

白榆家系苗期耐盐碱研究

李庆贱¹ 陈志强¹ 时瑞亭¹ 张建秋² 王国柱² 张玉玲² 李 悦¹

(1 北京林业大学林木花卉遗传育种教育部重点实验室, 林木育种国家工程实验室 2 吉林省白城市林业科学院)

摘要:为研究白榆苗木在盐碱胁迫下的生理指标变化规律, 筛选有效评价指标, 并对家系进行耐盐碱能力评价, 以 9 个白榆家系的一年生苗为材料, 在土壤盐碱含量梯度控制试验条件下, 测定了不同家系苗木的生理指标与受害情况。结果表明: 苗木耐盐碱能力在家系间不同, 净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、蒸腾速率 (T_r)、光系统 II (PS II) 内禀光能转换效率 (F_v/F_m)、PS II 潜在活性 (F_v/F_0) 与土壤盐碱含量的变化协同性较好, 且在家系间有显著差异, 其中 F_v/F_m 、 F_v/F_0 与土壤盐碱含量梯度无交互作用, P_n 、 G_s 、 T_r 对盐碱胁迫反应更敏感, 两类指标各具优点, 均是评价白榆家系耐盐碱的有效指标; 水分利用效率 (WUE) 可作一般性参考指标。根据光合和荧光有效指标以及苗木受害情况对白榆家系耐盐碱能力有相似评价效果, 用 3 类指标综合评价显示: 家系 2、6、9 苗木耐盐碱; 家系 1、4、5 苗木耐盐碱胁迫较弱; 家系 3、7、8 对盐碱胁迫较敏感, 但对中低强度胁迫表现出一定抗耐性。多数家系苗木在土壤盐碱含量为 0.6% 时指标增大, 说明白榆能耐土壤盐碱含量为 0.6% 的胁迫强度。相关性分析表明, 有效指标间存在显著或极显著相关。利用生理指标评选有较高耐盐碱能力的白榆家系是可行的。

关键词: 白榆; 盐碱胁迫; 指标; 家系变异; 耐盐碱评价

中图分类号: S722.3⁺6 文献标志码: A 文章编号: 1000-1522(2010)05-0074-08

LI Qing-jian¹; CHEN Zhi-qiang¹; SHI Rui-ting¹; ZHANG Jian-qiu²; WANG Guo-zhu²; ZHANG Yu-Ling²; LI Yue¹. **Alkaline-salt tolerance indices of *Ulmus pumila* L. seedling and family evaluation**

on alkaline-salt tolerance. Journal of Beijing Forestry University(2010)32(5)74-81 [Ch 49 ref.]

1 Key Laboratory for Genetics and Breeding in Forest Trees and Ornamental Plants of Ministry of Education, National Engineering Laboratory for Tree Breeding, Beijing Forestry University, 100083, P. R. China;

2 Forestry Academy of Baicheng in Jilin Province, 137000, P. R. China.

To evaluate alkaline-salt tolerance of one-year-old *Ulmus pumila* seedlings, ten physiological indices and three adaptability indices were investigated under simulation control test with different alkaline-salt content levels. Results showed that among these physiological indices, the photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), transpiration rate (T_r), optimal photochemical efficiency (F_v/F_m) and potential activity (F_v/F_0) of photosystem II were sensitively response to alkaline-salt stress in soil for seedlings, and there were significant variations between tested families. These five indices are valuable for family evaluation. Two indices, F_v/F_m and F_v/F_0 , have no significant interaction effects between family and soil alkaline-salt content level, which means that they can better reflect the tolerance response for all tested families and are the first choice. While water use efficiency (WUE) only acts as a referenced index. The results of family evaluation based on the effective photosynthesis and fluorescence indices and damaged symptom conditions were similar, the integrated evaluation with three types of indices showed that: the families 2, 6 and 9 were among the most tolerant ones; while families 1, 4 and

收稿日期: 2010-03-24

基金项目: “十一五”国家科技支撑计划项目 (2006BAD030103)。

第一作者: 李庆贱。主要研究方向: 林木抗性育种。电话: 010-62336064 Email: lqj2599@163.com 地址: 100083 北京市清华东路 35 号北京林业大学 629 信箱。

责任作者: 李悦, 教授。主要研究方向: 生物技术与林木遗传育种。电话: 010-62336064 Email: liyue@bjfu.edu.cn 地址: 100083 北京市清华东路 35 号北京林业大学 118 信箱。

本刊网址: <http://www.bjfujournal.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

5 were weaker and the families 3, 7 and 8 were sensitive to alkaline-salt stress, but were tolerant at certain degree to slight and moderate stress. The 0.6% of alkaline-salt content in soil should be the point to limit seedling growth and adaptation in most tested families of *U. pumila*. The significant positive correlative coefficients among the five indices mentioned above have suggested that one index could be referenced to others. In conclusion, selection of family for higher tolerance to alkaline-salt stress in seedlings by physiological indices is feasible.

Key words *Ulmus pumila*; alkaline-salt stress; index; family variation; evaluation of alkaline-salt tolerance

选育耐盐树种,在盐碱地上造林绿化,是具有巨大生态效益、经济效益和社会效益的生物系统工程^[1]。张建锋等^[2]对耐盐碱植物的选育做了较详尽的综述。耐盐碱植物选育方法有:常规选育方法^[3];利用组织培养和突变体选育耐盐植物^[4-6];利用基因工程选育耐盐植物^[7-9],但转基因植株仍无法抵抗高浓度的盐伤害,离实际生产应用还有一定的距离^[7]。常规选育方法仍然是目前最有效的植物抗逆性选育途径。

在胁迫生境下植物的生长、生理等指标,是其耐逆境的重要信息,是评价植物耐逆境能力的基础,而不同植物种质的各种指标对逆境胁迫的响应灵敏度不同。针对不同植物种质选择合适的耐逆境指标,是评价其抗逆性,选择耐逆境优良种质的重要工作。在盐胁迫的研究中,植株的存活率是表现植株抗盐能力的可靠指标^[10-11],叶片症状可以作为衡量苗木耐盐性的一种辅助手段^[12-13]。

白榆(*Ulmus pumila*)是有较强抗逆能力的优良乡土树种,在北方一定的干旱寒冷生境条件下可以顽强生存,并具备一定的耐盐碱特性,是在大范围苏打盐碱土上具有一定发展潜力的乔木树种。国内对白榆种源试验有过系统研究^[14],对白榆耐盐碱能力做过一定研究^[15-17]。但通过筛选指标对不同白榆种质进行耐盐碱分析和评价尚未见报道。

本研究旨在探索白榆家系苗木在盐碱胁迫下的指标变化规律,筛选白榆耐盐碱评价指标,检测家系的耐盐碱能力,为认识白榆家系耐盐碱遗传变异,评价和筛选优良种质提供理论和方法参考。

1 试验地基本概况及材料与方法

1.1 试验地基本概况

试验地点在吉林省白城市,位于松嫩平原西部,年平均气温4.3℃,极端最高气温-26.3℃,极端最高气温40.5℃,年降雨量为430 mm,无霜期135~140 d,属于大陆性季风气候,有效积温2 750~3 012℃。

该地区土壤属于内陆苏打盐碱型,盐分组成以苏打和小苏打(Na_2CO_3 和 NaHCO_3)为主,含有少量

的硫酸盐和氯化物,土壤含盐碱量为0.2%~1.0%,pH值8.5~10。土壤有不同程度的盐化和碱化特性。天然优势群落为碱蓬(*Suaeda glauca*)群落和羊草(*Leymus chinensis*)群落,光板地(植被覆盖率低于5%)分布广,面积占盐碱地面积的50%以上。

1.2 材料

材料为来自河南省济源白榆良种基地9个优良无性系的自由授粉家系,试验编号记为1~9。

1.3 育苗及试验设计

2008年裸地播种育苗,每个家系1 000株以上,各家系培育条件一致,自然条件下越冬。

拟态试验在容器栽植条件下进行。塑料容器:底部直径20 cm,开口直径25 cm,容器高度为25 cm。培养基质为细沙土,pH值7.3,土壤电导率^[18]为100 $\mu\Omega/\text{cm}$,换算成土壤盐碱含量为0.025%,试验前均用纯净地下水冲洗1~2次,以满足试验土壤含盐碱一致性要求。

试验于2009年5月实施。采用完全随机区组设计,重复3次,每个家系小区10株,各家系1年生苗木随机抽取,分别种植在5个容器内,缓苗两个月后开始施盐试验。

土壤盐碱胁迫试验:按土壤盐碱含量递增安排施盐碱溶液(Na_2CO_3 : NaHCO_3 质量比为1:1),依次为0(对照)、0.2%、0.4%、0.6%、0.9%,pH值为8.9~9.6,每隔5 d换1个胁迫强度。

1.4 测定指标与方法

用Li-6400便携式光合仪测定以下参数:1)叶片气体交换特征参数:净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)、胞间二氧化碳浓度(C_i)、大气二氧化碳浓度(C_a)等,计算二氧化碳浓度比(C_i/C_a)、水分利用效率(WUE)^[19]。2)叶片荧光动力学参数:初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m)、可变荧光(F_v)、光系统II(PS II)内禀光能转换效率(F_v/F_m)、PS II潜在活性(F_v/F_0)^[20]。

测定方法如下:叶片光合参数测定于施盐碱前和每次施盐碱后2~3 d,选择晴朗无风天气,在09:00—12:00进行。每重复随机选取4株苗木,在苗

木中上部位随机选取一叶片,待植物充分活化后,对选取叶片进行测定,每片叶测3次,取平均值(控制光照有效辐射为 $1\ 000\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)。叶片荧光动力学参数测定于施盐碱前和每次施盐碱后2~3 d, 22:00后(叶子得到充分的暗适应)进行,测定样品选取方法和光合参数的一致。

于每次施盐碱处理后的最后一天对苗木受盐胁迫后的叶子和枝干形态变化和成活情况做调查记录。根据盐碱胁迫后叶子和枝干形态变化程度分为以下受害等级:1)轻度伤害:少许叶子出现浅黄(褐)色斑点,或叶边缘焦黄卷曲,枝干未有明显受害症状;2)中重度伤害:整个植株1/2以上叶子焦黄或出现褐色斑点,尚有部分叶子为青绿色,植株仍有一定的生命力;3)死亡:整株叶子已经变成黄(黑)褐色,叶子萎蔫脱落,枝干干枯变色,已无生长势和生命特征。

1.5 统计分析方法

以小区平均值为统计单元,对 P_n 、 G_s 、 T_r 、 C_i/C_a 、 WUE 、 F_0 、 F_m 、 F_v 、 F_v/F_m 、 F_v/F_0 在家系和盐碱胁迫强度间变异的显著性用双因素交叉分组的线性模型

分析,各变异来源的方差分量用固定模型分析,利用SPSS16.0统计软件进行统计分析,EXCEL软件绘制图表。

2 结果与分析

2.1 各指标随土壤盐碱含量的变化幅度和趋势

从表1可知,各指标表现的变化趋势有3种类型:1)随着土壤盐碱含量(胁迫强度)增加, P_n 、 G_s 、 T_r 、 F_v/F_m 、 F_v/F_0 先下降,在0.6%时小幅上升,而后再下降;2)变化趋势为V形: WUE 随着土壤盐碱含量增加先下降,到0.4%时降到最低,而后上升,但上升幅度很小;3)变化趋势为抛物线形: C_i/C_a 、 F_0 、 F_m 、 F_v 随着土壤盐碱含量增加先上升,到0.4%时达到最大,然后下降,但下降的幅度差别较大。

从以上3种类型的指标变化趋势可知:与土壤盐碱含量变化协同性较好的是第1种,即 P_n 、 G_s 、 T_r 、 F_v/F_m 、 F_v/F_0 ;各指标随盐碱胁迫强度的变化表明,指标 P_n 、 G_s 、 T_r 、 F_0 、 F_m 、 F_v 变化幅度较大,说明这些指标对盐碱胁迫反应灵敏。

表1 不同盐碱胁迫强度下白榆的各指标值

Tab.1 Index values of *U. pumila* under different intensities of alkaline-salt stress

盐碱含量/%	P_n / ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	G_s / ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	T_r / ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	F_v/F_m	F_v/F_0	WUE / ($\mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1}$)	F_0	C_i/C_a	F_m	F_v
0	17.06	0.305	4.8	0.811	4.40	3.67	81.0	233.7	433.6	353.9
0.2	11.72	0.219	3.73	0.770	3.91	3.26	110.1	241.7	547.7	436.2
0.4	8.44	0.165	2.83	0.746	3.68	2.90	122.1	249.8	592.3	468.6
0.6	10.00	0.194	3.37	0.776	3.98	3.00	111.6	239.3	546.1	436.5
0.9	7.15	0.122	2.29	0.742	3.55	3.06	106.0	239.2	488.4	382.9

2.2 各指标在家系因子间的变异

从表2可知:在家系间有显著差异的指标为 P_n 、 G_s 、 T_r 、 WUE 、 F_v/F_m 、 F_v/F_0 。其中 F_v/F_m 、 F_v/F_0 方差分量接近20%,是重要变异指标; T_r 、 WUE 在15%左右,而 P_n 、 G_s 在8%以下。

指标 P_n 、 G_s 、 T_r 和 WUE 在家系与胁迫强度上有显著交互作用,而 F_v/F_m 、 F_v/F_0 与胁迫强度无交互作用,是反映家系随胁迫强度变化的更稳定指标。

2.3 各指标在胁迫强度因子间的变异

从表2可知:不同胁迫强度下,有显著差异的指标是 P_n 、 G_s 、 T_r 、 WUE 、 F_0 、 F_m 、 F_v 、 F_v/F_m 、 F_v/F_0 ,只有 C_i/C_a 没受胁迫强度因子的显著影响。由胁迫强度因子造成较大变异的指标是 P_n 、 G_s 、 T_r 、 F_0 ,方差分量达到30%以上;指标 WUE 、 F_m 、 F_v 、 F_v/F_m 、 F_v/F_0 的方差分量在10%~22%之间。显然,前者对胁迫强度变化更敏感。

表2 不同盐碱胁迫强度下白榆苗木性状指标的方差分析

Tab.2 Variance analysis of seedling traits in *U. pumila* families treated by different intensities of alkaline-salt stress

变异来源	DF	P_n		G_s		T_r		F_v/F_m		F_v/F_0		WUE		F_m		F_v		F_0		C_i/C_a	
		均方	分量/%	均方	分量/%	均方	分量/%	均方	分量/%	均方	分量/%	均方	分量/%	均方	分量/%	均方	分量/%	均方	分量/%	均方	分量/%
家系	8	41.02**	5.5	0.0194**	7.5	6.615**	13.1	0.0171**	19.4	1.9475**	19.2	1.918**	15.4	15.077.4	1.8	15.710.7	3.9	237.86	0	1456.87	4.8
胁迫强度	4	401.50**	42.9	0.1257**	35.9	24.410**	31.3	0.0205**	13.4	2.8506**	16.7	2.534**	12.0	10.207.8**	21.1	57.670.1**	15.1	6.281.57**	42.6	917.56	0.7
家系×强度	32	24.87*	11.4	0.0099*	12.0	2.125*	10.9	0.0031	0	0.3696	1.2	0.693*	15.6	15.723.5	10.4	12.197.3	9.9	348.43	4.4	1318.71*	19.5
小区内	90	13.90	40.1	0.0055	44.7	1.227	44.7	0.0032	68.3	0.3493	62.9	0.381	57.1	10.724.3	66.8	8.587.5	71.1	278.97	54.0	740.23	75.0

注:**为极显著差异,*为显著差异。

2.4 盐碱胁迫下白榆各家系有效指标对比分析

从表 3 可知:除家系 9 在土壤盐碱含量为 0.2% 时小幅上升,家系 8 一直下降之外,大部分家系的 P_n 、 G_s 、 T_r 随土壤盐碱含量增加先下降,到 0.6% 时上升,而后下降,但各家系升降幅度差别较大。

在各胁迫强度下 P_n 、 G_s 、 T_r 较大且整体升降幅度相对较小的是家系 2、6、9;家系 7、8 虽然总体上较高,但下降幅度大,且家系 8 呈一直下降趋势;家系 3 在自然条件下各指标明显高于其他家系,但施盐碱后明显降低,在各胁迫强度下保持较低水平;家系 1、5 总体相对较低,尤其是家系 5 除在自然条件外,各胁迫强度下均为最低值;家系 4 在胁迫初

期,下降明显,但在胁迫后期各指标均回到较高水平。

指标 F_v/F_m 、 F_v/F_0 ,除家系 2、3 随土壤盐碱含量增加先下降后上升外,其他家系均为先下降,到 0.6% 时上升,而后下降。从所有家系的变化幅度来说,比气体特征参数指标小得多,这是由指标的性质和对盐碱胁迫反应的敏感性决定的。

在各胁迫强度下 F_v/F_m 、 F_v/F_0 较大且升降幅度相对较小的是家系 2、3、6、9,且家系 2、3 在盐碱胁迫后期不降反升,逐渐接近自然状态水平;家系 1 的变化幅度小,但自然状态下也小;家系 4、5、7、8 总体变化趋势为下降,变化幅度大,家系 5 下降得尤为明显。

表 3 不同盐碱胁迫强度下白榆家系主要指标的变化趋势及多重比较

Tab.3 Changing trend and multi-comparison of main indices of *U. pumila* families under different intensities of alkaline-salt stress

指标	盐碱含量/%	1	2	3	4	5	6	7	8	9
P_n	0	10.2a	17.5a	27.6a	16.7a	13.4a	15.9a	19.3a	17.2a	15.7ab
	0.2	8.7a	12.0ab	8.6b	8.7b	7.0b	12.0a	15.2a	15.5a	17.7a
	0.4	7.5a	9.6ab	6.7b	6.4b	6.7b	10.8a	7.7b	10.7b	9.7ab
	0.6	9.8a	12.3ab	10.3b	12.5ab	6.3b	11.2a	9.5b	7.4b	10.7ab
	0.9	6.6b	7.1b	5.0b	9.0b	4.8b	7.3b	6.3b	6.5b	8.5b
G_s	0	0.224a	0.288a	0.506a	0.261a	0.182a	0.285a	0.391a	0.340a	0.267ab
	0.2	0.171ab	0.147ab	0.153b	0.180ab	0.124abc	0.243a	0.311ab	0.311a	0.330a
	0.4	0.164ab	0.185ab	0.132b	0.142b	0.096bc	0.213a	0.138cd	0.237a	0.181b
	0.6	0.190ab	0.216ab	0.181b	0.203ab	0.143ab	0.216a	0.229bc	0.161b	0.205ab
	0.9	0.129b	0.126b	0.077b	0.171ab	0.069c	0.136a	0.095d	0.135b	0.162b
T_r	0	3.74a	4.02a	7.64a	3.75a	3.00a	4.64a	6.36a	5.84a	4.21a
	0.2	2.86ab	3.01a	2.38b	3.10a	2.18b	4.10a	5.59ab	5.45a	4.90a
	0.4	2.85ab	2.89a	2.24b	2.26a	1.87b	3.43a	2.63cd	4.14a	3.13a
	0.6	3.45ab	3.69a	2.78b	3.27a	2.25ab	3.73a	4.23bc	3.33b	3.64a
	0.9	2.40b	2.31a	1.73b	2.59a	1.39b	2.52a	2.00d	2.74b	3.00a
F_v/F_m	0	0.792a	0.816a	0.824a	0.816a	0.818a	0.801a	0.810a	0.805a	0.814a
	0.2	0.789a	0.735a	0.783a	0.760ab	0.727b	0.769ab	0.808a	0.737b	0.824a
	0.4	0.726a	0.795a	0.763a	0.745ab	0.628c	0.797a	0.739ab	0.737b	0.780a
	0.6	0.778a	0.789a	0.809a	0.785ab	0.654c	0.797a	0.806a	0.754b	0.812a
	0.9	0.767a	0.798a	0.818a	0.703b	0.613c	0.744b	0.717b	0.752b	0.770a
F_v/F_0	0	4.11a	4.48a	4.74a	4.54a	4.54a	4.12ab	4.36a	4.20a	4.47a
	0.2	4.04a	3.85a	4.12a	3.48ab	3.44ab	3.87ab	4.27a	3.41b	4.75a
	0.4	3.49a	4.01a	4.06a	3.67ab	2.80b	4.26a	3.40b	3.41b	4.00a
	0.6	3.88a	4.11a	4.30a	3.90ab	3.60ab	4.08ab	4.01a	3.67b	4.41a
	0.9	3.65a	4.23a	4.53a	3.21b	2.30b	3.42b	3.21b	3.60b	3.82a

注:相同字母表示没有达到统计学意义上的差异。

2.5 盐碱胁迫下不同白榆家系的受害情况

从表 4 可知:各家系的变化情况较复杂,但也表现出一定规律性。1)家系 3、4、5、7 在各胁迫强度下轻度受害率和中重度受害率较高,且家系 4、5 有苗木死亡,随胁迫增强,死亡率升高,尤其是家系 5;而家系 3、7 在土壤盐碱含量为 0.6% 时才出现死亡苗木,且比率较小。说明这 4 个家系均对盐碱胁迫敏感,但家系 3、7 对中低强度的盐碱胁迫表现出一定

抗耐性,而家系 4、5 对盐碱胁迫抗耐性较弱,容易死亡,尤其是家系 5。2)家系 2、6 的轻度受害率和中重度受害率虽然在各胁迫强度下均不低,但其死亡数很少,只在土壤盐碱含量为 0.9% 时有 3.3% 的死亡率。说明对盐碱胁迫有一定敏感性,但抗耐性较强。3)家系 1 在各胁迫强度下都有较高的死亡率,说明其抗盐碱能力较弱;家系 8 在中低胁迫强度下只有轻度受害率较高,无死亡率,但随胁迫增强,死

亡率上升较快。说明其对中低盐碱胁迫有一定抗性,但不耐高强度盐碱胁迫。家系9是表现最好的家系,在各胁迫强度下,各受害率都不高,只在土壤盐碱含量为0.9%时的高强度胁迫下才出现少量苗木死亡,说明其有很强的抗盐碱能力。

表4 不同盐碱胁迫强度下白榆各家系的受害情况
Tab.4 Damaged symptom of *U. pumila* families treated by different intensities of alkaline-salt stress %

家系	盐碱含量	轻度受害率	中重度受害率	死亡率
1	0.4	3.3	16.7	6.7
2	0.4	10.0	13.3	0.0
3	0.4	23.3	23.3	0.0
4	0.4	13.3	23.3	6.7
5	0.4	13.3	30.0	3.3
6	0.4	10.0	13.3	0.0
7	0.4	26.7	13.3	0.0
8	0.4	16.7	6.7	0.0
9	0.4	10.0	6.7	0.0
1	0.6	13.3	6.7	13.3
2	0.6	16.7	20.0	0.0
3	0.6	26.7	20.0	3.3
4	0.6	16.7	26.7	6.7
5	0.6	16.7	16.7	13.3
6	0.6	13.3	16.7	3.3
7	0.6	40.0	13.3	3.3
8	0.6	13.3	10.0	6.7
9	0.6	10.0	13.3	0.0
1	0.9	10.0	20.0	13.3
2	0.9	16.7	23.3	3.3
3	0.9	20.0	43.3	6.7
4	0.9	16.7	30.0	16.7
5	0.9	26.7	16.7	26.7
6	0.9	20.0	16.7	3.3
7	0.9	23.3	36.7	6.7
8	0.9	16.7	16.7	13.3
9	0.9	13.3	16.7	6.7

2.6 各指标间的相关性分析

从表5可知: P_n 、 G_s 、 T_r 、 F_v/F_m 、 F_v/F_0 间, F_m 、 F_v 间为极显著相关; P_n 、WUE间, C_i/C_a 与 F_0 、 F_m 、 F_v

间, F_0 与 F_m 、 F_v 间为显著相关;WUE、 F_0 间为显著负相关。

3 结论与讨论

3.1 白榆有效耐盐碱评价指标的选择

叶绿素荧光的变化可以反映植物受胁迫的情况^[21],盐胁迫使 F_v/F_m 、 F_v/F_0 下降^[22],但在有些植物上,盐胁迫对PS II活性如 F_0 、 F_m 、 F_v/F_m 等无影响^[23-24]。到目前为止,尚未确定某一个荧光参数的变化适于反映所有作物在盐胁迫下的变化情况^[25]。梁英等^[26]指出,叶绿素荧光参数可作为麦类作物耐盐品种的筛选指标,但对其是否能够作为筛选耐盐微藻品种的评价指标提出了疑问。蒲光兰等^[27]研究表明, F_v 、 F_v/F_0 可作为杏树(*Prunus armeniaca*)耐旱性评定的重要指标,参与抗旱品种的筛选,但由于树种间自身生物学特性的差异,能否将以上几项指标推广到其他植物,还有待于进一步研究。史胜青等^[28]的研究也有相似结果。因此,不同的胁迫环境和植物种质,适用的评价指标可能不同,进一步说明了指标选择的必要性和重要性。

评价指标选择的方法有少量报道^[29-30],本研究主要根据指标对盐碱胁迫的反应敏感性和变化规律,筛选白榆耐盐碱评价指标。指标如果随着土壤盐碱含量递增而协同变大或者变小,则说明指标能够反映植物种质对盐碱胁迫的响应,可作为植物耐盐碱评价的有效指标。总体上保持与土壤盐碱含量协同变化的指标为 P_n 、 G_s 、 T_r 、 F_v/F_m 、 F_v/F_0 ,而随土壤盐碱含量递增呈抛物线和V形变化的 C_i/C_a 、 F_0 、 F_m 、 F_v 、WUE,与土壤盐碱含量变化协同性较差。初步筛选出植物耐盐碱评价的有效指标 P_n 、 G_s 、 T_r 、 F_v/F_m 、 F_v/F_0 。

表5 各指标间相关系数及差异显著性

Tab.5 Correlation coefficient of indices and significance of variation

指标	G_s	F_v/F_m	F_v/F_0	T_r	C_i/C_a	WUE	F_0	F_m	F_v
P_n	0.991 **	0.960 **	0.966 **	0.986 **	-0.641	0.931 *	-0.831	-0.624	-0.546
G_s		0.960 **	0.974 **	0.997 **	-0.568	0.877	-0.755	-0.521	-0.436
F_v/F_m			0.995 **	0.966 **	-0.736	0.863	-0.819	-0.625	-0.544
F_v/F_0				0.977 **	-0.669	0.841	-0.782	-0.569	-0.484
T_r					-0.585	0.870	-0.743	-0.509	-0.423
C_i/C_a						-0.767	0.889 *	0.903 *	0.881 *
WUE							-0.939 *	-0.819	-0.770
F_0								0.953 *	0.919 *
F_m									0.995 **

注:**为极显著相关,*为显著相关。

F_v/F_m 、 F_v/F_0 与胁迫强度无交互作用,是反映家系随土壤盐碱含量变化的更稳定指标; P_n 、 G_s 、 T_r 对土壤盐碱含量变化更敏感,这两类指标各具优点,

可应用两类指标对白榆家系做耐盐碱评价。WUE在家系间有显著差异,但在家系与胁迫强度上有显著交互作用,且随土壤盐碱含量变化的协同性较差,

可作参考; F_0 、 C_i/C_a 、 F_m 、 F_v 在家系间无显著差异,且随土壤盐碱含量变化的协同性较差,不适合作为白榆耐盐碱评价指标。

用指标 F_0 、 F_m 、 F_v 评价植物对逆境胁迫耐适能力曾有过报道^[27,31]。Cowan 等^[32]认为,植物对环境的适应使得 WUE 达到最高,而 Damesin 等^[33]认为 WUE 是指导干旱区作物栽培、造林树种选择和耐旱生产力评价的重要指标。 C_i/C_a 是一个抗旱性指标,表征植物对水分变化的响应, C_i/C_a 值越小,抗旱性越强^[34]。但本研究的结果表明, F_0 、 F_m 、 F_v 、WUE、 C_i/C_a 并不是合适的白榆种质耐盐碱能力评价指标。

3.2 白榆家系耐盐碱的评价

光合作用可作为判断植物生长和抗逆性大小的指标^[35]。盐胁迫下,植物净光合速率降低^[36-37]。也有报道指出在盐分存在条件下植物光合作用并没有被削弱,甚至在低盐浓度下光合作用还有小幅增强。这主要与植物的种类有关,不同植物对盐胁迫的响应机制不同^[38]。本研究中的家系 9 有相似结果。植物在盐碱胁迫下能保持较高的净光合速率且总体下降幅度小,说明其对胁迫的适应能力较强。

根据白榆各家系 P_n 在不同盐碱胁迫强度下的动态变化,初步得出:1) 较耐盐碱的白榆家系 2、6、9,尤其是家系 9,低胁迫强度下 P_n 不降反升,且在各胁迫强度下,均能保持较高水平。2) 不耐盐碱或盐碱敏感的家系 3、4、5、7、8,尤其是家系 5,随着盐碱胁迫增强, P_n 一直下降,在每个胁迫强度下均为最低,说明其光合反应中心受到的破坏加大,不可恢复。家系 3 虽然在自然条件下明显高于其他家系,但施盐后保持较低水平,说明自然条件下优势明显的种质不一定耐盐碱,这与刘友良^[39]的观点相似。家系 4 在胁迫初期,下降明显,但在后期回到较高水平,说明其对初期胁迫反应敏感,但在后期有一定适应。3) 家系 1 虽然 P_n 总体相对较低,但随胁迫增强变化较小,可能是耐盐碱种质,特性与家系 3 相反。

叶绿素荧光动力学技术是研究植物光合生理状况及植物与逆境胁迫关系的理想探针^[40-41],研究表明,逆境胁迫的轻重与 F_v/F_m 、 F_v/F_0 被抑制的程度之间存在着正相关,可作为植物抗逆的指标^[42],并在作物耐盐碱品种选育方面显示出较好的应用前景^[43-44]。也有将其应用于林木的抗逆机制和抗逆品种选育等方面的报道^[28,45-46]。本研究通过分析各白榆家系叶绿素荧光参数的变化,评价其耐盐碱能力。

根据白榆各家系 F_v/F_m 、 F_v/F_0 在不同盐碱胁迫强度下的动态变化,初步得出:1) 耐盐碱的家系

2、3、6、9。尤其是家系 2、3、9 在各胁迫强度下,指标值相对较高,且家系 2、3 在胁迫后期呈上升状态,说明这些家系的光合反应中心受损小,自我恢复功能较强。2) 不耐盐碱或盐碱敏感的家系 4、5、7、8。虽然这些家系在盐碱胁迫过程中,光合中心表现出一定的恢复水平,但指标值下降明显,距自然状态水平差距较大。尤其是家系 5,下降幅度远大于其他家系。3) 家系 1 虽然自然状态下值不高,但盐碱胁迫下变化小,说明其可能具有较好的耐盐碱特性。

在盐胁迫的研究中,植株的存活率是表现植株抗盐能力的可靠指标^[10-11],叶片症状可以作为衡量苗木耐盐性的一种辅助手段^[12-13]。根据对苗木受害情况的分析,耐盐碱能力较好的有家系 2、6、9,尤其是家系 9 表现最好;家系 1、4、5 对盐碱胁迫敏感,家系 5 表现最差;家系 3、7、8 对盐碱胁迫较敏感但对中低强度胁迫表现出一定抗耐性。

从光合参数、荧光参数以及苗木受害情况的分析结果可知,用这 3 类指标对白榆家系的耐盐碱评价结果大致相似,这进一步说明了这些评价指标和方法的有效性和可靠性。但由于不同类有效指标客观存在的差异(如敏感性差异),评价结果也有不同之处:1) 以光合参数评价,家系 3 为盐碱胁迫敏感家系,而以荧光参数评价,结果相反。对家系 3 的评判差异可能跟指标对盐碱胁迫的反应灵敏性,或跟影响 P_n 下降的因素有关。根据 Farquhar 等^[47]的观点, P_n 的下降由气孔导度或叶肉细胞同化能力降低引起,也就是说,胁迫初期家系 3 的 P_n 下降可能只是自我保护机制的体现,并未伤及植物机体本身,而荧光参数类指标没有这些特点。2) 以光合参数评价,家系 4 为盐碱胁迫敏感家系,但对高强度胁迫仍有一定适应性,而其他两类指标评价家系 4 为不耐盐碱家系。评判差异可能是测定叶片的选取误差所致。

根据光合、荧光参数以及苗木受害情况 3 类指标的分析结果相似,略有不同。综合分析 3 类有效指标的评价结果,认为家系 2、6、9 为较耐盐碱家系;家系 1、4、5 为不耐盐碱家系;家系 3、7、8 对盐碱胁迫较敏感,但对中低强度胁迫表现出一定抗耐性。

3.3 其他研究结果及进一步研究建议

大部分家系的有效指标,在土壤盐碱含量为 0.6% 时有所增大,可能是白榆对盐碱胁迫适应、光合反应中心有所恢复的体现。如是,表明白榆在一定程度上能耐 0.6% 的土壤盐碱含量,这需要进一步的研究验证。

姜国斌等^[46]研究表明,随着盐处理浓度的升高,各杨树(*Populus*)品种的幼苗叶片叶绿素荧光参

数 F_0 、 F_m 、 F_v/F_m 均大致呈逐渐下降趋势,与本研究结果相同;而盐胁迫下星星草 (*Puccinellia tenuiflora*) 幼苗的叶绿素荧光参数 F_v/F_m 、 F_v/F_0 呈显著非线性关系^[48],与本研究结果不一致。这可能是草本与木本植物的生物学特性不同决定的,也可能是盐碱胁迫强度起点和梯度不同引起的。在后期的研究中,应再增加胁迫处理次数并减小盐碱梯度,进一步探讨变异特点。

从相关性分析可知,在所有有效性评价指标间均存在极显著的正相关性,其他一些指标间也有显著相关性,郑淑霞等^[49]的研究也有相似结果。说明对白榆种质进行耐盐碱评价可用较典型的指标代替其他有效指标进行,或探索一种对有相关关系的指标进行综合分析的方法。

致谢 对“十一五”国家科技支撑计划项目内陆耐盐碱植物选育专题(2006BAD030103)提供的经费支持和林木育种国家工程实验室白城市林业科学院试验基地提供的研究条件,以及为试验调查过程提供帮助的科研技术人员表示诚挚的谢意!

参 考 文 献

- [1] 孟康敏,杨秀清,潘文利,等. 辽宁滨海盐碱地土壤改良及造林技术研究[J]. 林业科学, 1997, 33(1): 26-33.
- [2] 张建锋,李吉跃,宋玉民,等. 植物耐盐机理与耐盐植物选育研究进展[J]. 世界林业研究, 2004, 16(2): 16-22.
- [3] 王玉祥,刘静,乔来秋,等. 41个引进树种耐盐性评定与选择[J]. 西北林学院学报, 2004, 19(4): 55-58.
- [4] 张绮纹,张望东. 群众杨39无性系耐盐碱悬浮细胞系的建立和体细胞变异体完整植株的诱导[J]. 林业科学研究, 1995, 8(4): 395-401.
- [5] 毛桂莲,许兴. 枸杞耐盐突变体的筛选及生理生化分析[J]. 西北植物学报, 2005, 25(2): 275-280.
- [6] SALEKI R, YOANG P G, LEFEBVRE D D. Mutants of *Arabidopsis thaliana* capable of germination under saline conditions [J]. *Plant Physiology*, 1993, 101(3): 839-845.
- [7] 张学彬,夏秀英,毕晓颖. 欧美杨107耐盐转基因植株的试验[J]. 沈阳农业大学学报, 2006, 37(5): 712-715.
- [8] HAYASHI H, ALIA L M, MUSTARDY L, et al. Transformation of *Arabidopsis thaliana* with *codA* gene for choline oxidase, accumulation of glycinebetaine and enhanced tolerance to salt and cold stress [J]. *Plant Journal*, 2003, 12(1): 133-142.
- [9] 尹建道,孙仲序,王玉祥,等. 转抗盐碱基因八里庄杨大田释放试验[J]. 东北林业大学学报, 2004, 32(3): 23-25.
- [10] 张川红,沈应柏,尹伟伦. 盐胁迫对几种苗木生长及光合作用的影响[J]. 林业科学, 2002, 38(2): 27-31.
- [11] MUNNS R. Comparative physiology of salt and water stress [J]. *Plant Cell and Environment*, 2002, 25(1): 239-250.
- [12] 李国雷. 盐胁迫下13个树种反应特性的研究[D]. 泰安:山东农业大学, 2004.
- [13] 张华新,刘正祥,刘秋芳. 盐胁迫下树种幼苗生长及其耐盐性[J]. 生态学报, 2009, 29(5): 2263-2271.
- [14] 马常耕,王思恭,马国骅,等. 白榆种源选择研究[M]. 西安:陕西科学技术出版社, 1991.
- [15] 张建锋,龙庄如. 盐分对白榆试管苗生长特性的影响[J]. 林业科技通讯, 1992(6): 18-19.
- [16] SONG F N, YANG C P, LIU X M, et al. Effect of salt stress on activity of superoxide dismutase (SOD) in *Ulmus pumila* L. [J]. *Journal of Forestry Research*, 2006, 17(1): 13-16.
- [17] 龚洪柱,魏庆营. 盐碱地造林学[M]. 北京:中国林业出版社, 1986.
- [18] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 北京:中国农业出版社, 2000: 152-200.
- [19] PENUÉLAS J, FILELLA I, LLUSIA J, et al. Comparative field study of spring and summer leaf gas exchange and photobiology of the mediterranean trees *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 1998, 49: 229-238.
- [20] ROHACEK K. Chlorophyll fluorescence parameters: The definitions, photosynthetic meaning and mutual relationships [J]. *Photosynthetica*, 2002, 40(1): 13-29.
- [21] ANNICK M, ELISABETH P, GERARD T. Osmotic adjustment, gas exchanges and chlorophyll fluorescence of a hexaploid triticale and its parental species under salt stress [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2004, 161(1): 25-33.
- [22] SCHREINER T E, ZOZOR Y. Salinity influences, photosynthetic characteristics, water relations, afosand foliar mineral composition of *Annona squamosa* L. [J]. *Amer Soc Hort Sci*, 1996, 121(2): 243-248.
- [23] BRUGNOLI E, BJORKMAN O. Growth of cotton under continuous salinity stress: Influence on allocation pattern, stomatal and non-stomatal components of photosyntheses and dissipation of excess light energy [J]. *Planta*, 1992, 187(3): 335-347.
- [24] 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 Science*, 2002, 163(5): 1063-1068.
- [25] 冯立田,赵可夫. 活体叶绿素荧光与耐盐作物筛选[J]. 山东师大学报(自然科学版), 1997, 12(4): 436-439.
- [26] 梁英,冯力霞,田传远,等. 盐胁迫对塔胞藻生长及叶绿素荧光动力学的影响[J]. 中国海洋大学学报, 2006, 36(5): 726-732.
- [27] 蒲光兰,周兰英,胡学华,等. 干旱胁迫对金太阳杏叶绿素荧光动力学参数的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2005, 23(3): 44-48.
- [28] 史胜青,袁玉欣,杨敏生. 水分胁迫对4种苗木叶绿素荧光的光化学淬灭和非光化学淬灭的影响[J]. 林业科学, 2004, 40(1): 168-173.
- [29] 吴运荣,易可可,祝金明,等. 利用表型相关分析筛选番茄耐盐指标[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 1999, 25(6): 645-649.
- [30] 张术忠,李悦,姜国斌,等. 刺槐家系耐盐性状的变异、相关分析及选择[J]. 北京林业大学学报, 2002, 24(2): 12-17.
- [31] 李艳秋,夏新莉,尹伟伦. 水分胁迫对4种草坪草光合色素及叶绿素荧光参数的影响[J]. 河南农业科学, 2007(1): 69-72.

- [32] COWAN I R, LANGE O L, GREEN T G A. Carbon-dioxide exchange in lichens: Determination of transport and carboxylation characteristics [J]. *Planta*, 1992, 187(2): 282–294.
- [33] DAMESIN C, RAMBAL S, JOFFRE R. Between tree variations in leaf $\delta^{13}\text{C}$ of *Quercus pubescens* and *Quercus ilex* among Mediterranean habits with different water availability [J]. *Oecologia*, 1997, 111(1): 26–35.
- [34] SAITH K, KIKUIRI M, ISHIHARA K. Relationship between leaf movement of trifoliolate compound leaf and environmental factors in the soybean canopy [J]. *Japanese Journal Crop Science*, 1995, 64: 259–265.
- [35] 惠红霞, 李守明. 宁夏干旱地区盐胁迫下枸杞光合生理特性及耐盐性研究 [J]. *中国农学通报*, 2002, 18(5): 29–34.
- [36] RASCHKE K. Stomatal action [J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1975, 26: 309–340.
- [37] 廖岩, 陈桂珠. 三种红树植物对盐胁迫的生理适应 [J]. *生态学报*, 2007, 27(6): 2208–2214.
- [38] KURBAN H, SANEOKA H, NEHIRA K, *et al.* Effect of salinity on growth, photosynthesis and mineral composition in leguminous plant *Alhagi pseudoalhagi* (Bieb.) [J]. *Soil Sci Plant Nutr*, 1999, 45(4): 851–862.
- [39] 刘友良. 植物水分逆境生理 [M]. 北京: 农业出版社, 1992.
- [40] 林世青, 许春辉, 张其德, 等. 叶绿素荧光动力学在植物抗性生理学、生态学和农业现代化中的作用 [J]. *植物学通报*, 1992, 9(1): 1–16.
- [41] PAPAGEOGIOU G. *Chlorophyll fluorescence: An intrinsic probe of photosynthesis* [M]. New York: Academic Press, 1975.
- [42] 冯建灿, 胡秀丽, 毛训甲. 叶绿素荧光动力学在研究植物逆境生理中的应用 [J]. *经济林研究*, 2002, 20(4): 14–19.
- [43] 黄有总, 张国平. 叶绿素荧光测定技术在麦类作物耐盐性鉴定中的应用 [J]. *麦类作物学报*, 2004, 24(3): 114–116.
- [44] KRISHNARAJ S, MAWSON B T, YEUNG E C, *et al.* Utilization of induction and quenching kinetics of chlorophyll a fluorescence for in vivo salinity screening studies in wheat [J]. *Canadian Journal of Botany*, 1993, 71(1): 87–91.
- [45] 赵长明, 王根轩. 干旱胁迫对沙冬青叶片防御光破坏机制的影响 [J]. *植物学报*, 2002, 44(11): 1309–1313.
- [46] 姜国斌, 丁丽娜, 金华, 等. 盐胁迫对杨树幼苗叶片光合特性及叶绿素荧光参数的影响 [J]. *辽宁林业科技*, 2007(1): 20–24.
- [47] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33: 317–345.
- [48] 汪月霞, 孙国荣, 王建波, 等. NaCl 胁迫下星星草幼苗 MDA 含量与膜透性及叶绿素荧光参数之间的关系 [J]. *生态学报*, 2006, 26(1): 122–129.
- [49] 郑淑霞, 上官周平. 8 种阔叶树种叶片气体交换特征和叶绿素荧光特性比较 [J]. *生态学报*, 2006, 26(4): 1080–1087.

(责任编辑 李文军)