 5 天时出现略微下降,其后基本保持不变,且均与胁迫前无显著差异($P > 0.05$);4 种菊属材料中除野菊(天堂寨)净光合速率在第 15 天时才出现显著下降外,野菊(神农架)和‘繁花似锦’、‘寒露红’净光合速率从盐处理初期(第 5 天)就出现显著下降。在盐胁迫第 15 天时,芙蓉菊的净光合速率相对第 0 天减少了 10.96%,而 4 种菊属材料的净光合速率分别相对第 0 天显著减少了 95.33%、86.59%、62.80%和 78.75%。因此,芙蓉菊的净光合速率的变化相对于其余 4 种菊属材料非常小。

同时,5 种材料叶片气孔导度总体上也随胁迫时

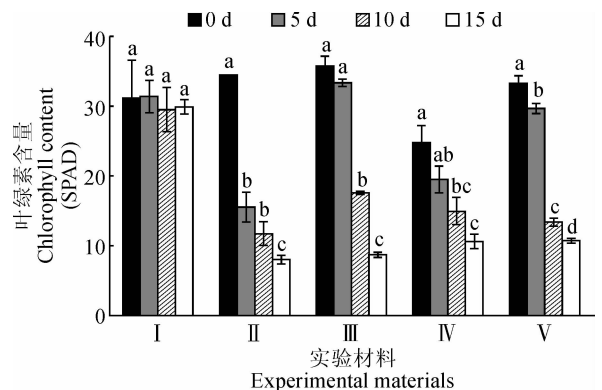


I. 芙蓉菊; II. 野菊(天堂寨); III. 野菊(神农架); IV. 繁花似锦; V. 寒露红;下同

图 1 200 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫下 5 种参试材料的形态变化

I. *Crossostephium chinense*; II. *Chrysanthemum indicum* (Tiantangzhai); III. *Chrysanthemum indicum* (Shennongjia); IV. *Chrysanthemum morifolium* ‘Fanhuasijin’; V. *Chrysanthemum morifolium* ‘Hanluhong’; The same as below

Fig. 1 Morphological changes of 5 experimental materials under 200 mmol · L⁻¹ NaCl stress



同种不同小写字母表示不同胁迫时间差异显著($P < 0.05$),下同

图 2 200 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫下 5 种参试材料的叶绿素含量变化

The different normal letters in the same species mean significant difference among treat time points at 0.05 level; the same as below

Fig. 2 Chlorophyll content of 5 experimental materials under 200 mmol · L⁻¹ NaCl stress

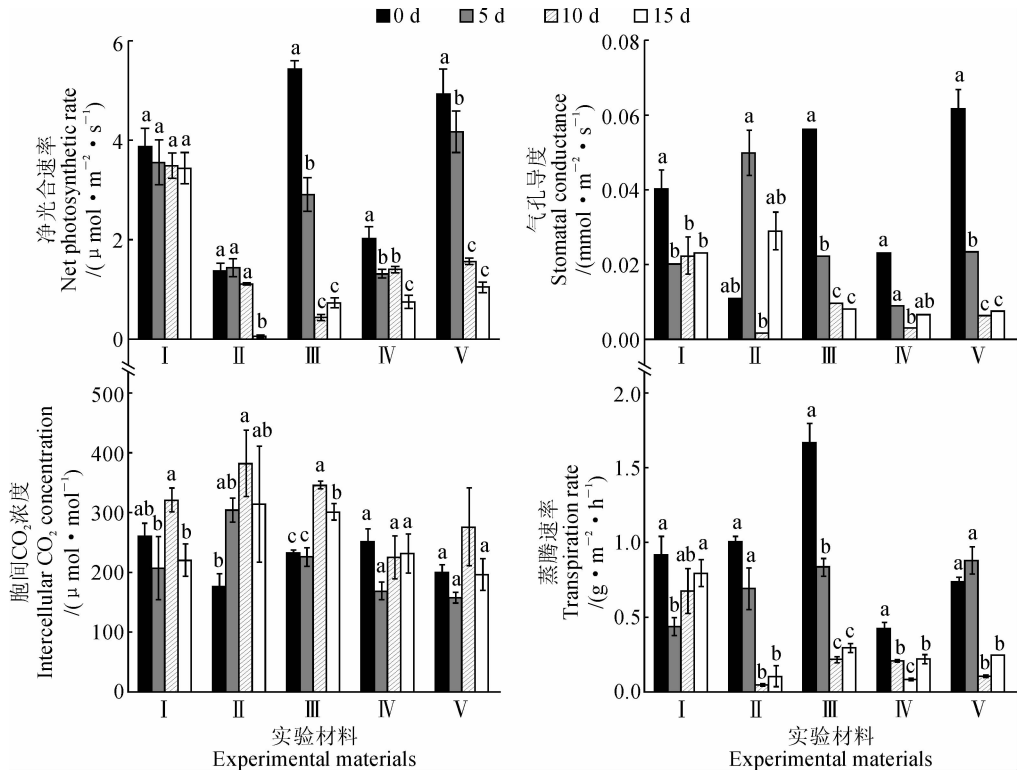


图3 200 mmol · L⁻¹ NaCl胁迫下5种参试材料的叶片气体交换参数变化

Fig. 3 The gas exchange parameters of leaves of 5 experimental materials under 200 mmol · L⁻¹ NaCl stress

间延长而下降,仅野菊(天堂寨)出现较大的异样波动(图3)。其中,芙蓉菊叶片气孔导度在盐胁迫第5天时显著下降,其后基本保持不变;野菊(神农架)、“繁花似锦”和“寒露红”叶片气孔导度从处理初期到后期均表现为显著下降趋势。在盐胁迫第15天时,芙蓉菊、野菊(神农架)、“繁花似锦”和“寒露红”叶片气孔导度相对第0天分别显著下降了42.79%、85.55%、71.44%和87.70%,仍以芙蓉菊下降幅度相对较小。

另外,不同材料叶片的胞间CO₂浓度在盐胁迫处理下的变化趋势各异,但总体来看相较胁迫0天的变化幅度都不大(图3)。其中,芙蓉菊、“繁花似锦”和“寒露红”叶片的胞间CO₂浓度基本围绕初始浓度值上下波动;野菊(天堂寨)和野菊(神农架)胞间CO₂浓度表现为先上升后下降,并在第10天时达到最大值,其在胁迫第15天时比第0天分别显著增加了78.10%和29.42%。

最后,5种材料叶片的蒸腾速率随盐胁迫时间总体呈下降的变化趋势(图3)。其中,芙蓉菊的蒸腾速率下降幅度最小,仅在胁迫第5天时出现显著降低,其后又回升至与初始蒸腾速率相当水平;而其余4种材料中野菊(神农架)和“繁花似锦”的叶片蒸腾速率在盐胁迫下第5天就开始显著降低,野菊(天

堂寨)和“寒露红”叶片蒸腾速率在胁迫第10天开始大幅度显著降低。5种材料叶片蒸腾速率在盐胁迫第15天时分别较第0天减少了13.24%、89.41%、82.39%、47.96%和66.47%。

以上结果说明,与4种菊属材料相比,芙蓉菊在盐胁迫下能保持较高的叶绿素含量,并能够维持正常的光合作用。

2.4 盐胁迫对各材料叶片丙二醛含量的影响

图4显示,在盐胁迫第5天,芙蓉菊和“繁花似锦”的叶片丙二醛含量显著降低,野菊(天堂寨)和“寒露红”则无显著变化,仅野菊(神农架)显著升高;在盐胁迫第10天,芙蓉菊叶片丙二醛含量与第0天相近,其菊属材料均比第0天显著升高;在盐胁迫第15天,各材料叶片丙二醛含量均比第0天显著升高,但芙蓉菊叶中丙二醛含量增幅最小,其余4种材料都出现了大幅度增加,此时5种材料的丙二醛含量依次分别为第0天的2.78、13.91、17.04、18.41和25.64倍。

2.5 盐胁迫对各材料叶片脯氨酸含量的影响

5种材料叶片脯氨酸含量总体上随着盐胁迫时间的延长而增加,仅芙蓉菊在胁迫第15天时出现大幅下降(图5)。其中,与第0天相比较,5种材料中野菊(天堂寨)和野菊(神农架)的脯氨酸含量在盐胁迫

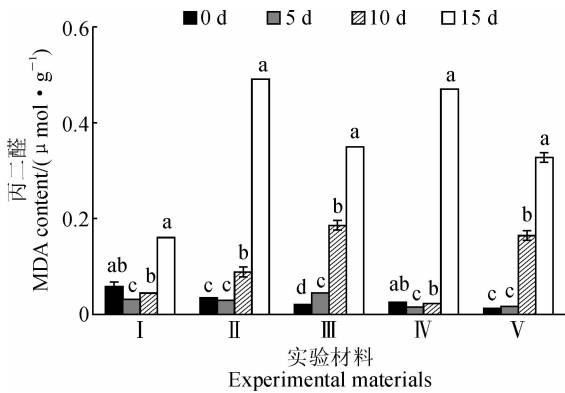


图4 200 mmol · L⁻¹ NaCl胁迫下5种参试材料的叶片丙二醛含量变化

Fig. 4 The content of malondialdehyde (MDA) in leaves of 5 experimental materials under 200 mmol · L⁻¹ NaCl stress

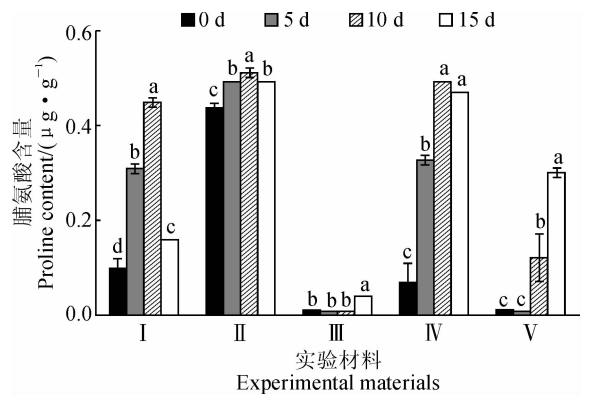


图5 200 mmol · L⁻¹ NaCl胁迫下5种参试材料的叶片脯氨酸含量变化

Fig. 5 The proline content in leaves of 5 experimental materials under 200 mmol · L⁻¹ NaCl stress

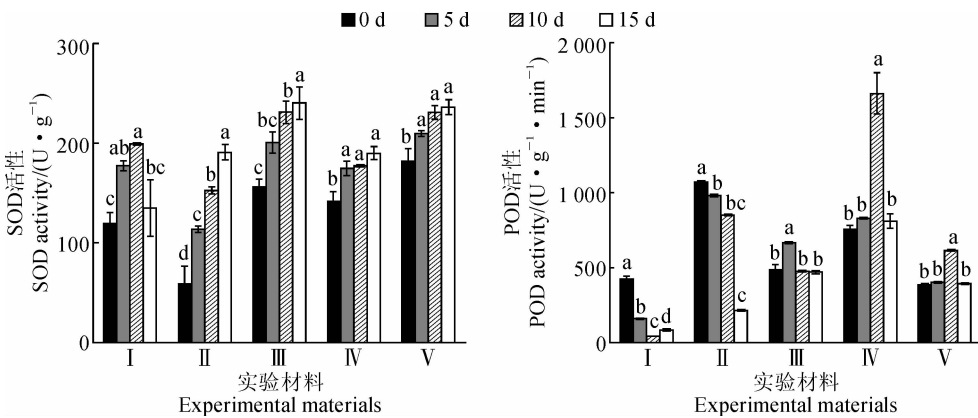


图6 200 mmol · L⁻¹ NaCl胁迫下5种参试材料的叶片SOD(A)和POD(B)活性变化

Fig. 6 The SOD(A) and POD(B) activities in leaves of 5 experimental materials under 200 mmol · L⁻¹ NaCl stress

胁迫后增幅较小,芙蓉菊、‘繁花似锦’和‘寒露红’的脯氨酸含量表现为随胁迫时间增加而大幅上升;各材料的脯氨酸含量在第15天时分别为第0天的1.6、1.12、3.53、6.72、25.83倍。

2.6 盐胁迫对各材料叶片抗氧化酶SOD和POD活性的影响

图6显示,在盐胁迫处理15 d里,芙蓉菊叶片SOD随盐胁迫时间呈先升后降的变化趋势,并在处理第10天时达到最大值,其余4个菊属材料的SOD活性均呈不断上升的趋势,且各处理时间与处理前的差异达到显著水平。在处理第15天时,芙蓉菊SOD活性与处理前(第0天)稍有升高,而其余4种菊属材料则显著大幅度提高。同时,随着盐处理时间增加,芙蓉菊、野菊(天堂寨)POD活性均呈逐渐显著降低的趋势,而其余3个材料POD活性除处理第10天时显著高于初始状态外,其他处理时间均维持在初始状态水平。在盐胁迫第15天时,芙蓉

菊、野菊(天堂寨)和野菊(神农架)的POD活性分别比第0天降低79.96%、79.75%和3.51%。

以上结果说明,与4种菊属材料相比,盐胁迫下芙蓉菊细胞膜受损程度较小;通过合成渗透调节物质维持细胞渗透势;SOD酶可能参与了其细胞内的活性氧类物质的清除,维持细胞内活性氧代谢平衡。

3 讨论

芙蓉菊作为广义菊属优异的抗逆种质,具有较强的耐盐性,而植物的耐盐性涉及多个生理途径,是由多基因控制的性状^[8],因此,本研究中通过比较芙蓉菊与4种菊属材料在盐胁迫下的多个生理指标变化,以探究芙蓉菊不同于菊属植物的特殊耐盐生理机制。本实验的盐胁迫条件下,芙蓉菊叶片的净光合速率、蒸腾速率、叶绿素含量和丙二醛含量的表现与其余4种菊属材料存在显著区别,说明其在对应的盐胁迫响应途径中具有不同于其余4种菊属材料

的响应机制。

3.1 芙蓉菊的耐盐性与其光合作用的关系

首先,光合作用是植物生长发育的能量来源,净光合速率能直接反映植物叶片单位面积的同化能力^[9]。本实验的芙蓉菊在盐胁迫过程中一直保持着较高的净光合速率,而其他4种菊属材料的净光合速率都出现了大幅度的下降。盐胁迫下导致植物光合作用减弱的因素可以被分为气孔因素和非气孔因素两大类。气孔因素导致的光合作用下降主要是由于经过气孔扩散至碳同化位点的CO₂量的减少,非气孔因素是由于叶片固定CO₂的代谢或生物化学作用受到了抑制^[10]。本实验中,芙蓉菊的净光合速率在盐胁迫第5天出现略微的下降,其后基本保持不变,气孔导度在胁迫第5天出现下降,其后并未进一步显著下降,说明可能是由于气孔导度降低导致芙蓉菊的净光合速率出现略微的下降。而4种菊属植物中净光合速率和气孔导度在盐胁迫下都出现了大幅度的下降,但是它们的胞间CO₂浓度并未表现出随胁迫时间增加而持续下降,说明前期气孔因素可能是4种菊属植物净光合速率降低的主要原因,而后期则是非气孔因素起主导作用,可能是叶肉细胞CO₂同化能力下降所导致的。

其次,芙蓉菊的蒸腾速率在盐胁迫初期出现下降,但其后又回升至胁迫前的水平,而4种菊属材料的蒸腾速率在盐胁迫下不断下降。蒸腾速率的降低是植物通过减少水分的蒸发以抵御由盐胁迫引起的渗透胁迫导致的植株缺水的表现。说明芙蓉菊能维持体内的水分平衡,受渗透胁迫的影响较小。

第三,叶绿素是植物能量代谢过程中的关键组分之一^[11],叶绿素含量的变化会极大程度地影响植物的代谢。盐胁迫下植物中叶绿素含量的降低可能是由于叶绿素降解酶活性的升高^[12],叶片中的离子积累也会对叶绿素产生不利影响^[13]。本研究中盐胁迫下芙蓉菊的叶绿素含量基本能够相对稳定地维持在一个较高的水平,说明其叶肉细胞中的离子积累维持在相对平衡的状态,类囊体膜也处于相对稳定的状态,叶绿素含量的稳定是其能正常进行光合作用的原因之一。

3.2 芙蓉菊的耐盐性与其脯氨酸含量的关系

许多植物和微生物在面临渗透压力时会积累脯氨酸^[14-15],脯氨酸是一种多功能物质,除了作为渗透调节剂,它还是活性氧类物质的清除剂,使细胞免受盐渍或干旱造成的损伤^[16-17]。芙蓉菊与4种菊属材料脯氨酸含量在盐胁迫下总体表现为随胁迫时间

增加而增加,仅芙蓉菊在盐胁迫第15天脯氨酸含量出现明显的大幅度下降。芙蓉菊的脯氨酸含量在盐胁迫前10 d里是显著性增加的,4种菊属植物脯氨酸含量的增加幅度在盐胁迫下表现各异。有研究认为脯氨酸含量与耐盐性呈正相关^[18-20],但也有相关研究表明脯氨酸与植物的耐盐性之间并无必然联系^[21-24],而本实验结果倾向于后者。本实验中芙蓉菊脯氨酸含量在盐胁迫前10 d一直呈上升趋势但在第15天时出现大幅度的下降,与其他4个种质不同,这可能是由于芙蓉菊通过生理调整逐渐适应了盐环境,而脯氨酸的持续合成会消耗能量,脯氨酸的积累减少可能是其减少能量消耗,为恢复生长做准备^[21,25]。这与Kishor等^[26]的研究结果相一致,他们认为脯氨酸的动态平衡对植物抵御胁迫十分重要,有助于植物在长期胁迫下保持生长。另一方面,胁迫后期芙蓉菊叶中脯氨酸含量的降低可能是由于一部分的脯氨酸被运输至根和茎分生组织中,其后被降解以支持根和茎在低渗透势下的生长^[27]。

3.3 芙蓉菊的耐盐性与其膜质氧化和抗氧化酶活性的关系

首先,本研究中5个种质的丙二醛含量在盐胁迫下总体都呈升高趋势,其中芙蓉菊的丙二醛含量的增幅最小,而4种菊属材料在胁迫第15天的丙二醛含量为胁迫初期的十几倍。盐胁迫会导致膜脂过氧化,膜脂过氧化程度可以反映细胞膜的氧化性损伤程度^[18]。丙二醛(MDA)作为膜脂过氧化过程中的产物常被用作衡量氧化性损伤的指标。芙蓉菊的丙二醛含量在盐胁迫下增幅最小,说明其细胞膜所受的氧化性损伤较轻,而4种菊属材料在盐胁迫第15天累积了大量的丙二醛,说明其细胞内的活性氧自由基对细胞膜的稳定性造成了较严重的破坏。细胞膜的稳定性被广泛用来评估各种植物的耐盐性^[19],维持细胞膜的相对稳定性是保证细胞内各种代谢活动和细胞膜对离子选择性吸收正常进行的基础,芙蓉菊能够在盐胁迫下保持相对较低水平的丙二醛含量可能是其具有较强耐盐性的原因之一。

其次,超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)是植物抗氧化酶主要成员。其中,SOD能够将O₂⁻转化为H₂O₂,被认为是植物中抵御氧化胁迫的‘第一道防线’^[30]。前人的研究表明,盐胁迫会导致SOD活性的增加^[31-33]。盐胁迫条件下,本研究中芙蓉菊与4种菊属材料的SOD活性都有明显升高,这与Sergio等^[34]的研究结果一致,即耐盐与不耐盐的棉花SOD活性在盐胁迫下都有明显的升高。而

芙蓉菊在盐胁迫第15天的SOD活性下降可能与非酶类抗氧化进程有关,非酶类抗氧化剂同样是胁迫条件下的有效活性氧清除剂^[35]。关于SOD在长期胁迫下先上升后下降的趋势前人的研究也有类似的发现^[36-37],但其下降的原因还未有深入研究。

再次,作为抗氧化酶类的过氧化物酶(POD)在盐胁迫下也发挥着清除活性氧物质的作用,盐胁迫下POD活性会升高以保护植物体免受氧化胁迫的伤害^[38]。但本实验中5个种质的POD活性在盐胁迫下并未表现出上升趋势,芙蓉菊中POD活性呈下降趋势,且其活性明显低于4种菊属植物。研究表明石蒜属植物叶片POD活性随盐处理时间延长整体呈下降趋势^[39]。Demiral等^[40]在水稻中发现,耐盐品种中POD活性随盐胁迫浓度的增加而下降,而盐敏感的品种则表现相反。前人的研究表明水稻

品种的耐盐性和其POD活性呈负相关^[41]。另有研究表明,随着盐浓度增加,以离子键形式与细胞壁结合的POD的活性增加可能会导致根生长量的减少^[42]。因此,芙蓉菊在盐胁迫下POD活性下降幅度最大,有可能是其响应盐胁迫的生理机制之一,但也不排除非酶类抗氧化剂或其他抗氧化酶类物质在盐胁迫下的活性氧清除中起主导作用,因而POD在芙蓉菊响应盐胁迫过程中并未发挥重要作用。

综上所述,芙蓉菊在盐胁迫下能够维持叶绿素含量的稳定和较高水平的净光合速率,调节细胞的渗透平衡和活性氧类的有效清除,使膜系统保持相对稳定,是其耐盐性强于其他菊属植物的原因,关于其耐盐机理的进一步研究也应聚焦于以上几个方面。

参考文献:

- [1] 宋国元,曹同,姚建新. 杭州湾滩浒岛种子植物区系的研究[J]. 广西植物, 2005, **25**(1): 1-7.
SONG G Y, CAO T, YAO J X. Study on spermatophytic flora in Tanhu Island of Hangzhou Bay[J]. *Guihaia*, 2005, **25**(1): 1-7.
- [2] 王国明,徐斌芬,王美琴,等. 舟山海岛野生观赏植物的应用[J]. 浙江林学院学报, 2005, **22**(1): 46-49.
WANG G M, XU B F, WANG M Q, et al. The application of wild ornamental plants in Zhoushan Island[J]. *Journal of Zhejiang Forestry College*, 2005, **22**(1): 46-49.
- [3] 刘娇. 福建海坛岛主要防护林树种的生物生产力研究和土壤养分特征分析[D]. 福州:福建师范大学, 2011.
- [4] 苏燕苹. 福建平潭抗风耐盐园林植物的筛选与配置[J]. 亚热带植物科学, 2013, **42**(3): 267-270.
SU Y P. Screening and arrangement of wind-resistant and salt-tolerant garden plants in Pingtan county, Fujian Province[J]. *Subtropical Plant Science*, 2013, **42**(3): 267-270.
- [5] 管志勇. 菊花近缘属植物的耐盐评价及耐盐机理研究[D]. 南京:南京农业大学, 2010.
- [6] 黄有军,夏国华,郑炳松,等. 芙蓉菊盐胁迫下的生长表现和生理响应[J]. 江西农业大学学报, 2007, **29**(3): 389-392, 408.
HUANG Y J, XIA G H, ZHENG B S, et al. Growth performance and physiological response of *Crossostephium chinense* under salt stress[J]. *Journal of Jiangxi Agricultural University*, 2007, **29**(3): 389-392, 408.
- [7] 张志良,瞿伟菁,李小方. 植物生理学实验指导[M]. 高等教育出版社, 2009.
- [8] KOYAMA M L, LEVESLEY A, KOEBNER R, et al. Quantitative trait loci for component physiological traits determining salt tolerance in rice[J]. *Plant Physiology*, 2001, **125**(1): 406-422.
- [9] MA Q. Sodium chloride improves photosynthesis and water status in the succulent xerophyte *Zygophyllum xanthoxylum* [J]. *Tree Physiology*, 2012, **32**(1): 4.
- [10] FAN P, FENG J, JIANG P, et al. Coordination of carbon fixation and nitrogen metabolism in *Salicornia europaea* under salinity: Comparative proteomic analysis on chloroplast proteins[J]. *Proteomics*, 2011, **11**(22): 4 346-4 367.
- [11] PARIDA A K, JHA B. Erratum to: Inductive responses of some organic metabolites for osmotic homeostasis in peanut (*Arachis hypogaea* L.) seedlings during salt stress[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2014, **36**(10): 2 835-2 835.
- [12] REDDY M P, VORA A B. Changes in pigment composition, hill reaction activity and saccharide metabolism in bajra (*Penisetum typhoides* S&H) leaves under NaCl salinity [J]. *Photosynthetica*, 1986, **20**(1): 50-55.
- [13] YEO A R, FLOWERS T J. Varietal differences in the toxicity of sodium ions in rice leaves[J]. *Physiologia Plantarum*, 1983, **59**(59): 189-195.
- [14] CSONKA L N, HANSON A D. Prokaryotic Osmoregulation: Genetics and Physiology[J]. *Annual Review of Microbiology*, 1991, **45**(1): 569-606.
- [15] HARE P D, CRESS W A. Metabolic implications of stress-induced proline accumulation in plants[J]. *Plant Growth Regulation*, 1997, **21**(2): 79-102.
- [16] SZABADOS L L, SAVOURCB A. Proline: a multifunctional amino acid[J]. *Trends in Plant Science*, 2010, **15**(2): 89-97.
- [17] NATARAJAN S K, ZHU W, LIANG X, et al. Proline dehydrogenase is essential for proline protection against hydrogen peroxide induced cell death[J]. *Free Radical Biology & Medicine*, 2012, **53**(5): 1 181-1 191.
- [18] 曾洪学,王俊. 盐害生理与植物抗盐性[J]. 生物学通报, 2005, **40**(9): 1-3.
ZENG H X, WANG J. Salt hazard physiology and plant salt resistance[J]. *Bulletin of Biology*, 2005, **40**(9): 1-3.
- [19] 李彦,张英鹏,孙明,等. 盐胁迫对植物的影响及植物

- 耐盐机理研究进展[J]. 中国农学通报, 2008, **24**(1): 258-265.
- LI Y, ZHANG Y P, SUN M, *et al.* Advances in salt stress on plants and plant salt tolerance mechanism[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2008, **24**(1): 258-265.
- [20] 孟长军, 邹志荣. 外源 ALA 对樱桃番茄幼苗盐伤害的缓解效应[J]. 江苏农业学报, 2011, **27**(2): 378-381.
- MENG C J, ZOU Z R. Mitigative effect of exogenous ALA on salt damage of cherry tomato seedlings[J]. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 2011, **27**(2): 378-381.
- [21] KIM J, LIU Y, ZHANG X, *et al.* Analysis of salt-induced physiological and proline changes in 46 switchgrass (*Panicum virgatum*) lines indicates multiple response modes[J]. *Plant Physiology & Biochemistry*, 2016, **105**: 203-212.
- [22] 张俊莲, 陈勇胜, 武季玲, 等. 向日葵对盐逆境伤害的生理反应及耐盐性研究[J]. 中国油料作物学报, 2003, **25**(1): 45-49.
- ZHANG J L, CHEN Y S, WU J L, *et al.* Physiological response and salt tolerance of sunflower to salt stress[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2003, **25**(1): 45-49.
- [23] 孙海菁, 王树凤, 陈益泰. 盐胁迫对 6 个树种的生长及生理指标的影响[J]. 林业科学研究, 2009, **22**(3): 315-324.
- SUN H J, WANG S F, CHEN Y T. Effects of salt stress on the growth and physiological indexes of six tree species[J]. *Forest Research*, 2009, **22**(3): 315-324.
- [24] 于红芳. 不同品种菊花光合特性及盐胁迫抗性研究[D]. 郑州: 河南农业大学, 2010.
- [25] MUNNS R. Approaches to identifying genes for salinity tolerance and the importance of timescale[J]. *Plant Stress Tolerance*, 2010, **639**: 25-38.
- [26] KISHOR P B, SREENIVASULU N. Is proline accumulation per se correlated with stress tolerance or is proline homeostasis a more critical issue? [J]. *Plant Cell & Environment*, 2014, **37**(2): 300-311.
- [27] SHARMA S, VERSLUES P E. Essential role of tissue-specific proline synthesis and catabolism in growth and redox balance at low water potential[J]. *Plant Physiology*, 2011, **157**(1): 292-304.
- [28] HERNÁNDEZ J A, ALMANSA M S. Short-term effects of salt stress on antioxidant systems and leaf water relations of pea leaves [J]. *Physiologia Plantarum*, 2002, **115**(2): 251-257.
- [29] SUDHAKAR C, LAKSHMI A, GIRIDARAKUMAR S. Changes in the antioxidant enzyme efficacy in two high yielding genotypes of mulberry (*Morus alba* L.) under NaCl salinity[J]. *Plant Science*, 2001, **161**(3): 613-619.
- [30] BOSE J, RODRIGOMORENO A, SHABALA S. ROS homeostasis in halophytes in the context of salinity stress tolerance[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, **65**(5): 1 241.
- [31] SEHMER L, ALAOUI-SOSSE B, DIZENGREMEL P. Effect of salt stress on growth and on the detoxifying pathway of pedunculate oak seedlings (*Quercus robur* L.) [J]. *Journal of Plant Physiology*, 1995, **147**(1): 144-151.
- [32] HERNÁNDEZ J A, JIMÉNEZ A, MULLINEAUX P, *et al.* Tolerance of pea (*Pisum sativum* L.) to long-term salt stress is associated with induction of antioxidant defences[J]. *Plant Cell & Environment*, 2000, **23**(8): 862.
- [33] SREENIVASULU N, GRIMM B, WOBUS U, *et al.* Differential response of antioxidant compounds to salinity stress in salt-tolerant and salt-sensitive seedlings of foxtail millet (*Setaria italica*) [J]. *Physiologia Plantarum*, 2000, **109**(4): 435-442.
- [34] SERGIO L, PAOLA A D, CANTORE V, *et al.* Effect of salt stress on growth parameters, enzymatic antioxidant system, and lipid peroxidation in wild chicory (*Cichorium intybus* L.) [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2012, **34**(6): 2 349-2 358.
- [35] KOCA H, BOR M, ÖZDEMİR F, *et al.* The effect of salt stress on lipid peroxidation, antioxidative enzymes and proline content of sesame cultivars[J]. *Environmental & Experimental Botany*, 2007, **60**(3): 344-351.
- [36] SAIRAM R K, SRIVASTAVA G C, AGARWAL S, *et al.* Differences in antioxidant activity in response to salinity stress in tolerant and susceptible wheat genotypes[J]. *Biologia Plantarum*, 2005, **49**(1): 85-91.
- [37] 吕晋慧, 任 磊, 李艳锋, 等. 不同基因型茶菊对盐胁迫的响应[J]. *Journal of Plant Ecology*(植物生态学报(英文版)), 2013, **37**(7): 656-664.
- LÜ J H, REN L, LI Y F, *et al.* Responses of different genotypes of chrysanthemum to salt stress[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2013, **37**(7): 656-664.
- [38] SCALET M, FEDERICO R, GUIDO M C, *et al.* Peroxidase activity and polyamine changes in response to ozone and simulated acid rain in Aleppo pine needles[J]. *Environmental & Experimental Botany*, 1995, **35**(3): 417-425.
- [39] 钟云鹏, 梁丽建, 何丽斯, 等. 盐胁迫对 2 种石蒜属植物叶片生理特性的影响[J]. 江苏农业科学, 2011, **39**(2): 252-255.
- ZHONG Y P, LIANG L J, HE L S, *et al.* Effects of salt stress on leaf physiological characteristics of two species of *Lycoris* [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2011, **39**(2): 252-255.
- [40] DEMIRAL T, İSMAIL TÜRKAN. Comparative lipid peroxidation, antioxidant defense systems and proline content in roots of two rice cultivars differing in salt tolerance[J]. *Environmental & Experimental Botany*, 2005, **53**(3): 247-257.
- [41] MITTAL R, DUBEY R S. Behaviour of peroxidases in rice: changes in enzyme activity and isoforms in relation to salt tolerance[J]. *Plant Physiology & Biochemistry*, 1991, **29**: 31-40.
- [42] LIN C C, KAO C H. Cell wall peroxidase activity, hydrogen peroxide level and NaCl-inhibited root growth of rice seedlings[J]. *Plant and Soil*, 2001, **230**(1): 135-143.