

外施氯对油菜幼苗生长和光合特征影响的研究

胡小婉, 刘兆普, 郑青松*, 隆小华, 高秀美, 刘金隆

(南京农业大学资源与环境科学学院, 江苏省海洋生物学重点实验室, 江苏南京 210095)

摘要: 采用盆栽砂培试验, 研究了不同浓度氯离子 (Cl^-) 处理对油菜 (*Brassica napus* L.) 幼苗干物质积累速率 (DMAR)、根冠比 (R/S)、叶绿素 (Chl) 含量、氯离子含量 (Cl^-)、净光合速率 (Pn)、气孔导度 (Gs)、细胞间 CO_2 浓度 (Ci)、蒸腾速率 (Tr)、水分利用效率 (WUE)、气孔限制值 (L_s) 等的影响。结果表明, 25 ~ 100 mmol/L Cl^- 处理 9 d 和 18 d, 油菜幼苗植株 DMAR 均上升, 均在 50 mmol/L Cl^- 处理时达到最大值; 不同浓度 Cl^- 处理 9 d, Chl 含量有先上升后下降的趋势, 在 100 mmol/L Cl^- 处理时达到最大值, 处理 18 d, Chl 含量依次下降。 Cl^- 处理能显著提高叶片中的 Cl^- 含量。除了在处理 18 d 后的 Ci 外, 25 ~ 100 mmol/L Cl^- 处理下, 油菜叶片均能维持较高的 Pn、Gs、Ci 和 Tr, 200 mmol/L Cl^- 处理 9 d 和 18 d, 油菜叶片 Pn、Gs、Ci 和 Tr 均显著下降。随着 Cl^- 浓度的增加, WUE 呈现先降后升, 在 9 d 处理后, 随着 Cl^- 浓度的增加, 油菜 L_s 也呈现先升后降, 而在 18 d 处理后, 随着 Cl^- 浓度的增加, L_s 逐渐显著上升。上述结果表明, 外施低量氯 (Cl^- 25 ~ 100 mmol/L) 显著提高或者维持油菜幼苗的光合作用和蒸腾作用, 促进油菜幼苗的生长; 而高氯 (Cl^- 200 mmol/L) 条件下显著降低其光合作用和蒸腾作用, 抑制其生长, 且抑制油菜幼苗光合的主要是气孔因素。相关性分析还表明, 植株 DMAR、Pn、Ci、Tr、Gs 之间均有显著的正相关性, 而 Pn 与 WUE 之间存在极显著的负相关。

关键词: 氯; 油菜; 幼苗; 生长; 光合特性; 气孔限制

中图分类号: S634.3

文献标识码: A

文章编号: 1008-505X(2012)04-0932-09

Effects of chloride on growth, photosynthetic traits of canola seedlings

HU Xiao-wan, LIU Zhao-pu, ZHENG Qing-song*, LONG Xiao-hua, GAO Xiu-mei, LIU Jin-long

(College of Resources and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University/Jiangsu Provincial Key Laboratory of Marine Biology, Nanjing 210095, China)

Abstract: Soil salinization not only is a serious environmental problem but also poses a severe threat to plant growth and agricultural production. The ions of Na^+ and Cl^- are mainly responsible for salinization. People generally pay close attention to study the Na^+ effects on grow, productivity and quality of crop plant, however, relatively much less studies are on Cl^- effects on crop plant. The effects of different concentrations of Cl^- (0, 25, 50, 75, 100 and 200 mmol/L) on plant growth, photosynthetic pigment, photosynthesis traits and water use efficiency in canola (*Brassica napus* L.) seedlings for 9 and 18 days were investigated. The results show that the dry matter accumulation rates are increased under the 25 – 100 mmol/L Cl^- treatments for 9 and 18 d, and the highest values are under the treatment of 50 mmol/L Cl^- , while the plant dry matter accumulation rate is decreased significantly under the 200 mmol/L Cl^- . The chlorophyll (Chl) contents are ascended in first and descended under different concentrations of Cl^- treatment for 9 d, and the highest values are under the treatments of 100 mmol/L Cl^- . Nevertheless, for 18 d, the Chl contents are decreased under the Cl^- treatments, and the more the applied Cl^- concentration is, the more the decrease is. The chloride concentrations of canola leaves are markedly increased under the Cl^- treatments. Compared with the control, the Cl^- contents in canola leaves are increased by 814%,

收稿日期: 2011-10-05

接受日期: 2011-12-14

基金项目: 公益性行业 (农业) 科研专项 (200903001-05); 国家支撑项目 (2009BAD3B04-8, 2009BADA8B01); 江苏省科技支撑项目 (BE2011368) 资助。

作者简介: 胡小婉 (1987—), 女, 江苏南京人, 硕士研究生, 主要从事植物逆境营养生理生态研究。E-mail: 2010103021@njau.edu.cn

* 通讯作者 E-mail: qszheng@njau.edu.cn

805%, 1043%, 1083% and 2157% for 9 d and by 745%, 1270%, 1340%, 1900 and 3386% for 18 d, under 25, 50, 75, 100 and 200 mmol/L Cl^- treatments, respectively. Apart from Ci under the Cl^- treatments for 18 d, canola leaves are able to maintain high values of Pn , Gs , Ci , and Tr under 25–100 mmol/L Cl^- treatments. For 9 and 18 d, Pn both achieve the highest values under the 25 mmol/L Cl^- treatment, and are increased by 12% and 13% compared with each control, respectively. Pn , Gs , Ci and Tr of canola leaves are significantly decreased under the 200 mmol/L Cl^- treatment for 9 and 18 d. As Cl^- concentration increased, WUE is descended in first and ascended followed. However, Ls is descended in first and ascended followed under the Cl^- treatments for 9 d, and increased gradually for 18 d. Under 200 mmol/L Cl^- , Ls of canola leaves are increased by 48% for 9 d, and by 76% for 18 d. Correlation analysis indicates that for the 9 d treatments, the DMAR of canola is insignificantly related to root/shoot, Chl content, Cl^- content and Ls , very negatively related to WUE , positively related to Gs , and very positively related to Pn , Ci and Tr , respectively. For 18 d treatment, the DMAR of canola is insignificantly related to root/shoot, Chl content, Cl^- content, Ls and WUE , positively related to Gs , and very positively related to Pn , and Tr , respectively. Our results implicate that photosynthesis and transpiration of canola seedlings are significantly increased under the low Cl^- treatments, and thus make a contribution to plant growth, while the high Cl^- treatments show opposite situations, and the photosynthetic limitation is mostly due to stomatal limitation. Pn , Gs and Tr can be regarded as value indexes of chloride adaptation of canola growth.

Key words: chloride; canola; seedling; growth; photosynthetic trait; stomatal limitation

氯是植物生长必需的微量营养元素之一,少则有益,多则有害^[1]。许多植物体中的含氯量比其它微量元素高,尤其是在盐生植物中^[2-3],旺盛生长的真盐生植物盐角草体内氯含量可高达 5.8% (干重)^[4]。除低洼盐渍土外,一般土壤保持 Cl^- 的能力较差,适当施用含氯肥料是有益的。氯的营养功能主要是维持细胞渗透压、保持电荷平衡、调节气孔运动、参与光合作用和激活 H^+ 泵 ATP 酶等^[1]。研究还表明,施氯还能降低胡萝卜^[5]、菠菜^[1]、番茄^[6]等作物体内的硝酸盐含量,从而提高作物氮素利用效率,同时改善作物品质。当前,土壤盐渍化是一个世界性的资源与生态问题,农业生产往往也深受其害^[7],而由于不合理的耕作、灌溉和施肥等引起的土壤次生盐渍化也愈来愈严重。全世界大约有 20% 的栽培地和近 50% 的灌溉地受到盐渍离子 (Na^+ 、 Cl^-) 毒害的影响^[8]。人们普遍关注和研究的是土壤及环境中 Na^+ 过量影响植物的生长、产量和品质,而氯过量对植物的胁迫研究相对较少^[9]。

油菜为十字花科 (*Brassicaceae*) 芸苔属 (*Brassica*) 植物,其适应性强、用途广、经济价值高、发展潜力大,是世界上仅次于大豆和棕榈的第三大油料作物^[10],在中国则是第一大食用油料作物^[11]。毛知耘等^[1]把油菜归类于强耐氯作物。但是油菜对氯素的响应及其机制的研究报告较少。无论是低氯对油菜生长的促进,还是高氯对油菜生长的抑制,作为植物生长发育基础的光合作用也必然

受到调节或影响。有关油菜在盐渍条件下的光合作用方面的研究鲜有报道,因此本试验以本课题组选育的新品系“南盐油 1 号”为材料,研究不同浓度氯离子对其幼苗生长、光合色素及光合特性、水分利用效率和气孔限制值的影响,探讨油菜生长对不同水平氯素的响应及其与光合作用的关系,为含氯化肥的合理施用,开发江苏等海滨滩涂提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

供试材料为甘蓝型油菜 (*Brassica napus* L.) 品系: 南盐油 1 号。

试验在南京农业大学牌楼基地温室中自然光照下进行。挑选大小一致、饱满的种子经 0.1% HgCl_2 消毒 3 min,清水冲洗干净后清水浸种 12 h,放入垫有吸水纸的瓷盘内催芽。挑选露白一致的种子播种于装有 0.45~0.90 mm 目石英砂的塑料盆 (规格 225 mm × 160 mm) 中,每盆 6 粒种子。用 Hoagland 培养液砂培至四叶期,间苗以确保齐苗,每盆 4 株。转入含不同浓度 Cl^- (25、50、75、100、200 mmol/L) 的 Hoagland 培养液培养,以不加 Cl^- 的 Hoagland 营养液作为对照,每处理 8 个重复。培养时间为 2011 年 4 月~5 月份,昼/夜温度 $25 \pm 2^\circ\text{C}$ / $20 \pm 2^\circ\text{C}$ 左右,每 2 d 更换一次营养液。处理 9 d 和 18 d 后取样测定。外源氯处理设置参照 Kingsbury

和 Epstein^[12] 和罗庆云^[13] 的方法, 即, $\text{MgCl}_2:\text{KCl}:\text{CaCl}_2:\text{NH}_4\text{Cl} = 38:54:36:9$ 。

1.2 测定项目和方法

植株干物质积累速率和根冠比的测定 从盆中取植株先用自来水冲洗, 再用蒸馏水将鲜样洗净, 用吸水纸吸干, 在 110°C 杀青 5 min 后于 75°C 烘干至恒重, 称得干重, 按下列公式计算干物质积累速率 (DMAR) 和根冠比 (R/S)。

$\text{DMAR}(\text{mg/d, DW}) = (\text{处理后植株干重} - \text{处理前植株干重}) / \text{处理天数}$

$\text{R/S} = \text{处理后根干重} / \text{处理后地上部干重}$

叶绿素和 Cl^- 含量的测定 将植株全部叶片干样磨碎, 1 mm 过筛。以 80% 丙酮提取样品叶片色素, 用 755B 型 (上海精密科学仪器有限公司) 紫外可见分光光度计分别在波长 663、646 和 470 nm 处测定吸光度 (OD) 值, 叶绿素 a (Chl a) 和叶绿素 b (Chl b) 含量的计算参考文献^[14] 的方法, 二者含量的总和为总叶绿素 (Chl) 含量。滴定法测定 Cl^- 含量^[15-16]。

光合特性的测定 于上午 8:30 ~ 11:00 选取植株倒 3 叶 (活体叶片), 用 Li-6400 便携式光合仪 (Li-COR, USA) 测定叶片的净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、细胞间 CO_2 浓度 (C_i)、蒸腾速率 (T_r) 等参数。叶片水分利用效率 (WUE) = P_n/T_r ^[17]; 气孔限制值 (L_s) = $1 - C_i/C_a$ (C_a 为空气中 CO_2 浓度)^[18]。测定时使用红蓝光源叶室, 光强为 1000

$\mu\text{mol}/(\text{m} \cdot \text{s})$, 温度为 25°C , 空气 CO_2 浓度为 $393 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 。

1.3 数据处理

采用 Excel 2003 和 SAS 9.0 进行数据处理及统计分析, 用 One-way ANOVA 检验差异的显著水平 (P), 处理间差异的显著水平为 $P < 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 不同浓度氯处理对油菜幼苗干物质积累速率 (DMAR) 和根冠比 (R/S) 的影响

25 mmol/L Cl^- 处理 9 和 18 d 后, 油菜幼苗植株 DMAR 均显著上升; 50 mmol/L Cl^- 处理 9 d 和 18 d 后, 其 DMAR 进一步增加, 分别比对照上升 33% 和 24%; 随着 Cl^- 浓度的进一步增加, DMAR 呈现逐渐下降趋势。处理 9 d 后, 25 ~ 100 mmol/L Cl^- 处理的植株干物质积累速率均显著高于对照, 而处理 18 d 后, 25 ~ 75 mmol/L Cl^- 处理的植株干物质积累速率均显著高于对照, 而 100 mmol/L Cl^- 处理与对照差异不显著。200 mmol/L Cl^- 处理 9 d 和 18 d 后, 植株 DMAR 显著低于各自对照, 分别降低了 46% 和 33% (图 1A)。图 1B 显示, 25 mmol/L Cl^- 处理 9 d, 植株 R/S 显著下降, 随着处理浓度的增加, 根冠比逐渐进一步下降, 但 25 ~ 100 mmol/L Cl^- 处理间 R/S 差异不显著; 处理 18 d 后, 与对照相比, 所有 Cl^- 处理的植株 R/S 均显著高于对照, 而且呈现逐渐显著增加的趋势。

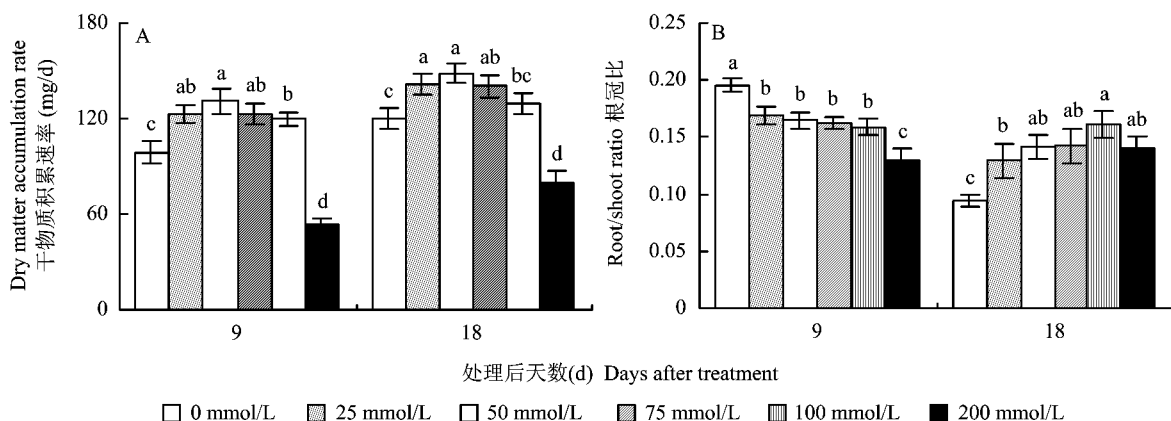


图 1 不同浓度氯处理对油菜幼苗干物质积累速率和根冠比的影响

Fig. 1 Effects of different chloride concentrations on plant dry matter accumulation rate and root/shoot ratio in canola seedlings

[注 (Note): 柱上不同字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。]

The different letters above the bars indicate significantly different among different treatments ($P < 0.05$).]

2.2 不同浓度氯处理对油菜叶片叶绿素 (Chl) 和 Cl^- 含量的影响

由图 2A 表明,25 mmol/L Cl^- 处理 9 d 和 18 d 后,油菜幼苗叶片 Chl 含量与对照差异不显著。处理 9 d 后,随着 Cl^- 浓度的增加,Chl 含量逐渐上升,75、100 mmol/L Cl^- 处理下,Chl 含量显著高于对照,分别增加 8% 和 20%,而 200 mmol/L Cl^- 处理下,Chl 含量显著低于对照,下降 16%。处理 18 d 后,随着 Cl^- 浓度的增加,Chl 含量逐渐下降,50、

75、100、200 mmol/L Cl^- 处理下,Chl 含量显著低于对照,分别下降了 8%、10%、19% 和 42% (图 2A)。图 2B 显示, Cl^- 处理 9 d 和 18 d 后,油菜幼苗叶片 Cl^- 含量显著上升。25、50、75、100、200 mmol/L Cl^- 处理 9 d,其叶片 Cl^- 含量分别比对照增加 814%、805%、1043%、1083% 和 2157%,处理 18 d,分别增加 745%、1270%、1340%、1900% 和 3386% (图 2B)。

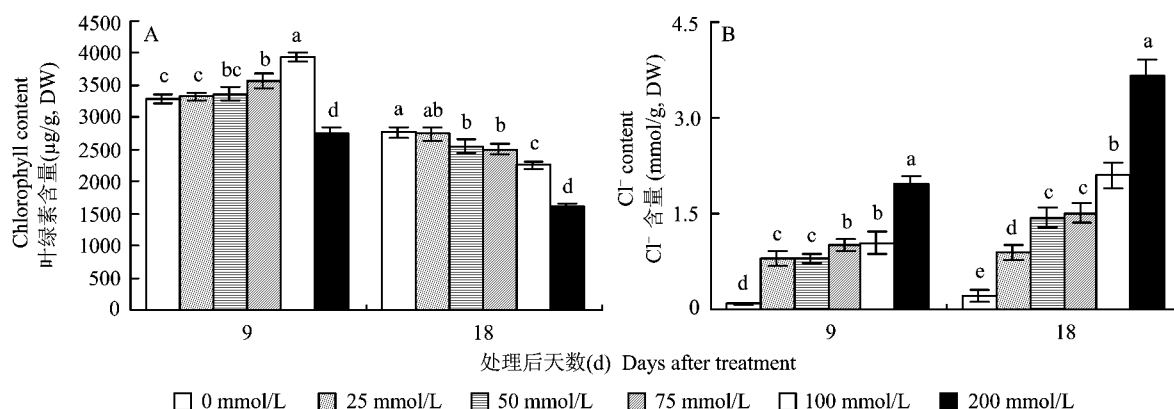


图 2 不同浓度氯处理对油菜叶绿素和氯离子含量的影响

Fig. 2 Effects of different chloride concentration treatments on chlorophyll Cl^- content in canola seedlings

[注 (Note): 柱上不同字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)]

The different letters above the bars indicate significantly different among different treatments ($P < 0.05$).

2.3 不同浓度氯处理对油菜净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、细胞间 CO_2 浓度 (C_i) 和蒸腾速率 (Tr) 的影响

从图 3 可以看出,与各自对照相比,25 mmol/L Cl^- 处理 9 d 和 18 d 后,油菜叶片 P_n 均显著上升,随着 Cl^- 处理浓度的增加,呈现逐渐下降趋势,50、75、100 mmol/L Cl^- 处理,其 P_n 与对照均不显著,而 200 mmol/L Cl^- 处理 9 d 和 18 d 后,其 P_n 分别下降 40% 和 47% (图 3A); 25、50、75 mmol/L Cl^- 处理 9 d 后,其 G_s 差异不显著,但均高于对照,100 mmol/L Cl^- 处理 9 d, G_s 与对照差异不显著,200 mmol/L Cl^- 处理 9 d, G_s 显著低于对照,降低 35%。处理 18 d,随着 Cl^- 处理的增加, G_s 均呈现逐渐下降趋势,但 25 ~ 100 mmol/L Cl^- 处理的 G_s 与对照差异均不显著,而 200 mmol/L Cl^- 处理,其 G_s 显著降低 86% (图 3B); 25、50、75 mmol/L Cl^- 处理 9 d 后,油菜的 C_i 差异不显著,但比对照均显著上升,100 mmol/L Cl^- 处理 9 d,其 C_i 与对照差异不显著,

200 mmol/L Cl^- 处理 9 d, C_i 与对照相比下降 22%,达显著水平。25、50、75、100、200 mmol/L Cl^- 处理 18 d 后,与对照相比其 C_i 均显著下降,分别降低 9%、11%、12%、11% 和 37% (图 3C)。25、50、75、100 mmol/L Cl^- 处理 9 d 和 18 d 后,油菜的 Tr 均比对照显著上升,处理 9 d 后,分别上升 25%、27%、20% 和 18%; 处理 18 d 后,分别上升 26%、26%、25% 和 25%,200 mmol/L Cl^- 处理在 9 d 和 18 d,分别下降 43% 和 50% (图 3D)。

2.4 不同浓度氯处理对油菜叶片水分利用效率 (WUE)、气孔限制值 (L_s) 的影响

25 mmol/L Cl^- 处理下 9 d 和 18 d,油菜的 WUE 与对照差异均不显著, Cl^- 浓度进一步上升,其 WUE 均呈先下降后上升的趋势,200 mmol/L Cl^- 处理的油菜 WUE 与对照差异均不显著 (图 4A); 图 4B 显示,25、50、75 mmol/L Cl^- 3 处理 9 d 后,油菜叶片 L_s 差异不显著,但均比对照显著下降,100 mmol/L Cl^- 处理 9 d 后, L_s 与对照差异不显著,而 200

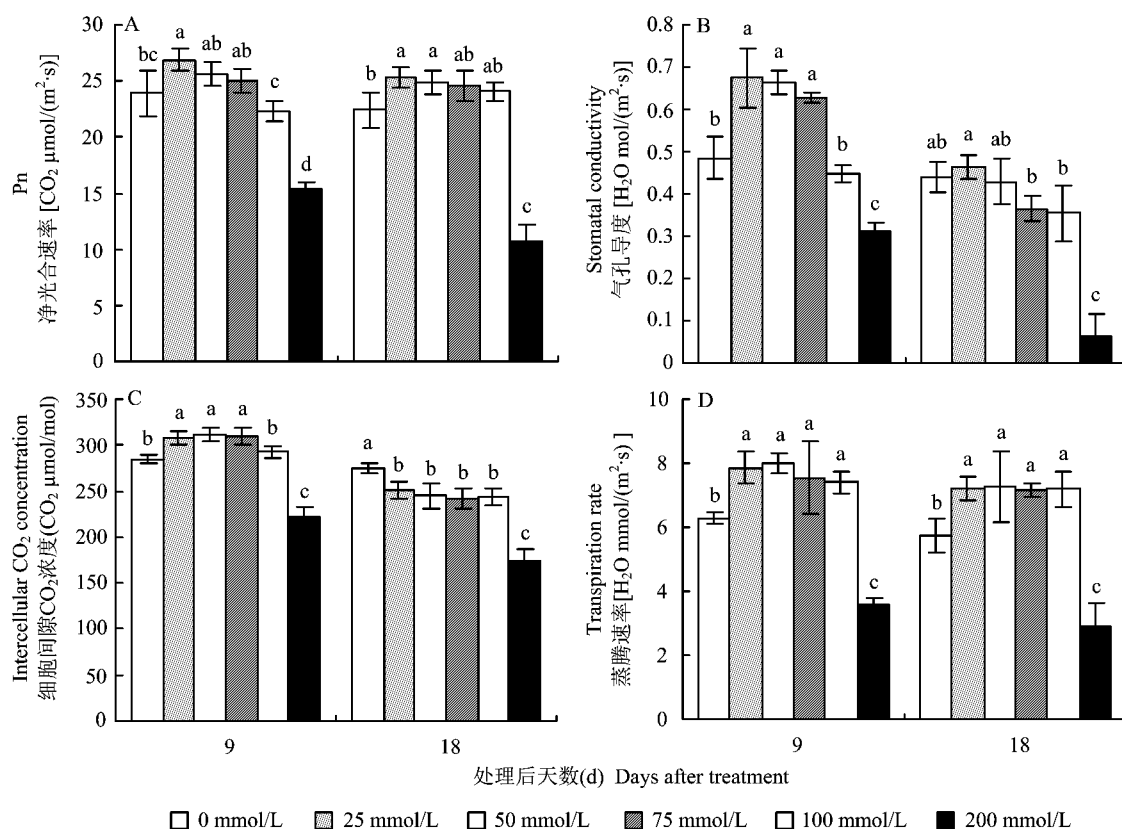


图3 不同浓度氯处理对油菜净光合速率、气孔导度、细胞间 CO_2 浓度和蒸腾速率的影响

Fig.3 Effects of different chloride concentration treatments on net photosynthetic rate (Pn), stomatal conductivity (Gs), intercellular CO_2 concentration (Ci) and transpiration rate (Tr) in canola seedlings

[注 (Note): 柱上不同字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)]

The different letters above the bars indicated significantly different among different treatments ($P < 0.05$).]

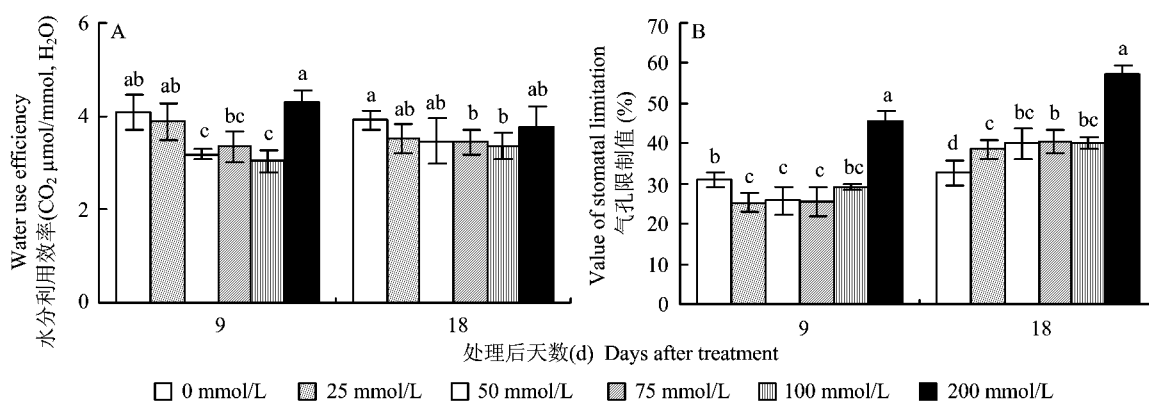


图4 不同浓度氯处理对油菜叶片水分利用效率和气孔限制值的影响

Fig.4 Effects of different chloride concentration treatments on water use efficiency (WUE) and value of stomatal limitation (Ls) in canola seedlings

[注 (Note): 柱上不同字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)]

The different letters above the bars indicated significantly different among different treatments ($P < 0.05$).]

mmol/L Cl⁻ 处理 9 d,其 Ls 比对照上升了 48%;不同浓度 Cl⁻ 处理 18 d 后,油菜叶片的 Ls 均比对照显著上升,分别增加 18%、23%、24%、23% 和 76%。

2.5 油菜幼苗各指标间的相关性分析

由表 1 可知,处理 9 d 后,植株干物质积累速率与 Pn、Ci、Tr 表现为极显著正相关,与水分利用率表现为极显著负相关,与 Gs 表现为显著正相关;与 R/S、Chl、Cl⁻、Ls 没有明显相关性;Pn 除了与

DMAR 呈极显著正相关外,还与 Gs、Ci、Tr 呈极显著正相关,而与 WUE 呈极显著负相关,与 R/S、Chl、Cl⁻、Ls 没有明显相关性(表 1)。处理 18 d 后(表 2),植株 DMAR 与 WUE 无相关性,其它均与处理 9 d 后的结果相似;Pn 与 Chl 含量表现为显著正相关($P \leq 0.05$),与 WUE 显著负相关($P \leq 0.05$)(表 2),其它均相似于处理 9 d 的。

表 1 不同氯处理 9 d 后油菜幼苗各指标间的相关性分析

Table 1 Correlation analysis between indexes of canola seedlings under different concentrations of chloride for 9 days

项目 Item	DMAR	R/S	Chl	Cl ⁻	Pn	Gs	Ci	Tr	WUE	Ls
DMAR	1									
R/S	0.520	1								
Chl	0.770	0.374	1							
Cl ⁻	-0.594	-0.993**	-0.423	1						
Pn	0.919**	0.717	0.557	-0.762	1					
Gs	0.870*	0.458	0.381	-0.515	0.931**	1				
Ci	0.985**	0.611	0.707	-0.672	0.966**	0.911*	1			
Tr	0.995**	0.537	0.748	-0.607	0.939**	0.885*	0.985**	1		
WUE	-0.979**	-0.635	-0.715	0.691	-0.973**	-0.902*	-0.998**	-0.984**	1	
Ls	-0.770	-0.063	-0.843*	0.156	-0.459	-0.451	-0.669	-0.717	0.642	1

注(Note): DMAR—干物质积累速率 Dry matter accumulation rate; R/S—根冠比 Root/shoot ratio; Chl—叶绿素 Chlorophyll; Pn—净光合速率 Net photosynthetic rate; Gs—气孔导度 Stomatal conductivity; Ci—细胞间 CO₂ 浓度 Intercellular CO₂ concentration; Tr—蒸腾速率 Transpiration rate; WUE—水分利用效率 Water use efficiency; Ls—气孔限制值 Value of stomatal limitation. *— $P \leq 0.05$; **— $P \leq 0.01$; 双尾检验, $n = 18$ Two tailed test, $n = 18$.

表 2 不同氯处理 18 d 后油菜幼苗各指标间的相关性分析

Table 2 Correlation analysis between indexes of canola seedlings under different concentrations of chloride for 18 days

项目 Item	DMAR	R/S	Chl	Cl ⁻	Pn	Gs	Ci	Tr	WUE	Ls
DMAR	1									
R/S	0.086	1								
Chl	0.809	-0.494	1							
Cl ⁻	-0.682	0.636	-0.979**	1						
Pn	0.965**	-0.016	0.872*	-0.781	1					
Gs	0.885*	-0.323	0.973**	-0.927**	0.941**	1				
Ci	0.747	-0.451	0.947**	-0.957**	0.869*	0.950**	1			
Tr	0.973**	0.172	0.768	-0.649	0.982**	0.867*	0.764	1		
WUE	-0.747	0.451	-0.946**	0.956**	-0.868*	-0.948**	-1.000**	-0.764	1	
Ls	-0.635	-0.815*	-0.097	-0.083	-0.554	-0.265	-0.095	-0.701	0.094	1

注(Note): DMAR—干物质积累速率 Dry matter accumulation rate; R/S—根冠比 Root/shoot ratio; Chl—叶绿素 Chlorophyll; Pn—净光合速率 Net photosynthetic rate; Gs—气孔导度 Stomatal conductivity; Ci—细胞间 CO₂ 浓度 Intercellular CO₂ concentration; Tr—蒸腾速率 Transpiration rate; WUE—水分利用效率 Water use efficiency; Ls—气孔限制值 Value of stomatal limitation. *— $P \leq 0.05$; **— $P \leq 0.01$; 双尾检验, $n = 18$ Two tailed test, $n = 18$.

3 讨论

诸多研究表明,适当施用氯或氯肥是有益的^[1,6]。本研究也证实了这一点,即 25 ~ 75 mmol/L Cl^- 处理油菜“南盐油 1 号”幼苗 9 和 18 d 后,叶片 Cl^- 含量显著上升,油菜的干物质积累速率均显著高于对照,而 100 mmol/L Cl^- 处理 9 d,叶片 Cl^- 含量达 1.03 mmol/g,植株干物质积累速率仍显著高于对照。在番茄上的研究表明,25 ~ 50 mmol/L Cl^- 处理显著促进其植株干物质积累速率,100 mmol/L Cl^- 处理 8 d,番茄幼苗叶片 Cl^- 含量达 1.79 mmol/g,其干物质积累速率和对照的差异不显著^[6];而 50 mmol/L Cl^- 处理向日葵幼苗 8 d^[19],其叶片 Cl^- 含量达 0.92 mmol/g,干物质积累速率和对照的差异也不显著。可见,低浓度氯对油菜幼苗生长的促进作用明显强于对番茄和向日葵幼苗的促进作用,其中 25 mmol/L Cl^- 处理对油菜幼苗生长的促进效果最好。而氯过量对植物的胁迫也是显而易见的^[13],200 mmol/L Cl^- 处理 8 d,番茄幼苗叶片 Cl^- 含量达 2.61 mmol/g,其植株干物质积累速率下降了 74%^[6],向日葵幼苗叶片 Cl^- 含量达 1.52 mmol/g,植株干物质积累速率降低了 20%^[19];而 200 mmol/L Cl^- 处理 9 d,油菜幼苗叶片 Cl^- 含量达 1.97 mmol/g,其植株干物质积累速率下降了 46%,处理 18 d,下降了 33%。上述结果显示,叶片中 Cl^- 含量的植物越高,其耐氯性越差。油菜幼苗的耐氯性强于番茄,其主要原因在于:随着油菜幼苗的生长,油菜叶片数量增加,光合产物总量不断增加,而且老叶中可以截留更多的 Cl^- ,油菜的耐氯性不断上升,并能维持较高的水分利用效率。本研究结果还发现,无论是处理 9 d,还是 18 d,反映油菜幼苗的生物量的指标—干物质积累速率,始终与 Pn 、 Tr 呈现极显著的正相关性($P \leq 0.01$),与 Gs 呈显著的正相关性($P \leq 0.05$),而始终与 R/S 、 Chl 含量、 Cl^- 含量、 Ls 等无显著相关性。

罗庆云^[13]研究表明,211 mmol/L Cl^- 处理 10 d,不同耐盐性的大豆幼苗生物量显著下降的同时,也伴随叶片 Chl 含量的明显下降。肖丽等^[20-21]在白菜和大白菜上的研究也得到同样的结果。本研究中,处理 9 d,随着外源 Cl^- 浓度的增加,其叶绿素含量逐渐显著增加,其干物质积累速率也显著高于对照,同时维持较高的光合速率,在 200 mmol/L Cl^- 处理时,植株外观上叶片显著变小、卷曲、不光滑,叶色浓绿,叶片明显卷曲,老叶出现黄化,其叶绿素含

量也明显低于其它所有处理,同时其干物质积累速率和净光合速率均显著下降。笔者认为 Cl^- 短期处理下,可以导致油菜叶片叶绿体收缩,基质浓度增大,叶绿素含量就会呈现增加的现象,而且叶绿素含量的增加伴随着光合作用的维持和植物生物量的增加,而高浓度 Cl^- 处理(200 mmol/L Cl^-)下,叶绿素含量的下降,同时伴随着光合作用和生物量的显著降低,这一结果总体上与罗庆云^[13]和肖丽等^[20-21]的研究相一致;而处理 18 d,随着 Cl^- 浓度的增加,油菜幼苗叶绿素含量呈现逐渐显著下降,说明随着 Cl^- 处理时间的延长,浓度的增加,叶绿素分解加剧,含量也就明显下降。但是在 25 ~ 100 mmol/L Cl^- 处理时,其干物质积累速率和净光合速率均能够维持在较高的水平上,并没有随之而下降,仅仅在 200 mmol/L Cl^- 处理下,二者显著下降。有关单氯处理和叶绿素含量的变化方面的文献极少,而关于 NaCl 对不同植物叶绿素含量的影响的报道较多,且结论不一。如 200 mmol/L NaCl 显著促进盐地碱蓬幼苗的生长,但是对其叶绿素含量无明显影响^[22]; NaCl 显著促进盐生植物盐角草幼苗干物质积累,但其同化枝叶叶绿素含量却显著下降^[23]。而一定范围内的 NaCl 处理对盐生植物无瓣海桑的叶绿素含量及光合能力有正刺激效应^[24]。Pushpam 和 Rangasamy^[25]报道,1%~2% NaCl 胁迫明显降低水稻干重,但水稻叶片叶绿素含量反而上升。可见盐胁迫下植物叶片叶绿素含量的变化较复杂,而且盐渍等逆境对光合作用的影响也是多方面的。

氯在叶绿体中含量较高,在光合电子传递过程中, Cl^- 具有平衡电荷的作用。同时, Cl^- 迅速进入细胞内部提高了细胞内的渗透势和水势,可延长或加强光合作用^[26-27]。另外,氯在控制气孔开闭,维护细胞内电荷平衡,促进同化产物形成方面具有重要作用^[28-29]。本研究表明,在 25 ~ 100 mmol/L Cl^- 处理 9 和 18 d,除了处理 18 d 后的细胞间 CO_2 浓度(Ci)外,油菜幼苗的 Pn 、 Gs 、 Ci 和 Tr 均能维持和对照持平,或者显著高于对照,可见,一定浓度的 Cl^- 处理,可以显著提高油菜幼苗的光合作用和蒸腾作用。但在 200 mmol/L Cl^- 处理下,其 Pn 、 Gs 、 Ci 、 Tr 均显著下降,尤其是处理 18 d 后的气孔导度(Gs),比对照下降高达 86%。植物叶片光合作用降低的因素,主要包括由气孔的部分关闭导致的气孔限制和叶肉细胞光合活性的下降导致的非气孔限制两类^[30]。Farquhar 和 Sharkey^[18]认为, Ci 值的大小是评判气孔限制和非气孔限制的依据, Pn 、 Gs 和 Ci

值同时下降时,且 L_s 值增大时, P_n 的下降为气孔限制;相反,如果叶片 P_n 的降低伴随着 C_i 值的提高,说明光合作用的限制因素是非气孔限制。肖丽等^[21]研究表明,200 mmol/L Cl^- 胁迫处理,显著降低了白菜幼苗生物量、 P_n 、 G_s 、 Tr ,提高了 C_i ,说明非气孔限制可能是促进大白菜 P_n 降低的主要原因。本研究中,无论是短期处理还是长期处理,200 mmol/L Cl^- 处理下的 L_s 都比其他处理显著升高,同时 P_n 和 C_i 均显著降低,这表明,200 mmol/L Cl^- 处理下的油菜幼苗光合的显著抑制主要来自气孔限制因素。本研究还发现,无论是处理 9 d,还是 18 d,油菜幼苗的 P_n 不仅与生物量极显著相关外,始终与 G_s 、 Tr 、 C_i 、 WUE 均呈现极显著或者显著的相关性,而始终与 R/S 、 Chl 含量、 Cl^- 含量、 L_s 等无相关性。

本研究首次探讨了不同氯素对油菜幼苗生长、光合特性、水分状况等的效应。外施低浓度氯(25~100 mmol/L Cl^-)可显著提高或者维持油菜幼苗的光合作用和蒸腾作用,促进油菜幼苗生长;而氯浓度过高(200 mmol/L Cl^-)会显著降低其光合作用和蒸腾作用,抑制其生长,且抑制油菜幼苗光合的主要为气孔因素。相关性分析表明,植株 P_n 、 C_i 、 Tr 、 G_s 等指标均可以衡量或评价氯处理下的植株生长状况。但要进一步探讨其机理,还应在本研究的基础上,对氯在细胞水平上对碳和氮代谢的影响机制作全面而深入的研究。

参 考 文 献:

- [1] 毛知耘,李家康,何光安,等. 中国含氯化肥[M]. 北京:中国农业出版社,2001.
Mao Z Y, Li J K, He G A *et al.* Chlorine-containing chemical fertilizer [M]. Beijing: Chinese Agricultural Press, 2001.
- [2] 赵可夫,范海. 盐生植物及其对盐渍生境的适应生理[M]. 北京:科学出版社,2005.
Zhao K F, Fan H. Halophytes and their physiological adaptation to saline habitats[M]. Beijing: Science Press, 2005.
- [3] Lefèvre I, Marchal G, Meerts P *et al.* Chloride salinity reduces cadmium accumulation by the mediterranean halophyte species *Atriplex halimus* L. [J]. Environ. Exp. Bot., 2009, 65(1): 142–152.
- [4] 郑青松,华春,董鲜,等. 盐角草幼苗对盐离子胁迫生理响应的特性研究[J]. 草业学报,2008, 17(6): 164–168.
Zheng Q S, Hua C, Dong X *et al.* Study of characteristic response to salt-ion stresses of *Salicornia europaea* seedlings [J]. Acta Pratac. Sin., 2008, 17(6): 164–168.
- [5] Inal A, Günes A, Alpaslan M, Demir K. Nitrate versus chloride nutrition effects in a soil-plant system on the growth, nitrate accumulation and nitrogen, potassium, sodium, calcium, and chloride content of carrot [J]. J. Plant Nutr., 1999, 23: 207–214.
- [6] 郑青松,杜爽,刘兆普,等. 外源氯对番茄幼苗生长及养分吸收、利用的影响[J]. 园艺学报,2006, 33(4): 849–852.
Zheng Q S, Du S, Liu Z P *et al.* Effects of supplemental chloride on growth, nutrient absorption and utilization of tomato seedlings [J]. Acta Hort. Sin., 2006, 33(4): 849–852.
- [7] Munns R. Comparative physiology of salt and water stress [J]. Plant Cell Environ., 2002, 25: 239–250.
- [8] Wang W, Vinocur B, Altman A. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance [J]. Planta, 2003, 218: 1–14.
- [9] Parida A K, Das A B. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review [J]. Ecotoxicol. Environ. Saf., 2005, 60: 324–349.
- [10] Ashraf M, Ali Q. Relative membrane permeability and activities of some antioxidant enzymes as the key determinants of salt tolerance in canola (*Brassica napus* L.) [J]. Environ. Exp. Bot., 2008, 63: 266–273.
- [11] 李源龙. 油菜耐盐性的基因型差异[D]. 杭州:浙江大学硕士学位论文,2007. 17.
Li Y L. Genetic variation in tolerance to salt stress among different species and cultivars in *Brassica* oilseeds [D]. Hangzhou: Ms thesis, Zhejiang University, 2007. 17.
- [12] Kingsbury R W, Epstein E. Salt sensitivity in wheat [J]. Plant Physiol., 1986, 80: 651–654.
- [13] 罗庆云. 野生大豆和栽培大豆耐盐机理及遗传研究[D]. 南京:南京农业大学博士学位论文,2003.
Luo Q Y. Study on mechanism and inheritance of salt tolerance in wild soybean (*Glycine soja*) and cultivated soybean (*G. max*) [D]. Nanjing: PhD dissertation, Nanjing Agricultural University, 2003.
- [14] 李合生,孙群,赵世杰,等. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 北京:高等教育出版社,2000. 98–99.
Li H S, Sun Q, Zhao S J *et al.* Principles and techniques of plant physiological biochemical experiment [M]. Beijing: Higher Education Press, 2000. 98–99.
- [15] 陕西师范大学. 农业化学常用分析方法[M]. 西安:陕西科学技术出版社,1980. 283–284.
Shanxi normal university. Analyse method in common use of agricultural chemistry [M]. Xi'an: Shaanxi Science and Technology Press, 1980. 283–284.
- [16] 於丙军,罗庆云,刘友良. 盐胁迫对盐生野大豆生长和离子分布的影响[J]. 作物学报,2001, 27(6): 776–780.
Yu B J, Luo Q Y, Liu Y L. Effects of salt stress on growth and ionic distribution of salt-born *Glycine soja* [J]. Acta Agron. Sin., 2001, 27(6): 776–780.
- [17] Simioni G, Le Roux X, Gignoux J, Walcroft A. S. Leaf gas exchange characteristics and water and nitrogen-use efficiencies of dominant grass and tree species in a west African savanna [J]. Plant Ecol., 2004, 173: 233–246.
- [18] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and

- photosynthesis[J]. *Ann. Rev. Physiol.*, 1982, 33: 317–345.
- [19] 郑青松, 杨文杰, 刘兆普, 等. 外源氯处理对向日葵幼苗生长、养分吸收及植株硝态氮含量的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2007, 13(6): 1161–1165.
- Zheng Q S, Yang W J, Liu Z P *et al.* Effects of supplemental chloride on growth, nutrient absorption and nitrate content of sunflower seedlings[J]. *Plant Nutr. Fert. Sci.*, 2007, 13(6): 1161–1165.
- [20] 肖丽, 孙宁波, 隋方功. 氯对白菜幼苗的生长及养分吸收的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2008, 14(3): 608–612.
- Xiao L, Sun N B, Sui F G. Effects of chloride on the growth and nutrient absorption of *Brassica campestris* L. ssp. *Pekinesis* (Lour) Olsson[J]. *Plant Nutr. Fert. Sci.*, 2008, 14(3): 608–612.
- [21] 肖丽, 高瑞凤, 隋方功. 氯胁迫对大白菜幼苗叶绿素含量及光合作用的影响[J]. *中国土壤与肥料*, 2008, (2): 44–47.
- Xiao L, Gao R F, Sui F G. Effects of chloride stress on the photosynthesis and chlorophyll content of Chinese cabbage seedlings[J]. *Chin. Soil Fert.*, 2008, (2): 44–47.
- [22] Lu C M, Qiu N W, Lu Q T *et al.* Does salt stress lead to increased susceptibility of photosystem II to photoinhibition and changes in photosynthetic pigment composition in halophyte *Suaeda salsa* grown outdoors[J]. *Plant Sci.*, 2002, 163: 1063–1068.
- [23] 郑青松. 芦荟、油葵和盐角草对水分和盐分胁迫的响应及其比较生理[D]. 南京: 南京农业大学博士学位论文, 2003.
- Zheng Q S. Response of *Aloe vera*, *Helianthus annuus* and *Salicornia europaea* to salt and water stresses and their comparative physiology [D]. Nanjing: PhD dissertation, Nanjing Agricultural University, 2003.
- [24] 陈长平, 王文卿, 林鹏. 盐度对无瓣海桑幼苗的生长和某些生理生态特性的影响[J]. *植物学通报*, 2000, 17(5): 457–461.
- Chen C P, Wang W Q, Lin P. Influences of salinity on the growth and some ecophysiological characteristics of mangrove species, *Sonneratia apetala* seedlings[J]. *Chin. Bull. Bot.*, 2000, 17(5): 457–461.
- [25] Pushpam R, Rangasamy S R S. Variations in chlorophyll contents of rice in relation to salinity[J]. *Crop Res.*, 2000, 20(2): 197–200.
- [26] Li J X, Xi Q W, Mark B, Sarah M. Regulation of abscisic acid-induced stomatal closure and anion channels by guard cell AAPK kinase[J]. *Science*, 2000, 287: 300–303.
- [27] Morillon R, Maarten J C. The role of ABA and the transpiration stream in the regulation of the osmotic water permeability of leaf cells[J]. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 2001, 98: 14138–14143.
- [28] Kadota Y, Goh T, Tomatsu H. Cryptogein-Induced initial events in tobacco BY-2 cells: Pharmacological characterization of molecular relationship among cytosolic Ca^{2+} transients, anion efflux and production of reactive oxygen species[J]. *Plant Cell Physiol.*, 2004, 45(2): 160–170.
- [29] Zonia L, Cordeiro S, Tupy J, Feijó J A. Oscillatory chloride efflux at the pollen tube apex has a role in growth and cell volume regulation and is targeted by inositol 3, 4, 5, 6 – tetrakisphosphate[J]. *Plant Cell*, 2002, 14: 2233–2249.
- [30] Chaves M M, Flexas J, Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell[J]. *Ann. Bot.*, 2009, 103: 551–560.