



褪黑素对盐胁迫下香椿幼苗生长及 离子吸收和光合作用的影响

偶 春^{1,2}, 张 敏¹, 姚侠妹^{1*}, 杨丽梅¹, 刘 宇³, 屈长青¹

(1 阜阳师范大学 生物与食品工程学院 抗衰老中草药安徽省工程技术研究中心,安徽阜阳 236037;2 浙江省农业科学院 浙江省植物有害生物防控重点实验室,杭州 310021;3 宿迁学院 建筑工程学院,江苏宿迁 223800)

摘要:以香椿幼苗为材料,采用水培法研究不同浓度褪黑素(0、50、100、200 和 400 $\mu\text{mol/L}$)对盐(150 mmol/L NaCl)胁迫下香椿幼苗生长指标、矿质元素离子(Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+})含量、净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i)等光合作用指标的影响,以探究外源物质褪黑素对盐胁迫下香椿幼苗生长和生理的调控作用。结果表明:(1)在盐胁迫条件下,香椿幼苗的生长受到显著抑制,叶绿素含量和 P_n 显著降低,叶片和根系中 Na^+ 含量比对照(CK)显著增加,而 K^+ 、 Mg^{2+} 和 Ca^{2+} 含量以及离子含量的比值(K^+/Na^+ 、 $\text{Mg}^{2+}/\text{Na}^+$ 和 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$)则明显下降,且丙二醛含量显著增加。(2)施加适宜浓度褪黑素能显著促进盐胁迫下香椿植株生长,降低其叶片和根系中 Na^+ 含量,提高其 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 含量和离子含量比值以及叶片 P_n 、 T_r 、水分利用效率(WUE)和 G_s 和 C_i ,但却降低了气孔限制值(L_s)。(3)适宜浓度褪黑素使盐胁迫下香椿植株叶片的丙二醛积累明显下降,叶绿素含量显著上升。研究发现,外施适宜浓度的褪黑素能降低盐胁迫下香椿幼苗叶片和根系内 Na^+ 浓度,增加 K^+ 、 Mg^{2+} 和 Ca^{2+} 浓度,调控植物体内细胞的离子平衡状态,增强对营养元素的吸收,提高光合作用效率,从而提高香椿幼苗对盐胁迫的抗性,并以 100 $\mu\text{mol/L}$ 褪黑素处理的效果最佳。

关键词:香椿;盐胁迫;褪黑素;离子含量;光合作用

中图分类号:Q945.78; S718.43 文献标志码:A

Effect of Melatonin on Growth, Ion Absorption and Photosynthesis of *Toona sinensis* Seedlings under Salt Stress

OU Chun^{1,2}, ZHANG Min¹, YAO Xiamei^{1*}, YANG Limei¹, LIU Yu³, QU Changqing¹

(1 School of Biology and Food Engineering, Fuyang Normal University, Engineering Technology Research Center of Anti-aging Chinese Herbal Medicine, Fuyang, Anhui 236037, China; 2 State Key Laboratory Breeding Base for Zhejiang Sustainable Pest and Disease Control, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou 310021, China; 3 School of Architecture and Civil Engineering, Suqian College, Suqian, Jiangsu 223800, China)

Abstract: In order to explore the effect of exogenous MT on the growth and physiological mechanism of *Toona sinensis* seedlings under salt stress, we studied the effects of different concentrations of melatonin

收稿日期:2019-09-16;修改稿收到日期:2019-11-19

基金项目:安徽省高校自然科学研究重点项目(KJ2018A0349);浙江省植物有害生物防控重点实验室开放基金(2010DS700124-KF1816);安徽省高校质量工程项目(2017jyxm1314);阜阳市政府-阜阳师范学院横向合作一般项目(XDHX201713);宿迁市级产业发展引导资金(S201710);阜阳师范学院自然科学研究重点项目(2018FSKJ03ZD);阜阳师范学院青年人才基金重点项目(rxcm201806);阜阳师范学院本科教学工程项目(2017CKJH02,2017WLKC34,2018JYXM25);阜阳师范学院博士科研启动基金

作者简介:偶 春(1983—),男,硕士,副教授,主要研究方向为城市园林植物应用研究。E-mail: ouchun_2007@163.com

* 通信作者:姚侠妹,博士,讲师,主要从事林木抗逆生理和分子机制研究。E-mail: yaoxiamei@126.com

(0, 50, 100, 200 and 400 $\mu\text{mol/L}$) on the growth indicators, mineral ion (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} and Mg^{2+}) contents and net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r), stomatal conductance (G_s) and intercellular CO_2 concentration (C_i) of *T. sinensis* seedlings under 150 mmol/L NaCl . The results showed that: (1) compared with the control (CK), the growth of *T. sinensis* seedlings was significantly inhibited by salt stress and had a lower P_n . 150 mmol/L NaCl significantly increased Na^+ contents in leaves and roots and reduced the contents of K^+ , Mg^{2+} and Ca^{2+} with the decreased values of K^+/Na^+ , $\text{Mg}^{2+}/\text{Na}^+$ and $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$. (2) Exogenously suitable concentration of MT increased the plant growth indexes of seedlings under salt stress, decreased Na^+ contents, increased the levels of K^+ , Ca^{2+} and Mg^{2+} and values of K^+/Na^+ , $\text{Mg}^{2+}/\text{Na}^+$ and $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$. At the same time, P_n , T_r , water use efficiency (WUE), G_s , C_i and decreased stomatal limitation value (L_s). (3) The chlorophyll contents increased and MDA content decreased significantly with MT treatment. The results showed that appropriate concentration (100 $\mu\text{mol/L}$) of MT can reduce the concentration of Na^+ by increasing the concentration of K^+ , Mg^{2+} and Ca^{2+} in the leaves and roots of *T. sinensis* seedlings, regulate the ion balance in plants, enhance the absorption of nutrients, and improve the photosynthesis efficiency in order to improve the resistance of *T. sinensis* seedlings to salt stress.

Key words: *Toona sinensis*; salt stress; melatonin; ion content; photosynthesis

植物因自身的不可迁移性而在其整个生命周期中承受多种生物和非生物胁迫。在这些胁迫中,土壤盐分是抑制植物生长发育的最重要的环境危害之一。土壤盐渍化引起植物生产力下降,严重限制了农业的发展,特别是在干旱和半干旱地区^[1]。植物对盐胁迫的响应是一个复杂的网络,几乎影响着所有的过程,包括养分的吸收和代谢、离子积累和光合作用。盐分通过多种机制对植物产生不利影响,如 Na^+ 的过多积累会破坏细胞的细胞器,从而抑制蛋白质合成和酶活性,使光合作用和呼吸作用不协调;盐分降低了养分的吸收,或输送到茎部,导致养分分布不平衡;盐分使土壤渗透势降低,致使根系吸水受阻,造成植物生理干旱^[2]。高盐环境破坏植物细胞的离子平衡,影响细胞内离子积累和分布,因此,在盐胁迫条件下植物细胞内离子稳态的重建是必要的。光合作用对盐胁迫非常敏感^[3],且盐胁迫通过卡尔文循环降低NADPH的消耗,抑制叶绿素合成和Rubisco活性,破坏光合电子传递。

褪黑素(melatonin, MT)化学名为N-乙酰基-5-甲氧基色胺,是一种具有吲哚结构的低分子量激素物质,参与多种生物过程,包括抗氧化作用、生殖、昼夜节律和先天免疫^[4-5]。MT自1993年在日本牵牛花(*Pharbitis nil*)中首次发现以来,其在植物中的作用研究方面已经取得一定的进展^[6]。MT对植物遭受重金属、紫外线、盐、干旱、环境温度等非生物胁迫具有保护作用,在叶片衰老过程中也起到重要作用^[7]。MT能够提高植物的光合作用,改善细胞氧化还原稳态,降低活性氧和活性氮种类的水平,以及调节参与信号转导的胁迫反应基因表达,稳定生物

膜,以此降低胁迫程度^[8-9]。Li等^[10]研究发现,施加外源MT处理可减轻 NaCl 诱导的湖北海棠(*Malus hupehensis*)光合速率下降和氧化胁迫,且与浓度关系密切;MT对光合作用的保护作用与抑制气孔关闭、改善光系统Ⅱ中的光能吸收和电子传递密切相关。Chen等^[11]研究表明,100 $\mu\text{mol/L}$ MT增强了 NaCl 处理下玉米植株的光合效率,显著降低了 NaCl 胁迫下玉米叶片和根系中 Na^+ 的含量,且外源性MT很可能参与了抗氧化酶的激活和PSⅡ蛋白的调控。

香椿(*Toona sinensis*)是楝科香椿属落叶乔木,分布于中国长江南北的广泛地区,具有很高的食用和药用价值^[12];树体高大、枝叶繁茂,有“中国桃花心木”之美称,是园林绿化的优选树种。近年来关于香椿的研究主要集中在育苗技术和营养代谢成分方面^[13-14],而逆境生理响应方面多为香椿的重金属、低温和干旱研究^[15-17]。香椿在生长过程中,因所处环境的不同,所遭受到主要胁迫因子会有所不同,如由于天津缺水严重,农田土壤通常利用污水进行灌溉栽培,致使香椿受到土壤Pb、Cd污染最为严重^[18]。而很多地区不合理的施肥方式,也使得土壤出现盐分浓度增加的现象,造成香椿的生长受到抑制。目前香椿盐胁迫的研究集中在幼苗植株生长和根系发育、渗透调节物质等方面^[19-20],而在外源施加激素调控盐胁迫机制的生理生态方面研究甚少。因此,本研究通过温室大棚水培实验考察了外施不同浓度MT对盐胁迫下香椿幼苗生长、离子吸收和光合作用的影响,探讨盐胁迫对提高香椿耐盐性的生理机制,以期为促进香椿生产提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料培养及试验处理

香椿种子收集于安徽省太和县苗圃基地,用70%乙醇消毒15 min,然后用蒸馏水冲洗干净后放于润湿的纱布上,并放置于30 ℃恒温箱3~4 d,待香椿种子露白,将其播种到装有消毒基质(泥炭土:蛭石:珍珠岩=3:1:1)的塑料培养钵(直径15 cm,高12.5 cm)中,放置于阜阳师范大学温室大棚中进行培育。待香椿幼苗生长85~90 d,选取生长状态基本一致的植株,用蒸馏水将其冲洗干净后,移至装有1/4 Hoagland溶液(pH6.0±0.1)的塑料容器(长67 cm×宽43 cm×高20 cm,30株/容器)中培育15 d。根据文献资料^[10-11]和前期研究结果^[19],采用150 mmol/L NaCl进行盐胁迫处理。本试验共设6个处理,分别为CK(1/4 Hoagland)、NaCl(150 mmol/L NaCl+1/4 Hoagland)、NaCl+MT₅₀(150 mmol/L NaCl+50 μmol/L MT+1/4 Hoagland)、NaCl+MT₁₀₀(150 mmol/L NaCl+100 μmol/L MT+1/4 Hoagland)、NaCl+MT₂₀₀(150 mmol/L NaCl+200 μmol/L MT+1/4 Hoagland)和NaCl+MT₄₀₀(150 mmol/L NaCl+400 μmol/L MT+1/4 Hoagland)。每2 d更换1次营养液,处理14 d后,进行幼苗形态指标、生物量和光合作用指标测定;各处理幼苗叶片和根系烘干,用于离子含量测定;液氮冷冻所有样品材料并存于-80 ℃冰箱,用于生理指标测定。以上每处理3个生物学重复,每个生物学重复25株。

1.2 测定指标及方法

1.2.1 生长指标 处理14 d后,每处理选取5株幼苗,采用游标卡尺测定各处理香椿幼苗叶长、叶宽和株高;用万分之一天平称取植株地上部分和根系鲜重,然后各部分105 ℃杀青20 min,80 ℃烘干至质量恒重,测其干重。

1.2.2 光合特征参数 处理结束次日,选取生长状态基本一致的香椿幼苗上部完全展开的叶片,采用Li-6400便携式光合仪(Li-Cor Inc., USA),于9:00~11:00测定其光合特征参数,包括净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间CO₂浓度(C_i)和大气CO₂浓度(C_a)。其中,采用Berry^[21]的方法计算气孔限制值(L_s), $L_s=1-C_i/C_a$;水分利用效率(WUE)= $0.67P_n/T_r$ ^[22]。每处理重复测5片叶。

1.2.3 矿质元素离子含量 各处理香椿幼苗各取5株,清洗干净后剪取叶片和根系,将其烘干后磨

样,用硝酸-高氯酸混合液(浓硝酸:浓高氯酸=5:1)消煮处理,使用TAS-990AFG原子吸收分光光度计分别测量样品中Na⁺、K⁺、Mg²⁺和Ca²⁺离子的含量,并计算K⁺/Na⁺、Ca²⁺/Na⁺和Mg²⁺/Na⁺的比值。

1.2.4 叶绿素和丙二醛含量 叶片叶绿素含量测定采用95%乙醇分光光度计法^[23];丙二醛(MDA)含量测定采用硫代巴比妥酸法^[23]。

1.3 数据处理

运用Excel 2016软件进行数据处理及作图,采用SPSS19.0软件进行One-way ANOVA方差分析。每个处理之间的差异显著性水平为0.05。

2 结果与分析

2.1 盐胁迫下褪黑素对香椿幼苗形态和生物量的影响

由表1可知,盐胁迫处理严重抑制了香椿幼苗的正常生长,植株的地上部分和根系的鲜重与干重、叶长、叶宽和株高都比CK显著降低($P<0.05$)。单一盐处理(NaCl)相比较,50~200 μmol/L MT外源褪黑素(MT)均使香椿幼苗形态指标和生物量不同程度增加,400 μmol/L MT则使以上指标不同程度降低;随着MT浓度增加,各MT处理香椿幼苗的株高逐渐降低,其余指标均先降低后升高,并在100 μmol/L MT时达到最高值,且除叶宽外均恢复至CK水平。其中,在100 μmol/L MT处理14 d后,香椿幼苗地上部分和根系鲜重较单一盐胁迫处理分别显著增加了71.59%和48.01%,干重分别显著增加了35.99%和47.81%,叶长、叶宽和株高分别显著提高了18.75%、22.84%和19.23%($P<0.05$)。由此说明外施100 μmol/L MT可以显著提高香椿幼苗对盐胁迫的抗性,有效促进植株生长。

2.2 盐胁迫下MT对香椿幼苗叶片和根系中离子含量及比值的影响

盐胁迫下香椿幼苗叶片和根系中Na⁺含量与CK相比保持着较高的水平(表2),分别显著增加了CK的258.56%和170.17%($P<0.05$),且根系中Na⁺含量显著高于叶片。外施50或100 μmol/L MT显著可抑制盐胁迫下香椿叶片和根系对Na⁺的积累,尤其是100 μmol/L MT处理14 d的香椿幼苗叶片和根系中Na⁺含量分别比单一盐胁迫处理显著减少31.97%和13.94%,且根部的Na⁺含量明显比叶片的高,但仍未降低至CK水平;外施200和400 μmol/L MT对盐胁迫下香椿叶片和根系Na⁺

的积累没有显著影响。同时,盐胁迫诱使香椿幼苗叶片和根系中 K^+ 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 含量分别比 CK 均有不同程度下降 ($P < 0.05$), 叶片中分别显著降低 37.99%、8.59% 和 21.47%, 根系中分别显著降低 30.17%、25.04% 和 26.60%。外施不同浓度 MT 均使香椿幼苗叶片和根系中 K^+ 和 Ca^{2+} 比单一盐处理显著增加, 并以 100 $\mu\text{mol/L}$ MT 处理含量最高, 叶片中 K^+ 、 Ca^{2+} 含量分别显著增加 78.43%、8.42%, 根系中分别显著提高 46.41%、24.90%。与单一盐处理相比, 各浓度 MT 处理也使盐胁迫下香椿叶片中 Mg^{2+} 含量不同程度增加, 但仅在 100 和 200 $\mu\text{mol/L}$ MT 处理时达到显著水平, 增幅分别

达到 21.62% 和 11.87%; 但根系 Mg^{2+} 含量仅在 100 $\mu\text{mol/L}$ MT 处理下显著增加 6.93%, 在其余 MT 浓度处理下显著降低。由此可知, 适宜浓度的 MT 能够很好地调控香椿叶片和根系中的离子平衡, 促进植物矿质元素的吸收。

另外, 各处理香椿幼苗叶片和根系中离子含量比值结果(表 3)显示, $NaCl$ 胁迫下 K^+/Na^+ 、 Ca^{2+}/Na^+ 和 Mg^{2+}/Na^+ 的比值与 CK 显著减小, 叶片 K^+/Na^+ 、 Ca^{2+}/Na^+ 和 Mg^{2+}/Na^+ 的比值分别减小 82.69%、74.48% 和 78.07%, 根系分别减小 74.15%、72.25% 和 72.83%, 且根系中离子含量比值比叶片中小。施加适宜浓度 MT 能有效促进叶片

表 1 盐胁迫下 MT 对香椿幼苗生长指标的影响

Table 1 Effect of MT on the growth characteristics of *Toona sinensis* seedlings under salt stress

处理 Treatment	叶长 Leaf length /mm	叶宽 Leaf width /mm	株高 Plant height /mm	鲜重 Fresh weight/g		干重 Dry weight/g	
				地上部 Aboveground	根 Root	地上部 Aboveground	根 Root
CK	48.08±5.70a	22.31±2.54a	262.00±21.98a	0.48±0.01ab	0.34±0.01ab	0.20±0.02a	0.06±0.00a
NaCl	36.69±3.55c	14.22±1.82c	221.00±14.64c	0.33±0.06cd	0.25±0.06bc	0.14±0.01bc	0.04±0.00b
NaCl+MT ₅₀	36.68±4.51c	17.20±2.36b	269.33±4.59a	0.39±0.04bc	0.31±0.01abc	0.16±0.02ab	0.05±0.01b
NaCl+MT ₁₀₀	43.57±6.62ab	17.46±3.26b	263.50±11.57a	0.57±0.10a	0.38±0.01a	0.20±0.02a	0.06±0.01a
NaCl+MT ₂₀₀	38.48±5.69bc	14.03±0.84c	241.83±21.08b	0.50±0.02ab	0.28±0.08bc	0.15±0.02b	0.04±0.00b
NaCl+MT ₄₀₀	28.57±2.33d	11.68±1.87c	197.50±16.28d	0.27±0.09d	0.23±0.07c	0.11±0.03c	0.04±0.00b

注: 同列不同小写字母表示处理间在 0.05 水平有显著差异; $NaCl$ 代表 150 $\mu\text{mol/L}$ $NaCl$, MT_{50} 、 MT_{100} 、 MT_{200} 和 MT_{400} 分别代表 50、100、200 和 400 $\mu\text{mol/L}$ MT; 下同

Note: The different normal letters within same column mean significant differences among treatments at 0.05 level. $NaCl$ stand for 150 $\mu\text{mol/L}$ $NaCl$, while MT_{50} , MT_{100} , MT_{200} and MT_{400} stand for 50, 100, 200 and 400 $\mu\text{mol/L}$ MT, respectively; the same as below

表 2 盐胁迫下 MT 对香椿幼苗叶片和根系中 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 含量的影响Table 2 Effect of MT on Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} and Mg^{2+} contents in leaves and roots of *T. sinensis* seedlings under salt stress

器官 Organ	处理 Treatment	离子含量 Ion content/(mg/g)			
		Na^+	K^+	Ca^{2+}	Mg^{2+}
叶 Leaf	CK	0.585±0.004d	29.679±0.058c	11.032±0.043a	1.523±0.030a
	NaCl	2.097±0.091a	18.404±0.020f	10.085±0.034f	1.196±0.010d
	NaCl+MT ₅₀	1.795±0.011b	31.219±0.031b	10.571±0.019d	1.249±0.034d
	NaCl+MT ₁₀₀	1.427±0.084c	32.838±0.022a	10.934±0.047b	1.455±0.038b
	NaCl+MT ₂₀₀	2.020±0.004a	29.524±0.033d	10.817±0.031c	1.338±0.016c
根 Root	NaCl+MT ₄₀₀	2.097±0.005a	25.260±0.046e	10.365±0.058e	1.249±0.032d
	CK	1.473±0.005c	8.486±0.028b	7.179±0.037a	1.851±0.025a
	NaCl	3.980±0.046a	5.926±0.012f	5.381±0.020d	1.359±0.026c
	NaCl+MT ₅₀	3.463±0.004b	6.790±0.033d	5.908±0.030c	1.252±0.014d
	NaCl+MT ₁₀₀	3.425±0.178b	8.676±0.036a	6.721±0.039b	1.453±0.044b
	NaCl+MT ₂₀₀	3.865±0.083a	7.348±0.032c	5.860±0.028c	1.260±0.029d
	NaCl+MT ₄₀₀	3.977±0.007a	6.510±0.030e	5.854±0.032c	1.085±0.021e

和根系中 K^+/Na^+ 、 Ca^{2+}/Na^+ 和 Mg^{2+}/Na^+ 的比值不同程度地增大,且随着 MT 浓度增加表现出先升高后降低的变化趋势,并均以 100 $\mu\text{mol/L}$ MT 处理效果最佳,最大程度地提高盐胁迫下香椿叶片和根系的 K^+/Na^+ 、 Ca^{2+}/Na^+ 和 Mg^{2+}/Na^+ 的比值,在叶片中分别比盐胁迫下显著增加 162.60%、59.55% 和 79.13%,在根部分别显著增加 70.41%、

43.51% 和 24.35%。

2.3 盐胁迫下 MT 对香椿幼苗光合作用的影响

2.3.1 P_n 、 T_r 和 WUE 由图 1 可知,香椿幼苗叶片 P_n 、 T_r 和 WUE 在各处理下表现出相似的变化趋势,即在盐胁迫下比 CK 显著大幅度降低,在外施 50、100 和 200 $\mu\text{mol/L}$ MT 后均比单一盐胁迫处理显著增加,且均随着外施 MT 浓度增加表现出先升

表 3 盐胁迫下 MT 对香椿幼苗叶片和根系中离子含量比值的影响

Table 3 Effect of MT on ratios of ion contents in leaves and roots of *T. sinensis* seedlings under salt stress

器官 Organ	处理 Treatment	K^+/Na^+	Ca^{2+}/Na^+	Mg^{2+}/Na^+
叶 Leaf	CK	50.748±0.239a	18.864±0.099a	2.604±0.039a
	NaCl	8.787±0.381f	4.815±0.189e	0.571±0.029e
	NaCl+MT ₅₀	17.395±0.092c	5.890±0.032c	0.696±0.022c
	NaCl+MT ₁₀₀	23.075±1.417b	7.682±0.438b	1.023±0.089b
	NaCl+MT ₂₀₀	14.613±0.047d	5.354±0.027d	0.662±0.008cd
根 Root	CK	5.761±0.025a	4.873±0.023a	1.257±0.015a
	NaCl	1.489±0.020e	1.352±0.020e	0.341±0.004d
	NaCl+MT ₅₀	1.960±0.008c	1.728±0.084c	0.362±0.004c
	NaCl+MT ₁₀₀	2.538±0.136b	1.941±0.013b	0.425±0.010b
	NaCl+MT ₂₀₀	1.902±0.050c	1.517±0.036d	0.326±0.009e
	NaCl+MT ₄₀₀	1.637±0.004d	1.472±0.011d	0.273±0.006f

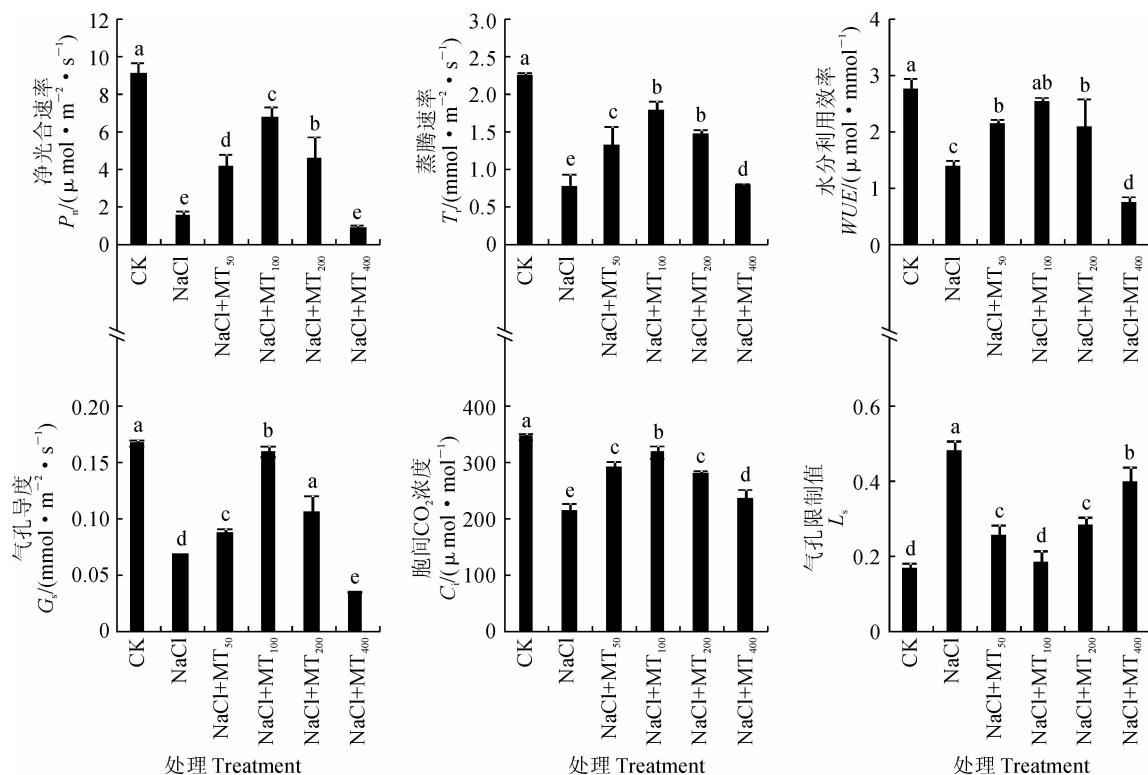


图 1 盐胁迫下 MT 对香椿幼苗叶片光合气体交换参数的影响

Fig. 1 Effect of MT on gas exchange parameters in leaves of *T. sinensis* seedlings under salt stress

后降的变化趋势,并均在 100 $\mu\text{mol/L}$ MT 时增幅最大。其中,香椿幼苗叶片 P_n 、 T_r 和 WUE 在盐胁迫下分别比 CK 显著降低了 83.39%、66.37% 和 50.01%,在外施 100 $\mu\text{mol/L}$ MT 时比单一盐胁迫分别显著升高 343.29%、137.51% 和 84.02%。因此,外施 100 $\mu\text{mol/L}$ MT 最有利于提高盐胁迫下香椿的光合作用,增强 WUE,有效地缓解盐胁迫所引起的植物生理失水及水分缺失所造成的生理失衡问题,减少盐胁迫所带来的损伤,增强植株抗盐性,MT 浓度过高反而会削弱其缓解效应。

2.3.2 G_s 、 C_i 和 L_s 各处理香椿叶片的 G_s 和 C_i 与 P_n 的变化趋势相似(图 1)。150 mol/L NaCl 盐胁迫致使香椿幼苗叶片 G_s 和 C_i 比 CK 分别显著降低了 59.02% 和 38.16% ($P < 0.05$),而外施 100 $\mu\text{mol/L}$ MT 使叶片 G_s 和 C_i 分别比单独盐胁迫处理显著增加 133.31% 和 49.08%;同时,各处理香椿叶片 L_s 则表现出与 G_s 和 C_i 相反的变化趋势,即在盐胁迫下比 CK 显著提高 183.13%,在施加不同浓度 MT 后均比单一盐胁迫处理显著降低,并随 MT 浓度增加呈现先降低后升高的趋势,其中施加 100 $\mu\text{mol/L}$ MT 时的 L_s 最小,比盐胁迫下显著降低 61.55%。

2.4 盐胁迫下 MT 对香椿幼苗叶片叶绿素和 MDA 含量的影响

植物幼苗受到盐胁迫时,在形态上会表现出黄化萎蔫的现象,这是由于植株内的叶绿素合成受阻引起的。在 150 mmol/L NaCl 胁迫处理下,香椿幼苗叶片的叶绿素 a+b、叶绿素 a 和叶绿素 b 含量分别比 CK 显著降低了 46.12%、39.75% 和 52.65% (图 2)。外源施加 50、100 和 200 $\mu\text{mol/L}$ MT 均能

显著提高盐胁迫下植株叶片的叶绿素 a 和 b 含量 ($P < 0.05$),而 400 $\mu\text{mol/L}$ MT 处理则无显著影响,其中叶片叶绿素 a+b、a 和 b 的含量在 100 $\mu\text{mol/L}$ MT 处理时分别比单一盐胁迫显著提高了 46.28%、71.71% 和 57.54%,而与 200 $\mu\text{mol/L}$ MT 处理无显著性差异 ($P > 0.05$)。图 2 同时显示,香椿幼苗的叶片中 MDA 含量在 150 mmol/L NaCl 处理下比 CK 显著提高了 39.90%;各浓度 MT 处理幼苗叶片 MDA 含量均比单一 NaCl 处理不同程度降低,其中的 50、100 和 200 $\mu\text{mol/L}$ MT 处理分别降低了 30.90%、41.34% 和 25.16%,并与 CK 水平相近,而 400 $\mu\text{mol/L}$ MT 则变化不显著 ($P > 0.05$)。可见,适宜浓度的外源 MT 能有效解除盐胁迫对香椿幼苗的过氧化伤害,缓解盐胁迫对叶片叶绿素合成的抑制,提高光合色素水平。

3 讨论

盐胁迫是一种影响最为广泛的非生物胁迫,其实质上就是 Na^+ 的累积产生的不良效应,当 Na^+ 含量在适度水平,则可以调控细胞内外的离子平衡状态,维持植物的正常生长;当 Na^+ 水平累积并超过一定范围,就会产生毒害作用,抑制植物对营养元素的吸收,从而影响其生长发育,甚至会导致植物的死亡^[24]。因此,植物生长受到抑制是遭受盐胁迫后最直接的生理响应机制。通过施加一定浓度外源物质可以有效地缓解盐胁迫产生的生长损伤。其中,有关 MT 缓解植物盐胁迫伤害已有一些报道,如苹果^[10] 和黄瓜^[25] 等。MT 不仅对盐、干旱、环境温度等非生物胁迫具有保护作用,而且能够促进植物生长活性和诱导生根,其作用方式与生长素相似^[26]。本

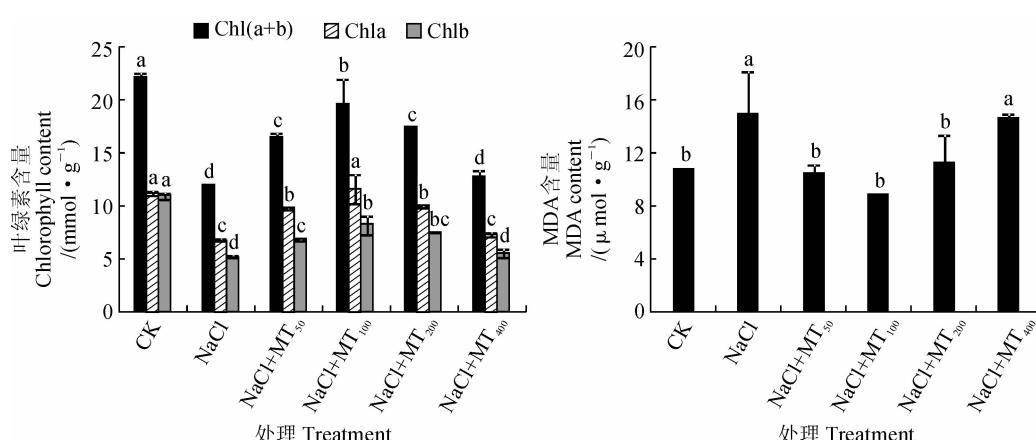


图 2 盐胁迫下 MT 对香椿叶片叶绿素和丙二醛含量的影响

Fig. 2 Effect of MT on chlorophyll and MDA contents of *T. sinensis* seedlings under salt stress

研究结果显示,150 mmol/L NaCl 处理显著抑制了香椿幼苗的叶长、叶宽和株高,以及地上部分和根系的鲜重与干重,而在此基础上外施 100 $\mu\text{mol}/\text{L}$ MT 促进香椿幼苗生长和生物量积累的效果最为显著。Ke 等^[27]研究发现,100 mmol/L NaCl 胁迫能抑制小麦干重,而施加 1 $\mu\text{mol}/\text{L}$ MT 则显著地促进了小麦的干物质积累。

植物细胞内存在一价离子(Na^+ 和 K^+)和二价离子(Ca^{2+} 和 Mg^{2+}),两者之间的平衡在维持细胞膜的完整性和选择透过性方面起着重要的作用^[28]。当外界环境存在大量 Na^+ 时,质膜透性增强,电解质外渗,使细胞的代谢能力失调,此时对其他离子的选择性吸收和运输能力降低,导致植株体内其他离子(K^+ 、 Ca^{2+} 等)与 Na^+ 比值的下降^[29]。此外,根系对 Na^+ 的吸收限制性,并且使叶片可以维持较低水平的 Na^+ ,这些都直接地影响着非盐生植物的耐盐性^[30]。本研究发现,盐胁迫提高了香椿幼苗的 Na^+ 含量,其中,根系中 Na^+ 含量的增加量明显大于叶片,且香椿根系的 Na^+ 含量也显著高于叶片,与鹅耳枥相似^[31],说明 Na^+ 优先积累在幼苗根系中,以减少对叶片的干扰,同时可利用 Na^+ 对植株进行渗透调节,保持植物的吸水能力。与此同时,香椿幼苗叶片和根系中 K^+ 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 含量相应显著性减少,与 Na^+ 产生拮抗效应, Na^+/K^+ 、 $\text{Na}^+/\text{Mg}^{2+}$ 和 $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$ 比值降低,平衡受到破坏,造成植物体内所需矿质元素缺乏,影响植物的生长发育。一些研究表明,外源性 MT 的应用增强了植物对盐胁迫的耐受性,如湖北海棠^[10] 和向日葵^[32]。植株体内矿质离子的含量以及分布情况影响着抗盐性。 K^+ 与细胞渗透势的构成密切相关,同时 Li 等^[33]研究发现 MT 参与植物在胁迫条件下对 K^+ 的吸收,有利于植株增强抗逆性。植物遭受盐胁迫时,若能使体内 Ca^{2+} 含量提高, Ca^{2+} 信号则能够激活下游信号分子,可以减缓植物盐害,增强其耐盐性,并能够维持叶绿体膜的稳定性^[34],调节离子运输^[35] 等。此外,作为合成叶绿素的重要原料的 Mg^{2+} ,能够与其他矿质元素离子相互协调运转^[36]。本研究发现,施加适宜浓度的 MT 能够有效地改善盐胁迫下香椿叶片和根系中矿质元素离子 K^+ 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 含量,促进这些离子转运,使得体内重新构建离子平衡来调节植物的抗盐性,这是因为经 MT 处理的盐胁迫香椿幼苗通过调控根系对 Na^+ 的选择性吸收,促进其区隔化^[37],增强了其对 K^+ 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 的吸收功能,促进植物体内细胞的离子平衡状态,从而加

强了对营养元素的吸收,降低了香椿幼苗的 NaCl 胁迫伤害。高青海等^[38]的研究表明,施加 100 mmol/L MT 能够显著地缓解甜瓜因 NaCl 胁迫造成的盐害,降低植株对 Na^+ 的吸收积累,调节植物体内离子稳态。

光合作用是植物对盐胁迫高度敏感的关键生理过程之一,因为它对光合作用的生物能量过程有不利影响。MT 可以延缓叶片叶绿素的降解过程^[39]。在本研究中,150 mmol/L NaCl 胁迫降低了香椿幼苗叶片 P_n ,植物细胞代谢速率下降,产生的营养物质不能达到植物正常生长所需要的水平,抑制了香椿幼苗的光合作用和生物量积累,这与早期研究结果^[10]一致。本研究中,施用 MT 处理减轻了 NaCl 诱导的香椿幼苗光合作用和生物量抑制作用,且 MT 的这种作用具有剂量依赖性;与 100 $\mu\text{mol}/\text{L}$ MT 相比,50、200 和 400 $\mu\text{mol}/\text{L}$ MT 处理对盐胁迫下香椿幼苗的光合作用和生物量积累的改善效果相对较差。植物在盐胁迫中的一个重要响应是关闭气孔以减少水分流失,同时伴随着香椿叶片 G_s 的显著降低,从而引起光合作用的气孔限制。然而,使用适宜浓度的 MT 可以改善气孔的功能,使植物在盐胁迫等渗透胁迫下重新开放气孔^[40]。同样,在本研究中发现,NaCl 胁迫显著降低了香椿幼苗叶片 G_s 和 C_i ,但是外源性 50、100 和 200 $\mu\text{mol}/\text{L}$ MT 抑制了 G_s 和 C_i 的降低,进入气孔的 CO_2 增加,光合效率得到了提高。此外,本研究中 MT 也增加了盐胁迫下香椿幼苗叶片的 T_r 和 WUE ,植株的吸水能力因为植株的蒸腾拉力而有所提高^[41],促进了香椿根系对环境中矿质元素的吸收,其中 Mg^{2+} 含量的增加,促进了叶绿素的合成,从而提高了香椿的光合作用效率。另外,盐胁迫造成叶绿素合成受阻,甚至促进叶绿素的分解,加速叶绿素含量的下降^[42]。本实验中,单一 NaCl 胁迫显著降低香椿幼苗的叶绿素含量,适宜浓度 MT 能够促进叶绿素的产生,这与西瓜^[43]的相关研究结果一致。

MDA 是细胞膜脂过氧化的产物,反映出细胞膜受损的程度。本研究中盐胁迫下香椿幼苗体内 Na^+ 浓度增加,质膜透性增强,MDA 含量上升,细胞正常生长代谢因此受到抑制。外源 MT 的加入缓解了膜脂过氧化的过程,减少了植株细胞膜的损伤。MT 通过抑制 MDA 的积累来保持细胞功能完整性,增强植株细胞代谢强度,从而增强植物的抗盐性。

综上所述,盐胁迫处理抑制了香椿幼苗的生长,

破坏了植物体内离子稳态;外施适宜浓度MT可以显著提高香椿幼苗的叶片和根系K⁺、Mg²⁺和Ca²⁺浓度,降低Na⁺的积累,调控植株体内离子平衡,增

强了植株对营养元素的吸收,提高了香椿幼苗光合作用效率,从而缓解了NaCl胁迫对香椿幼苗造成的损伤。

参考文献:

[1] PORCEL R, AROCA R, RUIZ LOZANO J M. Salinity stress alleviation using arbuscular mycorrhizal fungi. *A review*[J]. *Agronomy for Sustainable Development*, 2012, **32**(1): 181-200.

[2] RUIZLOZANO J M, PORCEL R, AZCÓN C, et al. Regulation by arbuscular mycorrhizae of the integrated physiological response to salinity in plants: new challenges in physiological and molecular studies[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, **63**(11): 4 033-4 044.

[3] MELONI D A, OLIVA M A, MARTINEZ C A, et al. Photosynthesis and activity of superoxide dismutase, peroxidase and glutathione reductase in cotton under salt stress[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2003, **49**(1): 69-76.

[4] PANDI-PERUMAL S R, SRINIVASAN V, MAESTRONI G J M, et al. Melatonin: nature's most versatile biological signal [J]. *FEBS Journal*, 2006, **273**(13): 2 813-2 838.

[5] TAN D, REITER R J, MANCHESTER L C, et al. Chemical and physical properties and potential mechanisms: melatonin as a broad spectrum antioxidant and free radical scavenger[J]. *Current Topics in Medicinal Chemistry*, 2002, **2**(2): 181-197.

[6] TASSEL D L V, ROBERTS N, LEWY A, et al. Melatonin in plant organs[J]. *Journal of Pineal Research*, 2010, **51**(1): 8-15.

[7] REITER R, TAN D X, ZHOU Z, et al. Phytomelatonin: assisting plants to survive and thrive[J]. *Molecules*, 2015, **20**(4): 7 396-7 437.

[8] BAJWA V S, SHUKLA M R, SHERIF S M, et al. Role of melatonin in alleviating cold stress in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Journal of Pineal Research*, 2014, **56**(3): 238-245.

[9] ZHANG H M, ZHANG Y. Melatonin: a well-documented antioxidant with conditional pro-oxidant actions[J]. *Journal of Pineal Research*, 2014, **57**(2): 131-146.

[10] LI C, WANG P, WEI Z, et al. The mitigation effects of exogenous melatonin on salinity-induced stress in *Malus hupehensis* [J]. *Journal of Pineal Research*, 2012, **53**(3): 298-306.

[11] CHEN Y E, MAO J J, SUN L Q, et al. Exogenous melatonin enhances salt stress tolerance in maize seedlings by improving antioxidant and photosynthetic capacity[J]. *Physiologia Plantarum*, 2018, **164**(3): 349-363.

[12] 张友元,夏玉芳,黎磊,等.香椿生长规律初步研究[J].山地农业生物学报,2008, **27**(5): 393-397.

ZHANG Y Y, XIA Y F, LI L, et al. Preliminary study on growth law of *Toona sinensis*[J]. *Journal of Mountain Agriculture and Biology*, 2008, **27**(5): 393-397.

[13] 黄大勇,周全连.石灰岩山区香椿栽培技术[J].林业科技开发,2006, **20**(2): 61-63.

HUANG D Y, ZHOU Q L. Cultivation technique of *Toona sinensis* in limestone mountainous area[J]. *China Forestry Science and Technology*, 2006, **20**(2): 61-63.

[14] 王赵改,陈丽娟,张乐,等.不同采收期红油香椿营养成分和抗氧化活性分析[J].食品科学,2015, **36**(4): 158-163.

WANG Z G, CHEN L J, ZHANG L, et al. Nutritional components and antioxidant activity of *Toona sinensis* buds at different harvesting periods[J]. *Food Science*, 2015, **36**(4): 158-163.

[15] 孟丽,李德生,茹丽叶,等.Cd²⁺、Hg²⁺污染对香椿叶绿素含量和光合特性的影响[J].水土保持学报,2013, **27**(5): 240-243.

MENG L, LI D S, RU L Y, et al. Effect of Cd²⁺, Hg²⁺ pollution on contents of chlorophyll and photosynthetic characteristic in *Toona sinensis*[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2013, **27**(5): 240-243.

[16] 杨玉珍,陈刚,彭方仁,等.低温胁迫下不同种源香椿含水量和渗透调节物质含量差异及其与抗寒性的相关性[J].植物资源与环境学报,2014, **23**(4): 47-54.

YANG Y Z, CHEN G, PENG F R, et al. Differences in water and osmoregulation substance contents in *Toona sinensis* from different provenances under low temperature stress and their correlation to cold tolerance [J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2014, **23**(4): 47-54.

[17] 刘爱杰.香椿幼苗持续干旱胁迫研究[D].南宁:广西大学,2015.

[18] 何安.日本楳木和香椿对铅、镉胁迫的响应研究[D].天津:天津理工大学,2017.

[19] 姚侠妹,偶春,王群群,等.盐胁迫对香椿幼苗生长和光合特性的影响[J].阜阳师范学院学报(自然科学版),2019, **36**(1): 36-39.

YAO X M, OU C, WANG Q Q, et al. Effects of salt stress on growth and photosynthetic characteristics of *Toona sinensis*[J]. *Journal of Fuyang Normal University (Natural Science)*, 2019, **36**(1): 36-39.

[20] 朱振贤.几种主要造林树种盐胁迫响应及耐盐机理研究[D].南京:南京林业大学,2007.

[21] BERRY J A, DOWNTON W J. Environmental Regulation of Photosynthesis[M]. New York: Academic Press, 1982.

[22] 黄成林,赵昌恒,傅松玲,等.安徽休宁倭竹水分生理及生物量的研究[J].水土保持学报,2005, **19**(1): 188-191, 199.

HUANG C L, ZHAO C H, FU S L, et al. Study on water

physiology and biomass of *Shibatae hispida* in Anhui Province[J]. *Journal of Soil Water Conservation*, 2005, **19**(1): 188-191, 199.

[23] 王学奎, 黄见良. 植物生理生化实验原理与技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2015.

[24] SYED M A. Nutrient Uptake by Plants under Stress Conditions [M]. New York: Marcel Dekker, Inc. 1999.

[25] WANG L Y, LIU J L, WANG W X, et al. Exogenous melatonin improves growth and photosynthetic capacity of cucumber under salinity-induced stress[J]. *Photosynthetica*, 2016, **54**(1): 19-27.

[26] ARNAO M B, HERNÁNDEZ-RUIZ, J. Melatonin: plant growth regulator and/or biostimulator during stress [J]. *Trends in Plant Science*, 2014, **19**(12): 789-797.

[27] KE Q B, YE J, WANG B M, et al. Melatonin mitigates salt Stress in wheat seedlings by modulating polyamine metabolism[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, **9**: 914.

[28] 戴高兴, 彭克勤, 皮灿辉. 钙对植物耐盐性的影响[J]. 中国农学通报, 2003, **19**(3): 97-101.

DAI G X, PENG K Q, PI C H. The effects of calcium on salt-tolerance in plant[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2003, **19**(3): 97-101.

[29] 李品芳, 白文波, 杨志成. NaCl 胁迫对革状羊茅离子吸收与运输及其生长的影响[J]. 中国农业科学, 2005, **38**(7): 1 458-1 465.

LI P F, BAI W B, YANG Z C. Effects of NaCl stress on ions absorption and transportation and plant growth of tall fescue [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2005, **38**(7): 1 458-1 465.

[30] 唐晓倩, 刘广全. NaCl 胁迫对圆柏幼苗生长和离子吸收及分配的影响[J]. 西北植物学报, 2017, **37**(7): 1 372-1 380.

TANG X Q, LIU G Q. Effects of NaCl stress on the growth, ion absorption and distribution of *Juniperus chinensis* seedlings[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica*, 2017, **37**(7): 1 372-1 380.

[31] 周琦, 祝遵凌. NaCl 胁迫对 2 种鹅耳枥幼苗生长及离子吸收、分配与运输的影响[J]. 北京林业大学学报, 2015, **37**(12): 7-16.

ZHOU Q, ZHU Z L. Effects of NaCl stress on seedling growth and mineral ions uptake, distribution and transportation of two varieties of *Carpinus* L[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2015, **37**(12): 7-16.

[32] MUKHERJEE S, DAVID A, YADAV S, et al. Salt stress-induced seedling growth inhibition coincides with differential distribution of serotonin and melatonin in sunflower seedling roots and cotyledons[J]. *Physiologia Plantarum*, 2014, **152**(4): 714-728.

[33] LI C, LIANG B, CHANG C, et al. Exogenous melatonin improved potassium content in *Malus* under different stress conditions[J]. *Journal of Pineal Research*, 2016, **61**(2): 218-229.

[34] 杨根平, 高向阳, 荆家海. 水分胁迫下钙对大豆叶片光合作用的改善效应[J]. 作物学报, 1995, **21**(6): 711-716.

YANG G P, GAO X Y, JING J H. Calcium can improve photosynthesis of soybean leaves under water stress[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 1995, **21**(6): 711-716.

[35] 程玉静, 郭世荣, 张润花, 等. 外源硝酸钙对黄瓜幼苗盐胁迫伤害的缓解作用[J]. 西北植物学报, 2009, **29**(9): 1 853-1 859.

CHENG Y J, GUO S R, ZHANG R H, et al. Mitigative effect of exogenous Ca(NO₃)₂ in cucumber seedlings under salt stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica*, 2009, **29**(9): 1 853-1 859.

[36] 张振华, 刘强, 宋海星, 等. K⁺, Ca²⁺ 和 Mg²⁺ 对不同水稻(*Oryza sativa* L.)基因型苗期耐盐性的影响[J]. 中国农业科学, 2010, **43**(15): 3 088-3 097.

ZHANG Z H, LIU Q, SONG H X, et al. The salinity tolerance of rice (*Oryza sativa* L.) genotypes as affected by nutrients (K⁺, Ca²⁺ and Mg²⁺) at seedling stage[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2010, **43**(15): 3 088-3 097.

[37] MUNNS R, TESTER M. Mechanisms of salinity tolerance [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, **59** (1): 651-681.

[38] 高青海, 郭远东, 吴燕, 等. 盐胁迫下外源褪黑素和 Ca²⁺ 对甜瓜幼苗的缓解效应[J]. 应用生态学报, 2017, **6**(8): 1 925-1 931.

GAO Q H, GUO Y Y, WU Y, et al. Alleviation effects of melatonin and Ca²⁺ on melon seedlings under salt stress[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, **6**(8): 1 925-1 931.

[39] ARNAO M B, HERNÁNDEZ-RUIZ, JOSEFA. Functions of melatonin in plants: a review[J]. *Journal of Pineal Research*, 2015, **59**(2): 133-150.

[40] YE J, WANG S W, DENG X P, et al. Melatonin increased maize (*Zea mays* L.) seedling drought tolerance by alleviating drought-induced photosynthetic inhibition and oxidative damage[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2016, **38**(2): 48.

[41] 周小婷. 外源褪黑素对盐胁迫下生菜和番茄幼苗的光合作用调控机制[D]. 陕西杨陵: 西北农林科技大学, 2017.

[42] SANTOS C V. Regulation of chlorophyll biosynthesis and degradation by salt stress in sunflower leaves[J]. *Scientia Horticulturae*, 2004, **103**(1): 93-99.

[43] HAO L, JINGJING C, HEJIE C, et al. Exogenous melatonin confers salt stress tolerance to watermelon by improving photosynthesis and redox homeostasis[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, **8**: 295.

(编辑:裴阿卫)