

麻疯树 (*Jatropha curcas* L.) 幼苗生长和 光合作用对盐胁迫的响应

陈健妙¹, 郑青松¹, 刘兆普^{1,2,*}, 隆小华¹, 刘 联²

(1. 南京农业大学江苏省海洋生物学重点实验室, 南京 210095; 2. 南京农业大学(海南)滩涂农业研究所, 海南乐东 572541)

摘要:为探讨盐胁迫对麻疯树幼苗生长和叶片光合生理的影响,在温室不同浓度 NaCl 处理下,对生长、光合色素含量、净光合速率 P_n 等光合参数、叶片 MDA 含量和电解质相对外渗率 EL 进行测定。结果表明:① 25 ~ 50 mmol·L⁻¹ NaCl 处理促进幼苗生长,尤其是 50 mmol·L⁻¹ NaCl 处理,鲜重较对照显著增加 44.3%,100 ~ 150 mmol·L⁻¹ NaCl 对生长影响不大,200 ~ 250 mmol·L⁻¹ NaCl 使生长受抑制,鲜重较对照分别显著下降 39.3% 和 70.2%。② 50 mmol·L⁻¹ NaCl 时, P_n 较对照显著增加 17.2%,100 ~ 150 mmol·L⁻¹ NaCl 时与对照无显著差异,200 ~ 250 mmol·L⁻¹ NaCl 时分别比对照显著下降 73.2% 和 77.9%, G_s 和 Tr 呈相同趋势,MDA 含量、 EL 则相反。③ 叶绿素 Chl 在 25 ~ 50 mmol·L⁻¹ NaCl 时递增,100 ~ 250 mmol·L⁻¹ NaCl 时递减,但 Chl a/Chl b 值变化小;类胡萝卜素 Car 在 25 mmol·L⁻¹ NaCl 时显著增加,100 mmol·L⁻¹ NaCl 后缓慢下降,但 Car/Chl 值呈上升趋势。④ 25 ~ 150 mmol·L⁻¹ NaCl 时幼苗水分利用效率 WUE 与对照无显著差异,200 ~ 250 mmol·L⁻¹ NaCl 时比对照显著下降。综上所述,25 ~ 50 mmol·L⁻¹ NaCl 时,麻疯树幼苗通过增加气孔开张、增强光合膜等细胞膜稳定性和膜功能,使 P_n 显著增加,促进植株生长和提高耐盐性,100 ~ 150 mmol·L⁻¹ NaCl 时,通过稳定的 WUE 使 P_n 下降不显著,生长受影响小,具有较好的耐盐性,200 ~ 250 mmol·L⁻¹ NaCl 时,光合膜等生物膜功能减弱,使 P_n 显著下降,幼苗诱导活性氧清除系统并通过减小生长来提高耐盐性,具有较好的耐盐适应性。150 mmol·L⁻¹ NaCl 以下是麻疯树幼苗生长的适宜浓度。

关键词:麻疯树; 盐胁迫; 光合; 色素; 细胞膜; 水分利用效率

文章编号:1000-0933(2009)03-1356-10 中图分类号:Q948 文献标识码:A

Growing and Photosynthetic Response of *Jatropha curcas* L. seedlings to salt stress

CHEN Jian-Miao¹, ZHENG Qing-Song¹, LIU Zhao-Pu^{1,2,*}, LONG Xiao-Hua¹, LIU Lian²

1 The Key Laboratory of Marine Biology, Jiangsu Province, N A U, Nanjing 210095, China

2 Hainan Coastal Agricultural Institute, N A U, Ledong, Hainan 572541, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(3): 1356 ~ 1365.

Abstract: In order to evaluate the effects of salt stress on growth and photosynthetic physiology in *Jatropha curcas* L. The growth, content of photosynthetic pigments, photosynthetic parameters as net photosynthetic rate (P_n), etc., malondialdehyde (MDA) and electrolyte leakage (EL) of *Jatropha curcas* L. treated with different concentrations of NaCl in greenhouse were investigated. The results obtained are as follows: ① Compared with the control, the growth and biomass of *Jatropha curcas* L. were enhanced with 25 — 50 mmol·L⁻¹ NaCl treatment, especially with 50 mmol·L⁻¹ NaCl. The fresh weight increased 44.3% than the control. The growth and the biomasses had no significant changes with 100 and 150 mmol·L⁻¹ NaCl treatment, but were inhibited with 200 — 250 mmol·L⁻¹ NaCl treatment. For example, the fresh weight under the 200 and 250 mmol·L⁻¹ NaCl stresses decreased significantly 39.3% and 70.2% respectively. ② Compared with control, net photosynthetic rate increased significantly 17.2% under 50 mmol·L⁻¹ NaCl treatment, while had no significant

基金项目: 国家高技术研究发展计划资助项目(2007AA091702)

收稿日期: 2007-12-25; 修订日期: 2008-04-23

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: sea@njau.edu.cn

changes under 100 and 150 mmol · L⁻¹ NaCl treatment. Under 200 and 250 mmol · L⁻¹ NaCl treatment, it decreased significantly 73.2% and 77.9% respectively. Under the different concentrations salt stresses, the stomatal conductance and transpiration rate showed the similar trends of net photosynthetic rate, but the *MDA* and *EL* showed the contrary ③The chlorophyll contents increased progressively with 25 and 50 mmol · L⁻¹ NaCl treatment, then decreased with 100 — 250 mmol · L⁻¹ NaCl treatment, but had no significant effect on the chlorophyll a/b ratio. The carotenoid contents increased significantly with 25 mmol · L⁻¹ NaCl treatment, then decrease with 50 — 250 mmol · L⁻¹ NaCl treatment, but the Car/Chl ratio increased gradually with the increasing salt concentrations. ④The *WUE* had no significant changes with 25 — 150 mmol · L⁻¹ NaCl treatment, but decreased significantly 33.5% and 22.6% respectively with 200 and 250 mmol L⁻¹ NaCl treatment. We conclude that *Jatropha curcas* L. seedlings had a higher *Pn* than the control by increasing stomatal conductance, stability and activity of photosynthetic membrane and other cell membranes with 25 and 50 mmol · L⁻¹ NaCl treatment, thus promoting the growth and biomasses, and salt-tolerance can be further increased. *Pn* had no significant decrease with 100 and 150 mmol · L⁻¹ NaCl treatment because of steady *WUE*, while the growth and other metabolisms of seedlings were little affected. *Pn* decreased significantly with 200 and 250 mmol · L⁻¹ NaCl treatment due to the weakening of stability and activity of cell membrane, the seedlings raised salt-tolerance by increasing the activities of antioxidant systems and reducing the growth. *Jatropha curcas* L. has a good adaptive response to salt stress, it can grow well below 150 mmol L⁻¹ NaCl treatment.

Key Words: *Jatropha curcas* L. ; Salt stress; Photosynthesis; Pigment; cell Membrane; Water use efficiency

当今社会,水资源短缺和土壤盐碱化已严重制约种植业的发展以及加工产品的生产,我国各种类型盐碱的总量为 0.99 亿 hm², 主要分布在沿海及干旱和半干旱地区^[1], 土壤盐分较高, 常规农作物不能正常生长, 如能直接种植适应地区气候、抗盐性强、管理粗放, 不与农业争地争水的耐盐经济植物, 如油料作物、蔬菜、牧草等供人们直接利用的农产品或加工原料, 不仅增加农业和加工产品资源, 还可以加强海涂防风固沙、盐土土壤改良和生物治理, 是合理和提高华南地区盐土、海涂开发的有效措施。麻疯树 (*Jatropha curcas* L.) 为大戟科 (Euphorbiaceae) 麻疯树属多年生灌木, 阳生植物, 主要分布于热带和亚热带地区, 绝大多数生长在美洲和亚洲热带地区, 在我国四川、海南、云南、广西等地有较大面积的野生分布和种植^[2]。其根系粗壮发达, 具有较强的耐干旱瘠薄能力, 枝干多汁柔韧抗风、耐火及抗病虫害等^[3], 尤其是种子含油量高达 40% ~ 60%, 油质好, 是一种非常环保的理想生物燃料油源, 各国竞相种植以制造生物柴油。目前, 麻疯树在重金属胁迫^[4]、冷胁迫^[5,6] 方面有一些报导, 但盐胁迫生理生态方面未见报导。

盐胁迫会诱发植物体内多种结构和功能的改变, 以利于植物适应新环境^[7]。盐胁迫下, 植物的光合等生理方面会受到明显影响, 维持光合功能是植物耐盐的重要机理之一。幼苗期对非生物胁迫很敏感, 是初步鉴定植物耐盐性的理想阶段。本实验通过对麻疯树幼苗进行不同浓度 NaCl 处理, 研究盐胁迫下幼苗生长、光合特性及相关生理生态的变化, 探讨麻疯树叶片光合对盐胁迫响应特征, 初步鉴定麻疯树耐盐性, 为提高其耐盐性, 改良麻疯树品种, 以充分利用滩涂、盐碱地发展种植提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 材料的培养与处理

供试麻疯树 (*Jatropha curcas* L.) 种子为南油 1 号, 采自南京农业大学海南滩涂农业研究所。将种子清水浸泡 24 h, 去壳播种于装有蛭石的穴盘中, 于光照培养箱中育苗, 昼温度 (30 ± 2) °C, 夜温度 (25 ± 2) °C, 光强 1500 lx, 相对湿度 40%, 每天视情况喷水几次, 保持基质湿润。第 6 天, 挑选生长一致的幼苗, 移栽南京农业大学温室, 进行砂培, 每处理重复 6 次, 每盆 3 株。采用 1/2 Hoagland 培养液浇灌, 温室自然光照。缓苗后, 用含 0、25、50、100、150、200 mmol · L⁻¹ 和 250 mmol · L⁻¹ NaCl 的 1/2 Hoagland 培养液培养, 每两天灌一次相同体积的培养液, 灌前用去离子水充分淋洗石英砂基质, 以保证试验设计的准确性。

1.2 生长状况和生物量测定

实验苗处理 10 d 后,流水冲松砂子,轻取苗,迅速带回实验室用蒸馏水将鲜样洗净吸干,称鲜重;每处理抽样 10 株,量其株高、叶长和叶宽、地径等,测叶面积,然后在 105℃ 杀青 20 min 后,于 75℃ 烘干至恒重,称干重。

1.3 光合特性参数测定

使用美国 Li-Cor 公司 Li-6400 型便携式光合测定系统,在处理的第 10 天(晴天)9:30 ~ 11:33 测定叶片的净光合速率(P_n)等相关参数。水分利用效率(WUE)为 P_n/Tr 计算值,气孔限制值(L_s)为 $1 - C_i/C_a$ 。测定时光强利用 6400-02LED 红蓝光源控制,光量子通量密度大气温度 $1200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,大气温度 $21.6 \sim 23.5^\circ\text{C}$,大气 CO_2 浓度变化范围为 $411.59 \sim 414.52 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。

1.4 光合色素含量测定

光合色素含量参照王学奎^[8]方法测定。

1.5 叶片细胞膜影响测定

叶片细胞膜透性用 DDS-11D 型电导仪测定叶片电解质相对外渗率,以 EL 表示^[8]

叶片膜脂过氧化程度以丙二醛(MDA)含量表示,用硫代巴比妥酸(TBA)方法测定^[8]

2 结果和分析

2.1 盐胁迫对麻疯树幼苗生长的影响

如表 1 所示, $25 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 处理,麻疯树株高比对照显著增加,增加了 14.1%,而地径、叶长、叶宽和叶面积亦有增加趋势; $50 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 处理,地径、株高、叶长、叶宽和叶面积等指标均达最大值,其中株高和地径比对照显著增大,而叶长和叶宽与对照无显著变化。 $100 \sim 150 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 处理,除株高在 $100 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 处理比对照显著增大,其他均与对照无显著差异。 $200 \sim 250 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 处理,除了地径在 $200 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 处理与对照无显著差异,其他生长有关指标均比对照显著减少,株高分别比对照下降 14.5% 和 31.5%;地径分别下降 14.7% 和 39.7%;叶长分别下降 33.1% 和 38.6%;叶宽分别下降 26.5% 和 41.1%,随着叶宽和叶长的显著减小,叶面积也显著减小,分别比对照下降 48.5% 和 55.6%。

表 1 不同 NaCl 浓度对麻疯树幼苗生长的影响

Table 1 Effects of different concentrations of NaCl on growth of *Jatropha curcas* L. seedlings

处理 Treatments ($\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl)	株高 Height (cm)	地径 Ground diameter (cm)	叶长 Leaf length (cm)	叶宽 Leaf width (cm)	叶面积 Leaf area (cm^2)
CK	$10.80 \pm 1.31\text{c}$	$0.68 \pm 0.08\text{abc}$	$7.25 \pm 0.45\text{a}$	$5.48 \pm 0.56\text{a}$	$32.12 \pm 2.17\text{ab}$
25	$12.73 \pm 0.68\text{b}$	$0.75 \pm 0.13\text{ab}$	$7.35 \pm 0.06\text{a}$	$5.58 \pm 0.17\text{a}$	$34.31 \pm 0.89\text{a}$
50	$14.11 \pm 0.30\text{a}$	$0.78 \pm 0.04\text{a}$	$7.38 \pm 0.61\text{a}$	$5.63 \pm 0.15\text{a}$	$35.72 \pm 2.78\text{a}$
100	$12.03 \pm 0.50\text{b}$	$0.63 \pm 0.07\text{bc}$	$6.83 \pm 1.07\text{a}$	$5.23 \pm 0.60\text{a}$	$31.53 \pm 3.69\text{ab}$
150	$9.93 \pm 0.60\text{cd}$	$0.61 \pm 0.03\text{c}$	$6.50 \pm 0.42\text{a}$	$5.05 \pm 0.52\text{a}$	$31.41 \pm 3.42\text{b}$
200	$9.23 \pm 0.68\text{d}$	$0.58 \pm 0.02\text{c}$	$4.85 \pm 0.24\text{b}$	$4.03 \pm 0.43\text{b}$	$16.54 \pm 1.79\text{c}$
250	$7.45 \pm 0.15\text{e}$	$0.41 \pm 0.08\text{d}$	$4.45 \pm 0.49\text{b}$	$3.23 \pm 0.47\text{c}$	$14.27 \pm 1.31\text{c}$

每处理重复 6 次,同列数值不同字母表示差异达 5% 显著水平,下同 Every treatment were repeated six times, different letters within the same column indicate significant difference at 5% level; the same below

2.2 盐胁迫对麻疯树幼苗生物量的影响

如图 1A 所示, $25 \sim 50 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 范围内,鲜重比对照显著增加,分别增加 36.2% 和 44.3%。 $100 \sim 150 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 时,与对照无显著差异。 $200 \sim 250 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 处理,比对照显著减小,分别下降了 39.3% 和 70.2%。干重(图 1B)在 $25 \sim 100 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 处理,比对照显著增加,分别增加 17.9%、29.6% 和 11.1%。 $200 \sim 250 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 处理,比对照显著减小,分别下降 14.5% 和 31.5%。

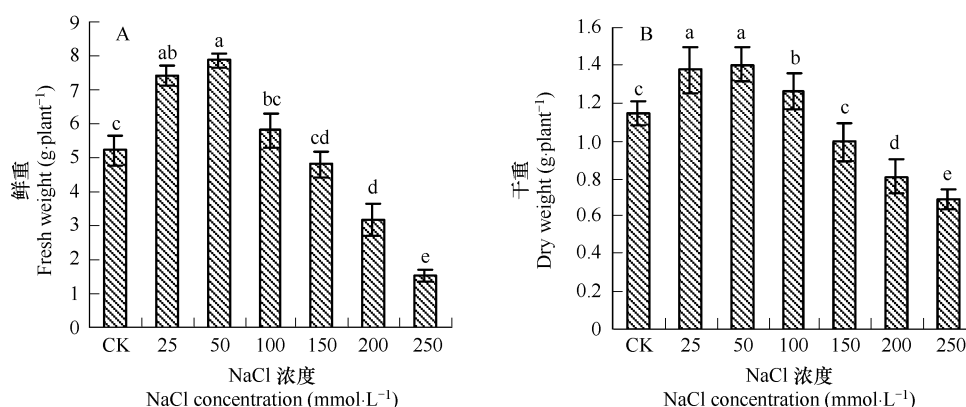


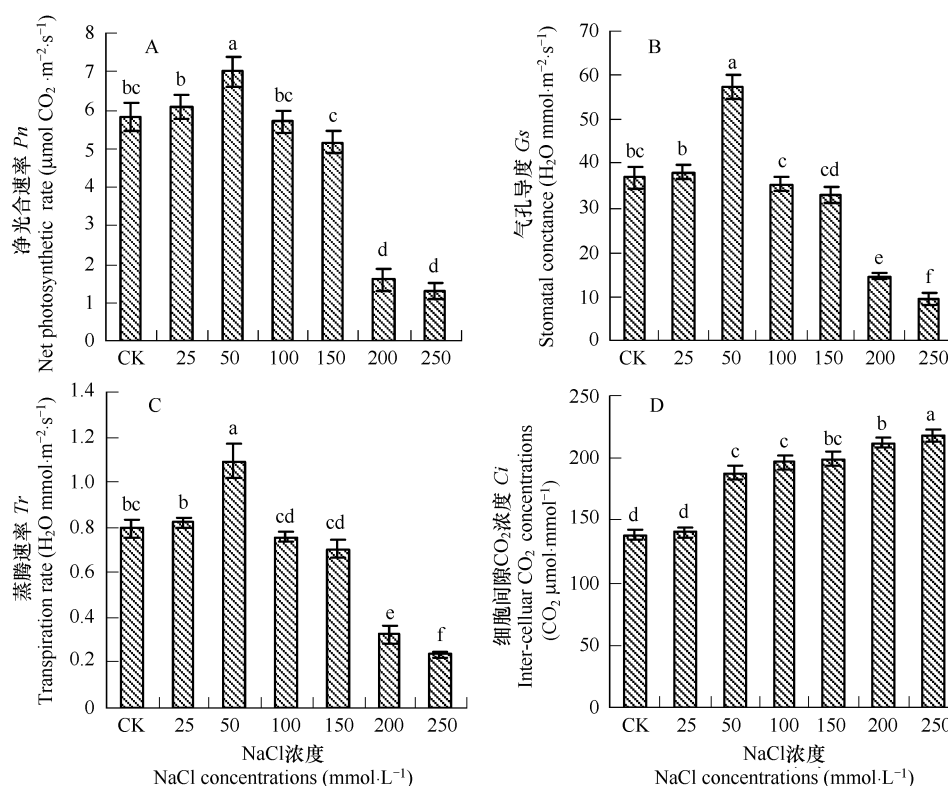
图1 不同 NaCl 浓度对麻疯树幼苗生物量(鲜重 A, 干重 B)的影响

Fig. 1 Effects of different concentrations of NaCl on biomasses(fresh weight A, dry weight B) of *Jatropha curcas* L. seedlings

2.3 盐胁迫下麻疯树幼苗叶片的光合响应特性

2.3.1 盐胁迫对麻疯树幼苗叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i)的影响

净光合速率 P_n 是植物真正光合作用所同化 CO_2 的量,其中减去了因呼吸作用而释放的 CO_2 的量。 P_n 大,表明植物光合作用的水平高,植株生长快和生物量积累大。在一定条件下, P_n 的大小受 G_s 、 Tr 和 C_i 等多个因素相互影响。如图 2 所示,25 ~ 50 $mmol \cdot L^{-1}$ NaCl 处理, P_n 随盐度加大递增,100 $mmol \cdot L^{-1}$ NaCl 处理以上,随盐度增加 P_n 递减,气孔导度 G_s 和蒸腾速率 Tr 的变化趋势与 P_n 一致,而胞间 CO_2 浓度 C_i 则呈递增趋

图2 不同 NaCl 浓度对麻疯树幼苗叶片净光合速率 P_n (A)、气孔导度 G_s (B)、蒸腾速率 Tr (C) 和细胞间隙 CO_2 浓度 C_i (D) 的影响Fig. 2 Effects of different concentrations of NaCl on net photosynthetic rate P_n (A), stomatal conductance G_s (B), transpiration rate Tr (C), intercellular CO_2 concentration C_i (D) of *Jatropha curcas* L. Seedlings

势。50 mmol·L⁻¹ NaCl 处理, P_n 比对照显著增加 17.2%, 100 ~ 150 mmol·L⁻¹ NaCl 处理与对照无显著差异, 200 ~ 250 mmol·L⁻¹ NaCl 处理, P_n 分别比对照显著下降 73.2% 和 77.9%。50 mmol·L⁻¹ NaCl 处理, G_s 和 T_r 分别比对照显著增加 36.0% 和 37.2%, C_i 比对照显著增加 35.9%; 200 ~ 250 mmol·L⁻¹ NaCl 处理, G_s 分别比对照显著下降 60.4% 和 74.3%, T_r 分别比对照显著下降 59.0% 和 70.5%, C_i 比对照显著增加 53.0% 和 58.0%。麻疯树幼苗盐胁迫下, 以 P_n 、 G_s 最为明显。

2.3.2 盐胁迫对麻疯树幼苗叶片气孔限制值 L_s 的影响

气孔限制值 L_s 表示气孔对光合作用的影响程度。植物受胁迫时, 光合作用降低是由于气孔还是非气孔限制因素, 通常判断依据就是细胞间隙 CO_2 浓度 C_i 和气孔限制值 L_s 的变化^[9]。如图 3A 示, L_s 在 100 ~ 250 mmol·L⁻¹ NaCl 处理下呈递减, 表明 P_n 降低受气孔限制因素逐渐减小。200 ~ 250 mmol·L⁻¹ NaCl 处理, L_s 值分别是 47.5% 和 45.5%。

2.3.3 盐胁迫对麻疯树幼苗水分利用效率 WUE 的影响

植物水分利用效率 WUE (P_n/T_r) 是光合和蒸腾特性的综合反应, WUE 高的植物, 其叶片含水量高, 持水性强, 用水节约, 限制叶片水分散失, 减轻对光合的抑制^[10], 提高植物抗逆性。如图 3B 所示, 25 ~ 150 mmol·L⁻¹ NaCl 处理, 麻疯树幼苗 WUE 皆与对照无显著差异, 50 mmol·L⁻¹ NaCl 处理, 由于 G_s 显著增大, T_r 增大比 P_n 更显著, 幼苗 WUE 有所减小, 但与对照无显著差异, 100 ~ 150 mmol·L⁻¹ NaCl 处理, 随盐度增加, 幼苗通过减小气孔开度, 降低 P_n 同时通过更大程度地降低 T_r 来增加 WUE , WUE 比对照略增但无差异显著。200 ~ 250 mmol·L⁻¹ NaCl 处理, WUE 分别比对照显著降低 33.5% 和 22.6%。

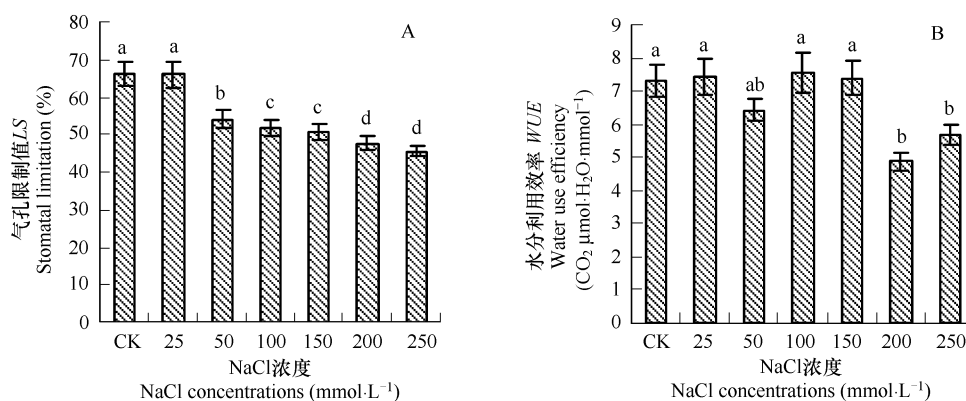


图 3 不同 NaCl 浓度对麻疯树幼苗气孔限制值 L_s (A) 和水分利用效率 WUE (B) 的影响

Fig. 3 Effects of different concentrations of NaCl on stomatal limitation (L_s) (A) and water use efficiency (WUE) (B) of *Jatropha curcas* L. seedlings

2.4 盐胁迫对麻疯树幼苗光合色素含量和比例的影响

环境因子的改变可以引起光合色素含量和比例的变化, 进而引起光合功能的改变^[10]。如图 4、5 所示, 低盐度下, 光合色素含量随盐度加大呈递增趋势, 高盐度下降。其中, 叶绿素 b (Chl b) 和类胡萝卜素 (Car) 25 mmol·L⁻¹ NaCl 处理比对照显著增高, 叶绿素 a (Chl a) 和叶绿素总量 (Chl) 50 mmol·L⁻¹ NaCl 处理比对照显著增高, 然后随盐度加大各色素含量递减, 其中, Chl a 在 150 mmol·L⁻¹ NaCl 处理显著下降, Chl、Chl b 200 mmol·L⁻¹ NaCl 处理显著下降; Car 在 50 mmol·L⁻¹ NaCl 处理显著下降, 但随后处理间下降缓慢。幼苗光合色素比例随着各色素含量的变化随之改变 (图 6), 受 Chl b 在低盐胁迫增加显著, 中高盐胁迫降低缓慢的影响, Chl a / Chl b 值在 25 ~ 250 mmol·L⁻¹ NaCl 处理皆比对照小, 但 25 ~ 100 mmol·L⁻¹ NaCl 处理, Chl a / Chl b 值随盐度增加递增, 150 ~ 250 mmol·L⁻¹ NaCl 处理, 比对照显著减小, 但处理间变化不大。类胡萝卜素变化幅度小, Car / Chl 值 50 ~ 200 mmol·L⁻¹ NaCl 处理, 起初随着叶绿素总量 Chl 的显著增加而显著减小, 后随盐度增加, Chl 的显著减小而逐渐增加, 250 mmol·L⁻¹ NaCl 处理才又略降。在高盐胁迫下, 虽然光合色素相对含量皆递减, 但 Chl a / Chl b、Car / Chl 值动态平衡, 相对稳定。

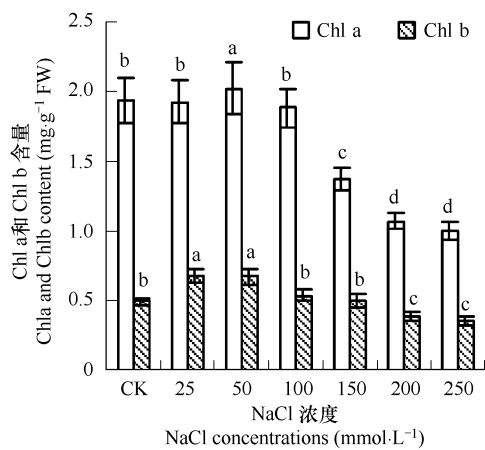


图4 不同 NaCl 浓度对麻疯树幼苗叶绿素 a 和叶绿素 b 含量的影响

Fig. 4 Effects of different concentrations of NaCl on Chl a and Chl b contents of *Jatropha curcas* L. seedlings

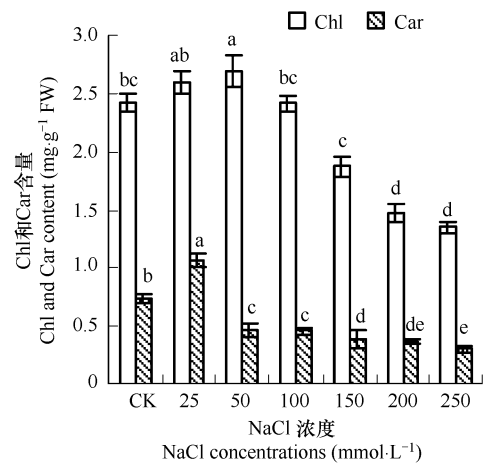


图5 不同浓度 NaCl 对麻疯树幼苗叶绿素总量和类胡萝卜素的含量影响

Fig. 5 Effects of different concentrations of NaCl on Chl and Car contents of *Jatropha curcas* L. seedlings

2.5 盐胁迫对麻疯树幼苗叶片质膜的影响

丙二醛 (MDA) 是植物膜脂过氧化的主要产物,其含量的多少直接反映膜脂过氧化程度。膜脂过氧化程度重,膜透性加大,细胞内电解质外渗,电解质外渗率 *EL* 增大。膜脂过氧化程度减小,膜稳固性和功能增强,细胞生理生化代谢相对旺盛。如图 7A 所示,25 ~ 150 mmol·L⁻¹ NaCl 处理,MDA 含量和与对照无显著差异,EL 先比对照减小,后逐渐回升与对照无显著差异。25 ~ 50 mmol·L⁻¹ NaCl 处理 MDA 比对照略低,膜脂过氧化程度减小,而 EL 比对照显著降低 37.3% 和 44.6%,表明膜稳固性显著增强。200 ~ 250 mmol·L⁻¹ NaCl 处理,随着盐胁迫加剧,MDA 含量分别比对照显著增加 28.3% 和 57.5%,光合膜等膜脂过氧化程度加重,EL 分别比对照显著增加 17.1% 和 37.1%,膜透性显著加大。

3 讨论和结论

通常情况下,生长抑制是植物对盐渍响应最敏感的过程^[11],但适度盐能促进和不影响一些植物的生长,如盐生植物互花米草^[12]、海蓬子^[13],耐盐植物厚叶石斑木^[14]等。实验表明,25 ~ 50 mmol·L⁻¹ NaCl 也促进南油 1 号麻疯树幼苗生长和生物量积累,50 mmol·L⁻¹ NaCl 处理,株高等生长指标和生物量比对照显著增加,100 ~ 150 mmol·L⁻¹ NaCl 处理,生长受影响不明显,200 mmol·L⁻¹ NaCl 处理以上,生长受抑制,因此,麻疯树具有一定的耐盐性,150 mmol·L⁻¹ NaCl 处理以下是其生长的适宜浓度。NaCl 处理,主要通过影响麻疯树幼苗营养物质和内源激素含量,细胞光合作用等生理生化代谢改变,从而影响生长^[9]。

绝大部分的叶绿素 a (Chl a)、全部叶绿素 b (Chl b) 和类胡萝卜素 (Car) 是聚光色素,具收集、传递光能给少数反应中心色素 Chl a 分子,因此,叶绿素是光合作用的主要光合色素,Car 还具抗氧化功能。麻疯树幼苗叶绿素总量 (Chl) 在 25 ~ 50 mmol·L⁻¹ NaCl 处理,含量递增,主要是麻疯树象马齿苋^[15]等植物一样,长期生

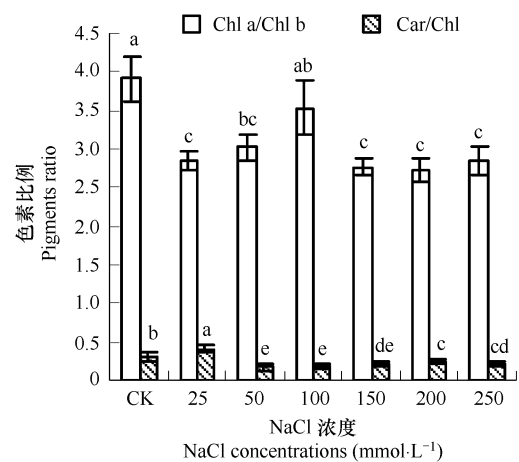


图6 不同 NaCl 浓度对麻疯树幼苗 Chl a/Chl b 和 Chl/Car 值的影响

Fig. 6 Effects of different concentrations of NaCl on Chl a/Chl b and Chl/Car ratio of *Jatropha curcas* L. seedlings

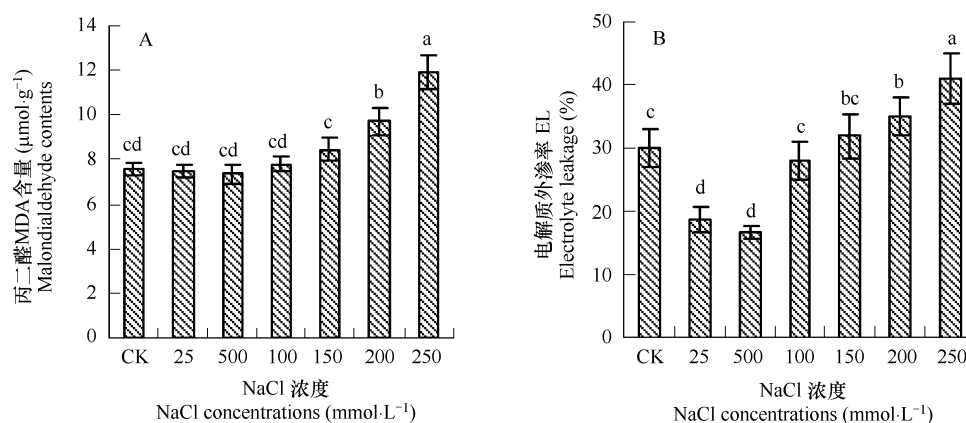


图7 不同 NaCl 浓度对麻疯树幼苗叶片质膜(A 丙二醛 MDA 含量,B 电解质外渗率 EL)的影响

Fig. 7 Effects of different concentrations of NaCl on leaves plasma membrane of *Jatropha curcas* L. seedling (A, MDA contents; B, electrolyte leakage EL)

长在干旱贫瘠环境中,细胞渗透势较低,吸水能力较强,低盐处理,培养液水势比幼苗细胞水势高,根系吸水增强,叶片相对含水量增加,促进 Mg^{2+} 等矿质元素吸收、运输及细胞分裂素 CTK 等的运输,叶绿素合成增加^[9],利于增强光能吸收和转,促进幼苗生长,如海滨锦葵^[16];100 ~ 250 mmol·L⁻¹ NaCl 处理减少,主要是随着盐浓度提高,叶绿素水解酶活性增大,Chl 合成减少,分解增加,将影响光能吸收、转化。光合色素约占类囊体膜脂成分的一半,Chl a / Chl b 值在一定程度上能反映叶绿体基粒类囊体垛叠程度和类囊体膜稳定性。一般而言,基粒类囊体垛叠数目越多,光合速率越高^[17],25 ~ 250 mmol·L⁻¹ NaCl 处理,幼苗 Chl a / Chl b 值较对照皆减小,可能是麻疯树长期生长在干旱贫瘠环境中,叶片气孔多而小,且对水分亏缺非常敏感。而气孔关闭,会导致电子传递受抑制,使之处于过还原状态,产生活性氧^[17],为提高耐旱性,麻疯树适应性降低基粒类囊体垛叠数目,使叶绿素含量适当降低,光能捕获减少以减轻活性氧对植株的伤害。虽然 Chl a / Chl b 值较对照皆减小,但在 25 ~ 100 mmol·L⁻¹ NaCl 处理先上升,150 mmol·L⁻¹ NaCl 处理以后下降,处理间变化不大,说明低盐度幼苗增强类囊体垛叠能力,高盐相对稳定,与盐芥^[18]等盐生植物一样。Car / Chl 值与植物清除活性氧的能力和忍受逆境的能力有关^[19],与 SOD 等活性氧清除酶活一样,Car / Chl 值 50 mmol·L⁻¹ NaCl 处理显著减小,主要是由于 50 mmol·L⁻¹ NaCl 处理,幼苗受盐胁迫减轻,体内活性氧积累减少,Chl 合成显著增加,而非酶促抗氧化剂 Car 显著降低,随盐度加大,Chl 降幅较大,而 Car 相对稳定,Car / Chl 值逐渐增加,提高幼苗抵抗氧化胁迫能力,减轻活性氧对细胞的伤害。

本研究表明,25 ~ 50 mmol·L⁻¹ NaCl 处理,促进麻疯树幼苗气孔开张。叶片的水分状况是直接影响气孔运动的关键因素,可能主要是幼苗叶片含水量增加,辅以内源细胞分裂素 CTK 增加^[9],气孔导度 G_s 比对照显著增大,CO₂叶内扩散阻力减小,与 G_s 线性相关的蒸腾速率 Tr 增加,蒸腾拉力增大,进一步促进叶片中矿质营养的吸收和运输及其他内源激素运输,从 MDA、EL 显著降低来看,幼苗膜脂过氧化程度减轻,膜稳定性和功能性增大,可能是幼苗叶片 PO_4^{3-} 、 Ca^{2+} ^[20]等矿质营养及内源 GA^[17,21]等增加显著,从而明显增强叶绿体类囊体膜等细胞膜稳定性和功能性,叶绿素含量增加;叶绿体基质中 Rubisco 等活性增强,从而使幼苗的光能吸收、转化和 CO₂同化增加,光呼吸减少等,另外矿质元素 P 和 K 的增加,也加快光合作用中间产物的形成和能量转变,促进糖类代谢,以上主要因素使光合产物及时、快速运出,促进 P_n 比对照显著提高,糖类和蛋白质等光合产物增加,促进植株生长和生物量积累,提高耐盐性。100 ~ 250 mmol·L⁻¹ NaCl 处理,随着盐度提高, G_s 、 Tr 及 P_n 递减,MDA、EL 递增, C_i 持续升高。

一般认为 NaCl 抑制光合作用的可能原因有三:渗透胁迫,导致水势及气孔导度降低;糖积累造成的反馈抑制;离子伤害,包括离子积累和离子亏缺引起的伤害^[22]。100 ~ 150 mmol·L⁻¹ NaCl 处理,麻疯树幼苗 G_s 、 Tr 和 P_n 下降但与对照无显著差异,虽然胞间 CO₂浓度 C_i 逐渐上升,但 L_s 依然大于 50%, P_n 下降主要是渗透胁迫

迫引起水分轻度亏缺, 导致气孔开度减小引起。Na⁺ 和 Cl⁻ 离子在幼苗体内还没达到使叶肉细胞光合能力下降的程度。这和盐胁迫下幼苗主要将 Na⁺、Cl⁻ 储存在茎中(实验数据待发表)有关。其茎具表皮细胞紧密, 外被表皮毛, 皮层中外围厚角组织紧凑; 皮层及髓部中薄壁细胞、晶簇和乳汁管丰富^[23]; 细胞原生质具有较高的亲水性、黏性和弹性^[9]; 木质部发达等优化的生物结构, 植株体内水分蒸发少, 贮存强, 叶片 *G_s*、*T_r* 变化不大, 进入茎中的盐分被稀释或区域到薄壁细胞液泡、晶簇^[24]和乳汁管中, 减轻对组织中细胞的细胞质和叶绿体等细胞器的损坏, *MDA*、*EL* 变化不大, 膜脂过氧化水平没增加, 膜结构和功能性相对稳定, 从而维持相对强的光合能力, *P_n* 没显著下降。与马齿苋^[15]、柑橘^[25]等一样, 中盐胁迫下, 麻疯树幼苗也通过相对低的膜脂过氧化水平, 相对高的膜稳定性和功能性, 从而维持相对高的光合活性而提高耐盐性。200 ~ 250 mmol·L⁻¹ NaCl 处理, 幼苗 Cl⁻ 分别比对照显著增加 306.0%、268.5%, Na⁺ 显著增加 922.7%、958.3%, 幼苗 *P_n* 较对照显著下降, 伴随 *C_i* 递增, *L_s* 分别降至对照的 47.5% 和 45.5%, *P_n* 下降开始主要受非气孔限制因素影响, 即叶肉细胞光合能力开始减弱。一方面, 随着培养液盐离子浓度增加, 渗透胁迫引起幼苗生理干旱, *G_s* 显著减小, *T_r* 显著降低, CO₂、水和矿质元素叶内运输阻力加大, 缺水还使幼苗叶肉细胞中淀粉水解增强, 糖类积累, 光合产物输出减慢, 既对光合产生反馈抑制, 又促进呼吸。另外离子效应和渗透效应对生物膜造成伤害, 从幼苗类囊体膜上 Chl a/Chl b 变化不大来看, 基粒类囊体垛叠结构受损相对轻, 主要是因 Na⁺ 积累, 置换细胞膜系统中的 Ca²⁺, 使膜结构的完整性和功能性改变, 促使 K⁺、Mg²⁺、PO₄³⁻ 和渗透物质外渗, 有毒物质积累, *MDA*、*EL* 比对照显著增加, 膜脂过氧化水平提高, 类囊体膜等细胞膜稳定性和功能减退, 叶绿素合成减少、分解增多, 光反应减弱; PEP 羧化酶、约占可溶性蛋白 40% 以上的 Rubisco 等活性下降, CO₂ 同化减弱等。以上主要因素导致 *P_n* 显著下降, 加上为适应水分亏缺, 幼苗叶面积显著减小以降低蒸腾, 植株光能利用率下降, 幼苗生长明显减小。气孔调节包括前馈式和反馈式调节两种重要的开度调节^[9], 盐胁迫下, 综合麻疯树幼苗的 *P_n* 和生长来看, 其气孔调节主要是前馈式调节, 即在叶片不严重缺水时气孔关闭小, 严重缺水前为避免水分过量散失才关闭, 这种调节方式对有效利用基质水分具有重要意义^[9], 与耐盐 FA5 品种柑橘^[25]一样, 是长期适应干旱过程形成的一种调节 *T_r* 方式。

另在胁迫条件下, 非同化器官茎的光合能力对于生长的贡献力将会增强^[26]。麻疯树茎近表皮皮层中含丰富的叶绿体, 皮层细胞特化为同化组织, 能进行光合作用, 茎内部维管组织新陈代谢产生的 CO₂ 在茎中被叶绿体重新固定, 再次供给内部新陈代谢的需要, 减少呼吸消耗, 提高植株光合效率, 促进生长和生物量积累, 减缓盐胁迫程度。因此, 25 mmol·L⁻¹ NaCl 处理, 麻疯树幼苗 *P_n* 与对照无显著差异, 株高和生物量积累却比对照显著增加, 100 mmol·L⁻¹ NaCl 处理, *P_n* 比对照下降, 但株高和生物量积累依然比对照大, 200 ~ 250 mmol·L⁻¹ NaCl 处理, 在幼苗为减少蒸腾缩小叶面积, 光能利用率降低, 茎光合可以补充叶片光合下降以确保光合效能, 使植株保持一定生长速率, 提高耐盐性。

综上所述, 麻疯树幼苗低盐 25 ~ 50 mmol·L⁻¹ NaCl 处理, 主要通过增强吸水, 增大 *G_s*、*T_r*, 增强类囊体膜等细胞膜的稳定和膜功能等, 提高 *P_n*, 从而促进细胞光合等生理生化代谢, 幼苗生长和生物量积累增加, 提高耐盐性。中盐 100 ~ 150 mmol·L⁻¹ NaCl 处理, 凭借其良好的适应性生物结构和功能, 减轻水分胁迫和氧化胁迫, 提高 *WUE*, 维持光合等生理生化代谢正常, 使 *P_n* 降低不显著, 生长和生物量积累不受影响。高盐 200 ~ 250 mmol·L⁻¹ NaCl 处理, 麻疯树幼苗受盐胁迫加重, 但通过适应减小 *G_s*、*T_r*, 使 *P_n* 比对照显著降低, 诱导酶促和非酶促保护系统来减轻氧化胁迫对类囊体膜等细胞膜的损伤, 并通过降低植株生长等来提高耐盐性, 具有良好的耐盐适应性。

References:

- [1] Zhang J F, Zhang X D, Zhou J X. World Resources of Saline Soil and Main Amelioration Measures. Research of Soil and Water Conservation, 2005, 12(6): 28—30.
- [2] South China Institutes of Botany. In: The Chinese Academy of Sciences. Flora of Hainan Volume 2. Beijing: Science Press, 1979. 253.
- [3] Lin J, Zhou X W, Tang K X. A Survey of the Studies on the Resources of *Jatropha curcas*. Journal of tropical and subtropical Botany, 2004, 12(3):

285—290.

- [4] G. P. Kumar, S. K. Yadav, P. R. Thawale. Growth of *Jatropha curcas* L. on heavy metal contaminated soil amended with industrial wastes and *Azotobacter* — A greenhouse study. *Bioresource Technology*, 2007(3): 32—36.
- [5] Luo T, Ma D W, Deng W Y. Effect of low temperature on physiological indexes of *Jatropha curcas*. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*. 2005, 27(4): 50—54.
- [6] Zhang M S, Zhang L X, Wu S J. Effects of Three Types Stress Pretreatment on Chilling Resistanc of *Jatropha curcas* Seedlings. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 2006, 30(5): 60—62.
- [7] Sun L J, Yue G F, Wang J X. Mechanismofsaltstress tolerance in plants. *Marine Sciences*, 2001, 25(4): 28—31.
- [8] Wang X K. Techniques of Plant Physiological Biochemical Experiment. In: Wang X K ed. *Principles and Techniques of Plant Physiological Biochemical Experiment*. Beijing: Higher Education Press, 2006. 280—282.
- [9] Liu X, Liu H Q. Plant physicochemica physiology of stress. In: Zhang L J, Liang Z S eds. *Plant physiology*. Beijing: Science Press, 2007. 378—408.
- [10] Zhang J S. Plant Photosynthesis. *Plant Physiology*. Beijing: Higher Education Press, 2005. 105—142.
- [11] Munns R. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell Environment*, 2002, 25: 239—250.
- [12] Shi F C, Bao F. Effects of salt and temperature stress on ecophysiological characteristics of exotic cordgrass, *Spartina alterniflora*. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(7): 2733—2741.
- [13] Wang L Y, Zhao K F. Effect of NaCl Stress on Ion Compartmentation, Photosynthesis and growth of *Salicornia bigelovii* Torr. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2004, 30(1): 94—98.
- [14] Qiu L Z, Huang Y J, Huang J Q. Comparative study on vegetal and physiological characteristics of different salt-tolerant plants under salt stres. *Journal of Zhejiang University (Agric & Life Sci)*, 2006, 32(4): 420—42.
- [15] Isin Yazici, Ismail Turkan, Askim Hediye Sekmen *et al.* Salinity tolerance of purslane (*Portulaca oleracea* L.) is achieved by enhanced antioxidative system, lower level of lipid peroxidation and proline accumulation. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, 61: 49—57.
- [16] Yin Z F, He Z X, Wang L X. Physiological characteristic changes during the process of seed germ ination and seedling growth of *Kosteletzkyia virginica* under the NaCl stress. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2006, 15(1): 14—17.
- [17] Liu G F, Tao Z Y. Photosynthesis. In: WANG B S ed. *Plant physiology*. Beijing: Science Press, 2007. 66—106.
- [18] Zhao X, Yu X W, Min G Z. Response of photosynthetic function of Salt Cress and *Arabidopsis* to NaCl Salt Stress. *Chinese Bulletin of Botany*, 2007, 24(2): 154—160.
- [19] Sairam R K, Rao K V, Srivastava G C. Differential response of wheat genotypes to long term salinity stress in relation to oxidative stress, antioxidant activity and osmolyte concentration. *Plant Sci.*, 2002, 163: 1037—1046.
- [20] Xue Y F, Liu Z P. Effect of exogenous calcium on alleviation of the decreased photosynthetic ability of *Helianthus tuberosus* leaves under seawater stress. *Acta Pratacul Turae Sinica*, 2007, 2007, 16(6): 74—80.
- [21] Levent Tuna A, Cengiz Kayab, Murat Dikilitas *et al.* The combined effects of gibberellic acid and salinity on some antioxidant enzyme activities, plant growth parameters and nutritional status in maize plants. *Environmental and Experimental Botany*, 2008, 62: 1—9.
- [22] Zhu G X, Zhang Q D. Advances in the Research on the Effects of NaCl on Photosynthesis. *Chinese Bulletin of Botany*, 2006, 16(4): 332—338.
- [23] Liu Y F, He T P, Wen X F. Study on anatomy of the stem of *Jatropha curcas*. *Journal of Guangxi Agri. Sci.*, 2007, 38(3): 299—302.
- [24] Hu Y, Yan L, Li H. Studies on the Anatomical Characteristics of the Stems of 14 Desert Plants. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2006, 20(1): 202—208.
- [25] María F. López-Climent, Vicent Arbona, Rosa M. Pérez-Clemente, *et al.* Relationship between salt tolerance and photosynthetic machinery performance in citrus. *Environmental and Experimental Botany*, 2008, 62: 176—184.
- [26] Zu Y G, Zhang Z H, Wang W J. Different characteristics of photosynthesis in stems and leaves of *Mikania Micranth*. *Journal of Plant Ecology*, 2006, 30(6): 998—1004.

参考文献:

- [1] 张建锋, 张旭东, 周金星, 等. 世界盐碱地资源及其改良利用的基本措施. *水土保持研究*, 2005, 12(6): 28—30.
- [2] 中国科学院植物研究所. 中国高等植物科属检索表. 北京: 科学出版社, 1979. 253.
- [3] 林娟, 周选围, 唐克轩, 等. 麻疯树植物资源研究概况. *热带亚热带植物学报*, 2004, 12(3): 285—290.

- [5] 罗通,马丹炜,邓骞远,等. 低温对麻疯树生理指标的影响. 中国油料作物学报, 2005,27(4):50~54.
- [6] 张明生,张丽霞,吴树敬,等. 三种胁迫预处理对麻疯树幼苗抗冷性的影响. 南京林业大学学报(自然科学版),2006,30(5):60~62.
- [7] 孙兰菊,岳国锋,王金霞. 植物盐胁迫忍受机制. 海洋科学,2001,25(4):28~31.
- [8] 王学奎. 植物生理生化实验技术. 见:王学奎主编. 植物生理生化实验原理和技术. 北京:高等教育出版社,2006. 280~282.
- [9] 刘新,刘洪庆. 植物的理化逆境生理. 见:张立军,梁宗锁主编. 植物生理学. 北京:科学出版社,2007. 378~408.
- [10] 张继澍. 植物的光合作用. 见:张继澍主编. 植物生理学. 北京:高等教育出版社,2005. 105~142.
- [12] 石福臣,鲍芳. 盐和温度胁迫对外来种互花米草(*Spartina alterniflora*)生理生态特性的影响. 生态学报,2007,27(7):2733~2741.
- [13] 王丽燕,赵可夫. NaCl 胁迫对海蓬子离子区室化、光合作用和生长的影响. 植物生理与分子生物学学报,2004,30(1):94~98.
- [14] 裘丽珍,黄有军,黄坚钦,等. 不同耐盐性植物在盐胁迫下的生长与生理特性比较研究. 浙江大学学报(农业与生命科学版),2006,32(4):420~427.
- [16] 尹增芳,何祯祥,王丽霞,等. NaCl 胁迫下海滨锦葵种子萌发和幼苗生长过程的生理特性变化. 植物资源与环境学报,2006,15(1):14~17.
- [17] 刘国富,陶宗娅. 光合作用. 见:王宝山主编. 植物生理学. 北京:科学出版社,2007. 66~106.
- [18] 赵昕,吴雨霞,赵敏桂,等. NaCl 胁迫对盐芥和拟南芥光合作用的影响. 植物学通报,2007,24(2):154~160.
- [20] 薛延丰,刘兆普. 外源钙离子缓解海水胁迫下菊芋光合能力下降的研究. 草业学报,2007,16(6):74~80.
- [22] 朱广新,张其德. NaCl 对光合作用的研究进展. 植物学通报,2006,16(4):332~338.
- [23] 刘玉凤,和太平,文祥凤. 麻疯树茎的解剖学研究. 广西农业科学,2007,38(3):299~302.
- [24] 胡云,燕玲,李红. 14 种荒漠植物茎的解剖结构特征分析. 干旱区资源与环境,2006,20(1):202~208.
- [26] 祖元刚,张衷华,王文杰,等. 薇甘菊叶和茎的光合特性. 植物生态学报,2006,30(6):998~1004.