

曹小强,王卫超,阴法庭,等.外源钙对NaHCO₃胁迫下油菜幼苗叶片离子平衡及光合特性的影响[J].华中农业大学学报,2023,42(5):149-157.DOI:10.13300/j.cnki.hnlkxb.2023.05.017

外源钙对NaHCO₃胁迫下油菜幼苗叶片离子平衡及光合特性的影响

曹小强,王卫超,阴法庭,张凤华

石河子大学农学院/新疆生产建设兵团绿洲生态农业重点实验室,石河子 832003

摘要 为探究碱胁迫下油菜幼苗叶片离子平衡与光合特性对外源Ca²⁺的响应,深入理解添加外源Ca²⁺缓解油菜幼苗碱胁迫的作用机制,以5叶期油菜华油杂62(耐盐品种)与湘油15(盐敏感品种)为材料,在NaHCO₃(100 mmol/L)胁迫下,设置6个CaCl₂水平:CK、0%、0.25%、0.5%、1%、2%(记为CK、T1、T2、T3、T4、T5),研究CaCl₂对油菜幼苗叶片离子平衡及光合特性的影响。结果显示:NaHCO₃胁迫下,油菜幼苗将更多的Na⁺储存于叶片,将较多Ca²⁺积累于根系,其中,湘油15体内离子的失衡较华油杂62更为显著;NaHCO₃胁迫下,叶面喷施0.5% CaCl₂对幼苗质膜损伤的修复最为显著,降低了幼苗叶片Na⁺含量,提高了叶片K⁺与Ca²⁺含量,其中对中华油杂62叶片K⁺/Na⁺的提高及Ca²⁺的增加更为显著。除潜在光化学效率(F_v/F_o)与最大光化学效率(F_v/F_m)外,NaHCO₃胁迫对湘油15光合特性的抑制均大于华油杂62,外源喷施0.5% CaCl₂提高了幼苗叶绿素a、叶绿素b、叶绿素总量、 F_v/F_o 、 F_v/F_m 、净光合速率、气孔导度及蒸腾速率,其中中华油杂62对应各指标的增加量较湘油15更为显著。结果表明,叶面喷施CaCl₂能调控碱胁迫下油菜幼苗叶片离子平衡与光合特性并且对耐盐品种的改变更为显著。

关键词 油菜幼苗;碱胁迫;CaCl₂叶面喷施;离子积累量;光合特性

中图分类号 S565.4 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2023)05-0149-09

土壤盐分作为影响植物生长发育的主要非生物因素之一,对农业可持续发展构成严重威胁。世界上约10%的土地面积和至少20%的灌溉土地受到盐碱胁迫影响^[1-2],我国作为盐碱地大国,深受盐碱胁迫影响^[3]。盐碱胁迫下,离子毒害作为主要胁迫因素之一,影响植株的生长及生理特性的表达等^[2,4]。为适应盐碱环境,目前已发现多种植株通过进化出不同耐盐机制,依靠自身不同组织部位和功能的协调效应提高自身耐盐性^[5]。如Tang等^[6]发现西伯利亚白刺通过提高根系K⁺,同时将Na⁺区隔到液泡中以减轻离子胁迫的影响,冯国艺等^[7]发现,不同品种棉花在不同浓度盐碱胁迫下,表现出不同的光合生理特性等。尽管植株拥有多种不同耐盐碱能力,但盐碱环境仍然造成作物产量显著下降,对此,在筛选耐盐植物,明确其耐盐特性的同时,进一步提

高其盐碱耐受性,对于治理、开发盐碱地,促进盐土农业发展具有重要意义。

油菜(*Brassica napus*)作为主要油料作物之一,具有良好的经济和营养价值,在干旱和半干旱地区被广泛种植,具有一定耐盐性,但在这些区域,盐碱的积累不利于植株苗期的生长发育。苗期作为油菜生长期关键阶段,周期长、油菜幼苗抗逆性较弱,易受盐碱等非生物胁迫^[8],尤其碱胁迫对其幼苗生长的影响较NaCl更为显著^[9],对此,提高油菜幼苗碱胁迫耐受性,对促进油菜在盐碱地的种植与推广具有重要意义。

目前人们普遍认为Ca²⁺对调控盐碱胁迫下植株体内离子稳态,保护植株叶片光合特性具有重要作用^[10]。研究发现,添加外源钙素能提高植株体内Ca²⁺含量,作为植物胞内重要的次生信使,Ca²⁺在应

收稿日期:2022-11-14

基金项目:国家重点研发项目子课题(2021YFD1900802-3);新疆生产建设兵团科技合作计划项目(2020BC001)

曹小强,E-mail:1916784202@qq.com

通信作者:张凤华,E-mail:fenghuazhang2021@163.com

对外界环境信号感应、传递和响应中起关键作用^[11]。Guo等^[12]证实,盐胁迫下,适宜浓度的外源钙素可引起 Ca^{2+} 从质外体空间流向细胞质,加强植株抗盐信号的转导,减少植株对 Na^+ 的吸收,保护细胞膜免受 Na^+ 危害,同时减少胞质 K^+ 与 Ca^{2+} 的流失。Huang等^[13]发现,盐碱胁迫下,施加外源 Ca^{2+} 可维持植株较高的PS II电子传递强度、PSPS II光化学效率(F_v/F_m)和较低的非光化学淬灭系数(NPQ)等光合特性,促进植株干物质的积累与生物量的增加。目前关于碱性盐胁迫下,叶面喷施 Ca^{2+} 调控植株体内离子稳态与光合特性的研究报道较少,本研究以华油杂62(耐盐品种)与湘油15(盐敏感品种)为试验材料,探究 NaHCO_3 胁迫下油菜幼苗体内离子转移及光合特性的种间差异,解析叶面喷施适宜浓度 Ca^{2+} 对植株体内离子平衡与光合特性的调控机制,以期为施用适宜浓度外源 Ca^{2+} 调控盐碱地种植油菜的生态适应性提供理论支持,为新疆地区盐碱地饲料油菜的种植提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以华油杂62(耐盐品种,华中农业大学选育)与湘油15(盐敏感品种,湖南农业大学选育)为供试材料,采用盆栽试验,以蛭石为培养基质,Hoagland营养液为基础培养液, NaHCO_3 为胁迫条件。

1.2 幼苗的培育

本试验于人工气候温室进行。选取健康饱满的油菜种子播于装有蛭石的36孔穴盘中,待幼苗长出第一片真叶时施加1/4 Hoagland营养液培养;长至3叶期,选取健壮、长势一致的幼苗移栽于含有0.8 kg蛭石的塑料盆(高27 cm,直径33 cm)中栽培,每盆3株,每隔3 d用1/2 Hoagland营养液根部均匀灌溉1次,每次浇灌量为200 mL;培养至5叶期,再次选取健壮、长势一致的油菜幼苗,用Hoagland全营养液培养3 d后进行处理,每次浇灌量为300 mL。

1.3 试验处理

试验1:共设6个处理。(1)CK:营养液+叶面喷施蒸馏水;(2)T1: NaHCO_3 胁迫+叶面喷施蒸馏水;(3)T2: NaHCO_3 胁迫+0.25% CaCl_2 溶液;(4)T3: NaHCO_3 胁迫+0.5% CaCl_2 溶液;(5)T4: NaHCO_3 胁迫+1% CaCl_2 溶液;(6)T5: NaHCO_3 胁迫+2% CaCl_2 溶液,处理中

NaHCO_3 浓度为100 mmol/L,每个处理5个重复。胁迫处理时 NaHCO_3 直接添加至营养液,搅拌均匀后进行根部均匀浇灌,每隔3 d浇灌1次,每次浇灌量为蛭石持水量的2倍,以使根部溶液彻底更新,根据蒸发量,用称质量法每隔1 d补充1次去离子水。胁迫处理后,于每天19:00后进行不同浓度 CaCl_2 溶液叶面喷施处理,喷施标准以刚刚形成水滴滴落为宜,每隔3 d喷施1次,期间共喷施3次,处理12 d后测定相关指标。

试验2:在试验1所设 NaHCO_3 胁迫的基础上,共设3个处理,(1)CK+叶面喷施蒸馏水;(2) NaHCO_3 胁迫+叶面喷施等量蒸馏水;(3) NaHCO_3 胁迫+叶面喷施等量适宜浓度 CaCl_2 溶液。每个处理5个重复, NaHCO_3 浓度、 CaCl_2 叶面喷施处理方式及取样时间与试验1保持一致。

1.4 测定指标及方法

植株矿质离子积累量:取样后用自来水将植株冲洗3次,再用去离子水冲洗3次,用滤纸吸干表面水分后,将油菜幼苗叶、茎、根分开,将处理好的样品在105℃下杀青30 min,75℃下烘干至恒质量,准确称取烘干并且粉碎的幼苗叶、茎、根,均0.1000 g,置于马福炉(550℃)灰化2.5 h,灰分用于离子含量的测定。采用火焰光度计法测定 Na^+ 与 K^+ 含量,采用EDTA配合滴定法测定 Ca^{2+} 含量。叶片质膜相对透性:参考Litts等^[14]的方法,采用DDSJ-308F电导率仪测定。丙二醛(MDA)含量采用硫代巴比妥酸法测定。叶绿素含量:参照李小芳等^[15]的方法,采用分光光度计法测定。叶片光化学效率(F_v/F_m , F_v/F_o):采用FMS-2便携脉冲调制式荧光仪测定。光合作用:采用LI-6400XT便携式光合作用测量系统测定。生长指标:植株从培养基质中小心取出,冲洗干净表面蛭石颗粒,量取油菜幼苗株高(1/10精度直尺),用滤纸吸干表面水分后,称取植株茎叶鲜质量(1%精度电子天平)。

1.5 数据处理

采用Microsoft Excel 2019进行数据处理,采用Origin 2018作图,采用SPSS 19进行方差分析,采用Duncan's法进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 NaHCO_3 胁迫对油菜幼苗不同组织器官中离子含量与 K^+/Na^+ 的影响

由表1可见, NaHCO_3 胁迫下,不同耐盐性油菜

幼苗其不同组织器官中Na⁺、K⁺、Ca²⁺含量及K⁺/Na⁺平衡均受到不同程度的影响。华油杂62与湘油15叶片中Na⁺较对照分别增加了61.87%、60.13%, K⁺分别减少了16.16%、23.52%, K⁺/Na⁺分别下降了45.14%、46.22%, Ca²⁺分别减少了50.58%、51.53%;其中华油杂62叶片Na⁺离子的增加量大于湘油15,其K⁺、Ca²⁺含量与K⁺/Na⁺的下降量均小于湘油15。

华油杂62与湘油15茎中Na⁺含量分别增加了14.86%、27.79%, K⁺分别下降了24.76%、20.34%,

K⁺/Na⁺分别下降了34.28%、40.02%, Ca²⁺分别下降了26.77%、27.91%;其中华油杂62茎中Na⁺的增加量、K⁺/Na⁺与Ca²⁺的下降量均小于湘油15, K⁺的下降量大于湘油15。

华油杂62与湘油15根中Na⁺含量分别较对照增加了14.14%、59.84%, K⁺分别下降了55.76%、57.27%, K⁺/Na⁺分别下降了55.99%、68.61%, Ca²⁺分别增加了88.46%、133.49%;华油杂62根中Na⁺增加量、K⁺与Ca²⁺的下降量和K⁺/Na⁺的增加量均小于湘油15。

表1 NaHCO₃胁迫下油菜幼苗不同组织器官中离子含量

Table 1 Ion content in different organs of rapeseed seedlings under NaHCO₃ stress

油菜品种 Variety	器官 Organ	处理 Treatment	Na ⁺ 含量/(mg/g) Content of Na ⁺	K ⁺ 含量/(mg/g) Content of K ⁺	Ca ²⁺ 含量/(mg/g) Content of Ca ²⁺	K ⁺ /Na ⁺
华油杂62 Huayouza 62	叶 Leaf	CK	38.18±1.26b	63.80±4.24a	59.59±5.54a	1.72±0.02a
		NaHCO ₃	61.80±5.28a	53.49±1.94b	29.45±0.65b	0.96±0.07b
		NaHCO ₃ +CaCl ₂	40.10±1.41b	59.41±3.00b	69.92±6.25a	1.46±0.01b
	茎 Stem	CK	47.72±0.52b	49.42±1.28a	19.81±1.23a	1.03±0.02a
		NaHCO ₃	54.82±0.88a	37.18±2.18b	14.51±0.92b	0.68±0.07b
		NaHCO ₃ +CaCl ₂	40.10±1.41b	59.41±3.00b	69.92±6.25a	1.46±0.01b
根 Root	CK	25.41±0.65b	26.03±2.03a	23.07±1.85b	1.01±0.12a	
	NaHCO ₃	29.00±2.55a	11.51±0.81b	43.48±2.07a	0.45±0.07b	
	NaHCO ₃ +CaCl ₂	40.10±1.41b	59.41±3.00b	69.92±6.25a	1.46±0.01b	
湘油15 Xiangyou 15	叶 Leaf	CK	51.95±0.45b	75.00±9.33a	61.35±3.65a	1.27±0.01a
		NaHCO ₃	83.19±2.87a	57.36±1.66b	29.98±8.82b	0.71±0.01b
		NaHCO ₃ +CaCl ₂	70.06±4.29a	58.32±0.49b	51.80±5.71b	0.86±0.01b
	茎 Stem	CK	63.07±1.02b	60.18±0.91a	17.20±2.50a	0.95±0.01a
		NaHCO ₃	80.60±1.44a	47.93±1.01b	12.40±0.75b	0.57±0.04b
		NaHCO ₃ +CaCl ₂	70.06±4.29a	58.32±0.49b	51.80±5.71b	0.86±0.01b
根 Root	CK	24.26±2.07b	30.57±2.64a	13.63±1.50b	1.16±0.03a	
	NaHCO ₃	38.77±3.73a	13.06±0.46b	31.86±2.72a	0.37±0.03b	

注:同列数据后不同字母表示在0.05水平差异显著,下同。Note: Different letters indicate significant different at the 0.05 level in the same column, the same as below.

2.2 不同浓度外源钙对NaHCO₃胁迫下油菜幼苗叶片质膜相对透性与MDA的影响

由图1可见,100 mmol/L NaHCO₃胁迫下,华油杂62与湘油15叶片质膜相对透性分别较CK增加了66.32%、116.58%,叶片MDA含量分别较CK增加了113.19%、133.39%;其中华油杂62叶片质膜相对透性和MDA含量的增加均小于湘油15。NaHCO₃胁迫下,在叶面喷施适宜浓度范围的CaCl₂溶液后,不同程度地降低了NaHCO₃胁迫下2种不同耐盐性油菜幼苗叶片质膜相对透性与MDA含量。

NaHCO₃胁迫下喷施0.25% CaCl₂(T2)后,华油杂62质膜相对透性较NaHCO₃胁迫降低了17.44%,而湘油15增加了21.12%,在喷施0.50%(T3处理)、1.00%(T4处理)、2.00% CaCl₂(T5),华油杂62分

别较NaHCO₃胁迫降低了29.19%、27.71%与10.16%,T3处理降低最为显著,湘油15分别降低了15.15%、15.41%、17.54%,各处理之间无显著差异。华油杂62处理T3与T4的叶片质膜相对透性的降低量均大于湘油15,华油杂62在处理T5下叶片质膜相对透性的降低量小于湘油15(图1A)。

华油杂62在处理T4下较NaHCO₃胁迫MDA含量下降了41.29%,而湘油15增加了9.45%,在喷施CaCl₂0.25%(T2)、0.50%(T3)与2.00%(T5)后,华油杂62 MDA含量别较NaHCO₃胁迫下降了7.8%、35.99%、35.51%,其T4处理降低量最为显著,与T3和T5无显著差异,湘油15 MDA含量分别下降了20.76%、48.17%、13.93%,其T3处理降低量最为显著。华油杂62 T2、T3处理下叶片MDA含量的降低

量均小于湘油15, T5处理下华油杂62的降低量大于湘油15(图1B)。

2.3 外源钙对NaHCO₃胁迫下油菜幼苗叶片离子含量的影响

由表1可见, 叶面喷施0.5% CaCl₂溶液(T3)后, 华油杂62与湘油15叶片中Na⁺积累量分别较NaHCO₃胁迫下降了35.05%、5.79%, K⁺分别增加了11.06%、1.66%, Ca²⁺分别增加了137.41%、70.49%, K⁺/Na⁺分别增加了51.01%、21.62%; 其中华油杂62叶片Na⁺含量的降低量, K⁺、Ca²⁺含量与K⁺/Na⁺的增加量均大于湘油15。

2.4 外源钙对NaHCO₃胁迫下苗期油菜叶绿素含量与光化学效率的影响

如表2所示, NaHCO₃胁迫下, 华油杂62与湘油15叶绿素a含量分别较对照减少28.03%、29.62%, 叶绿素b含量分别减少了29.82%、33.36%, 叶绿素总含量分别减少了27.27%、31.92%; F_v/F_o分别减少了19.54%、10.32%, F_v/F_m分别下降了5.13%、0.12%; 其中华油杂62叶绿素a、叶绿素b、叶绿素总含量的降低量均小于湘油15, 对F_v/F_o与F_v/F_m的降低程度均大于湘油15。

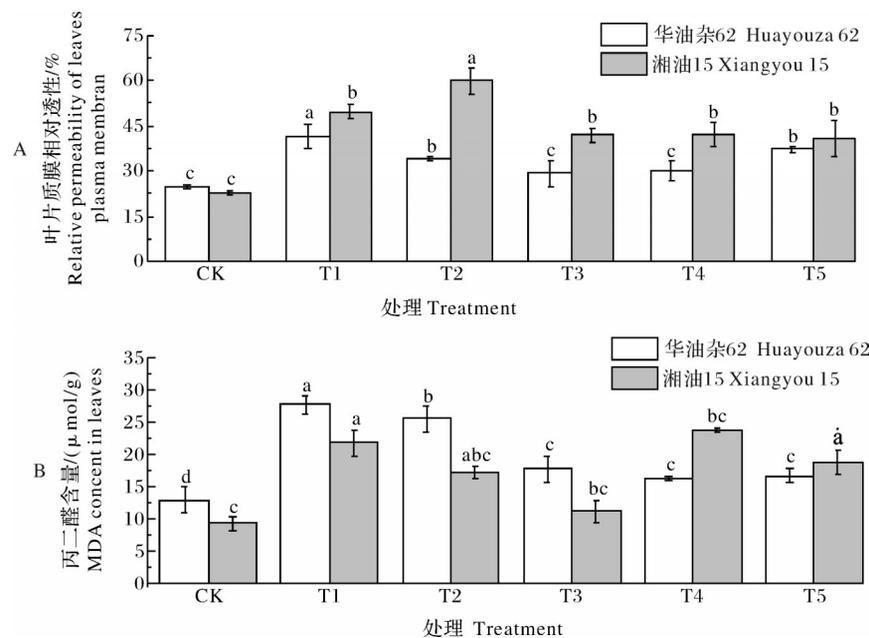


图1 不同浓度外源钙对NaHCO₃胁迫下油菜幼苗叶片质膜相对透性(A)与MDA含量(B)的影响

Fig. 1 Effects of different concentrations of exogenous calcium on plasma membrane relative permeability (A) and content of MDA (B) of rapeseed seedlings under NaHCO₃ stress

表2 外源钙对NaHCO₃胁迫下油菜幼苗叶绿素含量与光化学效率的影响

Table 2 Effects of exogenous calcium on chlorophyll content and photochemical efficiency of rapeseed seedlings under NaHCO₃ stress

油菜品种 Variety	处理 Treatment	叶绿素a含量/(μg/g) Content of chl a	叶绿素b含量/(μg/g) Content of chl b	叶绿素总含量/(μg/g) Content of total chl	潜在光化学效率 F _v /F _o	最大光化学效率 F _v /F _m
华油杂62	CK	755.98±15.59a	407.96±0.97a	1168.79±91.75a	3.53±0.57a	0.779±0.013a
Huayouza 62	NaHCO ₃	544.11±5.48b	286.29±9.89b	849.99±109.11b	2.84±0.21b	0.739±0.014b
	NaHCO ₃ +CaCl ₂	757.66±98.01a	410.78±54.14a	1157.41±51.14a	3.36±0.10a	0.773±0.004a
湘油15	CK	628.02±94.10a	327.87±20.33a	970.44±159.49a	4.55±0.21b	0.809±0.019b
Xiangyou 15	NaHCO ₃	442.12±1.49c	218.46±32.15c	660.58±30.65b	4.08±0.12c	0.808±0.01b
	NaHCO ₃ +CaCl ₂	565.89±35.49b	253.15±21.42b	819.08±53.08b	4.79±0.16a	0.827±0.009a

叶面喷施CaCl₂后, 华油杂62与湘油15叶绿素a含量较NaHCO₃胁迫分别增加了39.25%、27.99%, 叶绿素b分别增加了43.48%与15.88%, 叶绿素总量分别增加了36.16%与23.99%; F_v/F_o

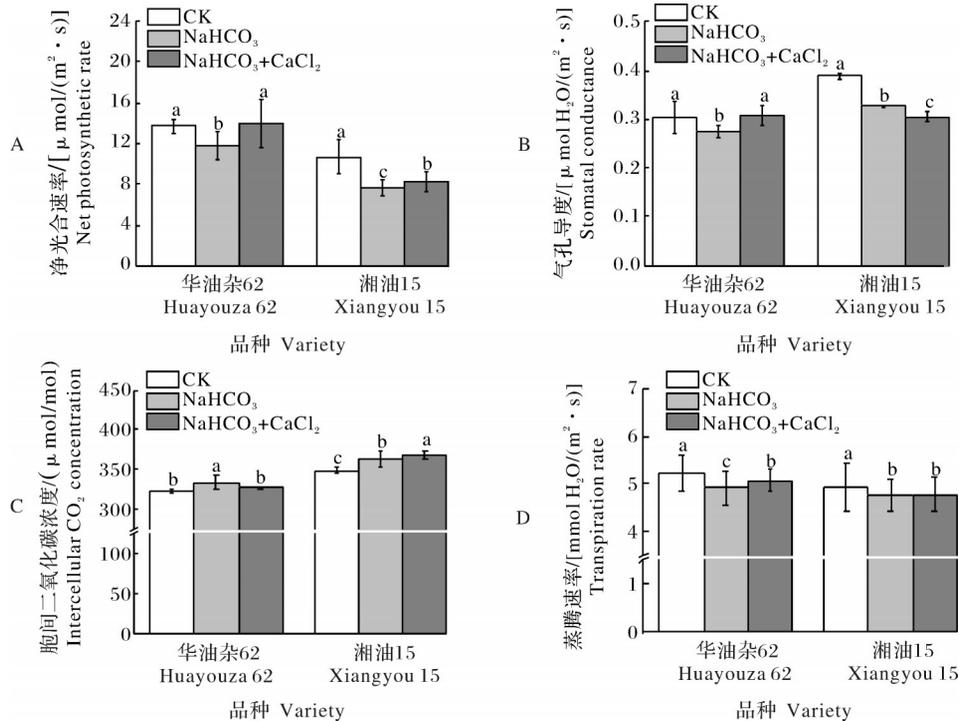
分别增加了 18.31% 与 17.4%, F_v/F_m 分别增加了 4.6% 与 2.35%; 其中华油杂 62 叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素总含量、 F_v/F_o 与 F_v/F_m 的增加量均大于湘油 15。

2.5 外源钙对 NaHCO_3 胁迫下油菜幼苗光合作用的影响

如图 2 所示, NaHCO_3 胁迫下, 华油杂 62 与湘油 15 幼苗净光合速率分别较对照下降了 14.08% 与 28.61% (图 2A), 气孔导度分别下降了 9.57% 与 16.05% (图 2B), 胞间 CO_2 浓度分别增加了 3.43% 与

4.06% (图 2C), 蒸腾速率分别下降了 5.93% 与 3.14% (图 2D); 除蒸腾速率外, NaHCO_3 胁迫对华油杂 62 光合作用的影响均小于湘油 15。

叶面喷施 CaCl_2 溶液后, 华油杂 62 与湘油 15 净光合速率分别较 NaHCO_3 胁迫上升了 18% 与 7.76% (图 2A), 气孔导度分别上升了 12.34% 与 6.57% (图 2B), 蒸腾速率分别上升了 19.54% 与 0.07% (图 2B), 对于胞间 CO_2 浓度, 华油杂 62 下降了 2.09%, 湘油 15 增加了 1.77% (图 2C); 其中华油杂 62 光合作用的恢复程度均大于湘油 15。



图中柱子上不同字母表示同一品种不同处理间在 0.05 水平上差异显著, 下同。Different letters in the columns indicate significant different between different treatments of the same variety at the 0.05 level, the same as below.

图 2 外源钙对 NaHCO_3 胁迫下油菜净光合速率(A)、气孔导度(B)、胞间 CO_2 浓度(C)和蒸腾速率(D)的影响

Fig. 2 Effects of exogenous calcium on net photosynthetic rate(A), stomatal conductance(B), intercellular CO_2 concentration (C), and transpiration rate(D) of rapeseed seedlings under NaHCO_3 stress

2.6 外源钙对 NaHCO_3 胁迫下油菜幼苗生长的影响

由图 3 可见, NaHCO_3 胁迫下, 华油杂 62 与湘油 15 的茎叶鲜质量分别较对照下降了 36.62% 与 45.65%, 株高分别下降了 32.67% 与 37.5%, 其中对湘油 15 生长的抑制更为明显。叶面喷施 CaCl_2 溶液后, 华油杂 62 与湘油 15 的茎叶鲜质量较 NaHCO_3 胁迫分别增加了 34% 与 30.22%, 株高分别增加了 10.48% 与 4.89%; 其中对华油杂 62 生长的促进程度均大于湘油 15 (图 3)。

3 讨论

本研究探讨了 NaHCO_3 胁迫下不同耐盐性油菜幼苗体内离子平衡、光合特性对外源 Ca^{2+} 的响应, 结果表明, NaHCO_3 胁迫对油菜幼苗地上部离子平衡的影响较地下部更为显著, 其中湘油 15 体内离子的失衡较华油杂 62 更为显著; 除光化学效率外, NaHCO_3 胁迫对湘油 15 光合特性的抑制均大于华油杂 62; NaHCO_3 胁迫下, 叶面喷施 0.5% CaCl_2 对幼苗质膜损伤的修复最为显著, 喷施 CaCl_2 促进了油菜幼苗叶

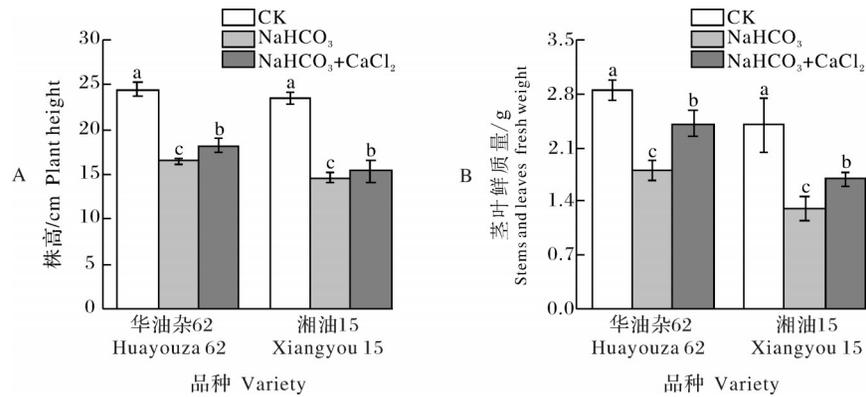


图3 外源钙对NaHCO₃胁迫下油菜幼苗株高(A)和茎叶鲜质量(B)的影响

Fig. 3 Effect of exogenous calcium on plant height(A) and fresh weight of stems and leaves(B) of rapeseed seedlings under NaHCO₃ stress

片离子平衡,提高了叶片光合特性,其中对华油杂62的改善更为显著。

3.1 NaHCO₃胁迫下油菜幼苗体内离子平衡调控的种间差异

离子毒害作为盐碱胁迫下影响植株膜系统完整性的主要因素之一,探究盐碱胁迫下离子的迁移规律,对维护植株膜系统的完整尤为重要^[16]。不同植株在应对盐碱胁迫时,其不同组织器官对离子的积累与迁移具有不同响应,Tang等^[6]发现,盐胁迫下西伯利亚白刺通过将Na⁺区隔到液泡中,同时保持根系较高的K⁺含量,能在组织和细胞特异性水平上保持K⁺/Na⁺最佳平衡,Wang等^[17]发现,碱胁迫下水稻将过量Na⁺集聚于老叶,促进新叶的生长发育。本研究中,NaHCO₃胁迫下油菜幼苗将更多的Na⁺储存于叶片中,同时保持了根系较高的Ca²⁺含量,这可能与幼苗根系吸收并保持较高的Ca²⁺有关,其中NaHCO₃胁迫对湘油15不同组织中Na⁺、K⁺、Ca²⁺迁移的影响较华油杂62更为显著。为进一步探究NaHCO₃胁迫下油菜幼苗叶片中离子积累状态,我们对不同耐盐性油菜幼苗叶片Na⁺、K⁺、Ca²⁺积累量进行了测定,发现NaHCO₃胁迫降低了叶片K⁺/Na⁺与Ca²⁺含量,其中湘油15叶片中K⁺/Na⁺与Ca²⁺积累量均小于华油杂62,表明华油杂62在应对碱胁迫时其叶片具备更强的排Na⁺、保K⁺保Ca²⁺能力;同时华油杂62叶片质膜相对透性与MDA含量的增加均小于湘油15,表明离子毒害引起的ROS对湘油15细胞膜的损害更为严重,这与Sun等^[18]研究结果类似,他们发现胡杨经盐处理后根系K⁺的积累量大于盐敏感品系,Na⁺的积累量小于盐敏感品系。

3.2 外源钙对NaHCO₃胁迫下油菜幼苗叶片离子平衡的影响

有研究证实,盐胁迫会提高植株体内信号分子Ca²⁺的含量,促进Na⁺外流,抑制K⁺损失等,以调节K⁺/Na⁺平衡^[19],其原因可能是Ca²⁺促进了植株生物膜表面磷酸盐、磷酸酯与蛋白质羟基的连接,稳定了生物膜结构,提高了其对离子的选择性吸收^[20]。本研究发现,NaHCO₃胁迫下,叶面喷施0.5% CaCl₂溶液对油菜幼苗膜系统损伤的修复最为显著,叶面喷施0.5%外源CaCl₂溶液显著降低了油菜幼苗叶片中Na⁺含量,提高了其K⁺/Na⁺与Ca²⁺积累量,与Guo等^[12]研究相似;同时喷施CaCl₂溶液降低了叶片质膜相对透性与MDA含量,缓解了NaHCO₃胁迫下Ca²⁺由根系向茎叶运输的难度;其中Na⁺含量的降低可能与外源Ca²⁺抑制NSCCs的开放,限制Na⁺通过NSCCs进入细胞有关^[21-22],K⁺含量的增加可能与外源Ca²⁺能够抑制DA-KORCs和NSCCs的开放有关^[23],限制了NaHCO₃诱导的K⁺外流。与Sun等^[18]研究不同的是,对比盐敏感型油菜,外源CaCl₂对耐盐碱油菜叶片离子平衡与膜系统损伤的修复更为显著,这可能是因为NaHCO₃胁迫下,不同耐盐型油菜体内Ca²⁺信号的表达程度存在差异,也可能与植株胞内与胞外Ca²⁺的存在形态有关,有待进一步探究。

3.3 外源钙对NaHCO₃胁迫下油菜幼苗光合特性与生长的影响

光合特性对植株的生长与逆境的适应起重要作用,盐碱胁迫下,植物体内Na⁺等的积累,都会导致叶绿体中基粒片层和类囊体结构的稳定等发生损伤^[24],致使PSPS II的光合作用活力和光合电子传递

被抑制,导致参与光反应和卡尔文循环的酶和蛋白下调^[25-26],最终抑制植株的光合作用,本研究中,NaHCO₃胁迫显著抑制了油菜幼苗光合特性,且盐敏感油菜湘油15幼苗叶绿素含量、净光合速率、气孔导度、蒸腾速率等的降低程度均大于耐盐碱油菜华油杂62,唐榕等^[27]发现这可能是因为盐碱胁迫下耐盐碱作物体内叶绿体产生“浓缩效应”所致,为抵御盐碱表现出更强的适应性生理响应,但对 F_v/F_o 、 F_v/F_m 的抑制作用小于华油杂62,其作用机制有待进一步探究。李波等^[28]研究发现,相对均衡的离子比例可维持细胞内离子稳态平衡,对叶绿体结构损伤和叶绿素降解具有一定的缓解作用;严蓓等^[29]发现,外源钙通过调控逆境下植株体内离子平衡,提高光合色素含量、调节气孔开张、维持PSPS II活性等,减轻了逆境对光合系统的破坏,本研究中,NaHCO₃胁迫下外源喷施Ca²⁺,在促进离子平衡的同时,提高了油菜幼苗叶绿素含量及 F_v/F_o 、 F_v/F_m 、净光合速率、气孔导度、蒸腾速率,与张浩等^[30]的研究结果一致,表明NaHCO₃胁迫下外源喷施Ca²⁺,在促进叶片离子平衡条件下,促进了油菜幼苗光合特性的提高。光合作用作为植物能量代谢的重要途径,对植物正常生长具有重要意义,可有效指示植物的抗逆性强弱,本研究中,NaHCO₃胁迫下光合特性的强弱与油菜幼苗株高与茎叶鲜质量的大小相对应,外源Ca²⁺的添加在促进幼苗光合特性提高的同时促进了幼苗的生长发育,表明外源钙可促进NaHCO₃胁迫下油菜幼苗的生长发育,其对耐盐型油菜华油杂62光合特性与生长的促进更为显著。

参考文献 References

- [1] MUNNS R, TESTER M. Mechanisms of salinity tolerance [J]. Annual review of plant biology, 2008, 59: 651-681.
- [2] RUAN C J, DA SILVA J A T, MOPPER S, et al. Halophyte improvement for a salinized world [J]. Critical reviews in plant sciences, 2010, 29(6): 329-359.
- [3] FLÖRKE M, BÄRLUND I, VAN VLIET M T, et al. Analysing trade-offs between SDGs related to water quality using salinity as a marker [J]. Current opinion in environmental sustainability, 2019, 36: 96-104.
- [4] YANG J Y, ZHENG W, TIAN Y, et al. Effects of various mixed salt-alkaline stresses on growth, photosynthesis, and photosynthetic pigment concentrations of *Medicago ruthenica* seedlings [J]. Photosynthetica, 2011, 49(2): 275-284.
- [5] YANG Y Q, GUO Y. Elucidating the molecular mechanisms mediating plant salt-stress responses [J]. New phytologist, 2018, 217(2): 523-539.
- [6] TANG X Q, ZHANG H L, SHABALA S, et al. Tissue tolerance mechanisms conferring salinity tolerance in a halophytic perennial species *Nitraria sibirica* Pall [J]. Tree physiology, 2021, 41(7): 1264-1277.
- [7] 冯国艺, 张谦, 祁虹, 等. 滨海地区不同棉花品种植株与光合性状及产量对盐碱胁迫的响应 [J]. 山西农业大学学报(自然科学版), 2018, 38(4): 23-29. FENG G Y, ZHANG Q, QI H, et al. Response of the yield, photosynthesis physiology and plant trait of the different breediness cotton to saline-alkali stress in coastal area [J]. Journal of Shanxi Agricultural University (natural science edition), 2018, 38(4): 23-29 (in Chinese with English abstract).
- [8] SHAH N, ANWAR S, XU J J, et al. The response of transgenic *Brassica* species to salt stress: a review [J]. Biotechnology letters, 2018, 40(8): 1159-1165.
- [9] WANG W C, ZHANG F H, SUN L P, et al. Alkaline salt inhibits seed germination and seedling growth of canola more than neutral salt [J/OL]. Frontiers in plant science, 2022, 13: 814755 [2022-11-14]. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.814755>.
- [10] SHABALA S, SHABALA L, VOLKENBURGH E V. Effect of calcium on root development and root ion fluxes in salinised barley seedlings [J]. Functional plant biology, 2003, 30(5): 507-514.
- [11] ROY P R, TAHJIB-UL-ARIF M, POLASH M A S, et al. Physiological mechanisms of exogenous calcium on alleviating salinity-induced stress in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Physiology and molecular biology of plants: an international journal of functional plant biology, 2019, 25(3): 611-624.
- [12] GUO Y, LIU Y, ZHANG Y, et al. Effects of exogenous calcium on adaptive growth, photosynthesis, ion homeostasis and phenolics of *Gleditsia sinensis* Lam. plants under salt stress [J/OL]. Agriculture, 2021, 11(10): 978 [2022-11-14]. <https://doi.org/10.3390/agriculture11100978>.
- [13] HUANG L Y, LI Z Z, PAN S B, et al. Ameliorating effects of exogenous calcium on the photosynthetic physiology of honey-suckle (*Lonicera japonica*) under salt stress [J]. Functional plant biology, 2019, 46(12): 1103-1113.
- [14] LUTTS S, KINET J M, BOUHARMONT J. NaCl-induced senescence in leaves of rice (*Oryza sativa* L.) cultivars differing in salinity resistance [J]. Annals of botany, 1996, 78(3): 389-398.
- [15] 李小方, 张志良. 植物生理学实验指导 [M]. 5版. 北京: 高等教育出版社, 2016. LI X F, ZHANG Z L. Experimental instruction of plant physiology [M]. 5th ed. Beijing: Higher Education Press, 2016 (in Chinese).

- [16] EL-BADRI A M, BATOOL M, IBRAHIM A, et al. Antioxidative and metabolic contribution to salinity stress responses in two rapeseed cultivars during the early seedling stage[J]. *Antioxidants*, 2021, 10(8): 1227 [2022-11-14]. <https://doi.org/10.3390/antiox10081227>.
- [17] WANG H, WU Z H, HAN J Y, et al. Comparison of ion balance and nitrogen metabolism in old and young leaves of alkali-stressed rice plants [J/OL]. *PLoS One*, 2012, 7(5): e37817 [2022-11-14]. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0037817>.
- [18] SUN J, DAI S X, WANG R G, et al. Calcium mediates root K^+/Na^+ homeostasis in poplar species differing in salt tolerance[J]. *Tree physiology*, 2009, 29(9): 1175-1186.
- [19] LANG T, DENG S R, ZHAO N, et al. Salt-sensitive signaling networks in the mediation of K^+/Na^+ homeostasis gene expression in *Glycyrrhiza uralensis* roots [J/OL]. *Frontiers in plant science*, 2017, 8: 1403 [2022-11-14]. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01403>.
- [20] 李雪, 王胜男, 程江珂. 干旱胁迫对植物体内钙离子含量和分布的影响研究进展[J]. *种业导刊*, 2019(12): 3-7. LI X, WANG S N, CHENG J K. Advance of effects of drought stress on content and distribution of Ca^{2+} in plants[J]. *Journal of seed industry guide*, 2019(12): 3-7 (in Chinese with English abstract).
- [21] DEMIDCHIK V, TESTER M. Sodium fluxes through nonselective cation channels in the plasma membrane of protoplasts from *Arabidopsis* roots [J]. *Plant physiology*, 2002, 128(2): 379-387.
- [22] TESTER M, DAVENPORT R. Na^+ tolerance and Na^+ transport in higher plants [J]. *Annals of botany*, 2003, 91(5): 503-527.
- [23] SHABALA S, DEMIDCHIK V, SHABALA L, et al. Extracellular Ca^{2+} ameliorates $NaCl$ -induced K^+ loss from *Arabidopsis* root and leaf cells by controlling plasma membrane K^+ -permeable channels[J]. *Plant physiology*, 2006, 141(4): 1653-1665.
- [24] 张潭, 唐达, 李思思, 等. 盐碱胁迫对枸杞幼苗生物量积累和光合作用的影响[J]. *西北植物学报*, 2017, 37(12): 2474-2482. ZHANG T, TANG D, LI S S, et al. Responses of growth and photosynthesis of *Lycium barbarum* L. seedling to salt-stress and alkali-stress[J]. *Acta botanica boreali-Occidentalia sinica*, 2017, 37(12): 2474-2482 (in Chinese with English abstract).
- [25] KALAJI H M, JAJOO A, OUKARROUM A, et al. Chlorophyll a fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions [J/OL]. *Acta physiologica plantarum*, 2016, 38(4): 102 [2022-11-14]. <https://doi.org/10.1007/s11738-016-2113-y>.
- [26] CHENG T L, CHEN J H, ZHANG J B, et al. Physiological and proteomic analyses of leaves from the halophyte *Tangut Nitraria* reveals diverse response pathways critical for high salinity tolerance [J/OL]. *Frontiers in plant science*, 2015, 6: 3 [2022-11-14]. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00030>.
- [27] 唐榕, 郭晨荔, 梁培鑫, 等. 油莎豆幼苗应对盐碱胁迫的光合生理响应机制[J]. *中国油料作物学报*, 2022, 44(3): 632-641. TANG R, GUO C L, LIANG P X, et al. Photosynthetic physiological response mechanism of *Cyperus esculentus* L. seedlings under saline alkali stress [J]. *Chinese journal of oil crop sciences*, 2022, 44(3): 632-641 (in Chinese with English abstract).
- [28] 李波, 邬婷婷, 方志坚, 等. 脱落酸对混合苏打盐碱胁迫苜蓿幼苗营养器官矿质元素含量的影响[J]. *草地学报*, 2019, 27(6): 1786-1792. LI B, WU T T, FANG Z J, et al. Effects of ABA on mineral elements in vegetative organs of alfalfa seedlings under mixed soda salt-alkaline stress [J]. *Acta Agrestia sinica*, 2019, 27(6): 1786-1792 (in Chinese with English abstract).
- [29] 严蓓, 孙锦, 束胜, 等. 外源钙对 $NaCl$ 胁迫下黄瓜幼苗叶片光合特性及碳水化合物代谢的影响[J]. *南京农业大学学报*, 2014, 37(1): 31-36. YAN B, SUN J, SHU S, et al. Effects of exogenous calcium on photosynthetic characteristics and carbohydrate metabolism in leaves of cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings under $NaCl$ stress [J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2014, 37(1): 31-36 (in Chinese with English abstract).
- [30] 张浩, 郑云普, 叶嘉, 等. 外源钙离子对盐胁迫玉米气孔特征、光合作用和生物量的影响[J]. *应用生态学报*, 2019, 30(3): 923-930. ZHANG H, ZHENG Y P, YE J, et al. Effects of exogenous Ca^{2+} on stomatal traits, photosynthesis, and biomass of maize seedlings under salt stress [J]. *Chinese journal of applied ecology*, 2019, 30(3): 923-930 (in Chinese with English abstract).

Effects of exogenous calcium on ion balance and photosynthetic characteristics in leaves of rapeseed seedlings under NaHCO_3 stress

CAO Xiaoqiang, WANG Weichao, YIN Fating, ZHANG Fenghua

College of Agronomy/Xinjiang Production and Construction Group Key Laboratory of Oasis Eco-Agriculture, Shihezi University, Shihezi 832003, China

Abstract The five-leaf stage rapeseed Huayouza 62 (salt-tolerant variety) and Xiangyou 15 (salt-sensitive variety) were used to study the response of ion balance and photosynthetic characteristics in leaves of rapeseed seedlings to exogenous Ca^{2+} under alkali stress and to deeply understand the mechanism of adding exogenous Ca^{2+} to alleviate alkaline stress in rapeseed seedlings. Under NaHCO_3 (100 mmol/L) stress, six CaCl_2 levels including CK, 0%, 0.25%, 0.5%, 1%, and 2% (denoted as CK, T1, T2, T3, T4, and T5) were set to obtain appropriate concentrations of spraying CaCl_2 and to study their effects on ion balance and photosynthetic characteristics in leaves of rapeseed seedling. The results showed that rapeseed seedlings stored more Na^+ in their leaves and accumulated more Ca^{2+} in their roots under NaHCO_3 stress. The imbalance of ions in Xiangyou 15 was more significant than that in Huayouza 62. When the concentration of CaCl_2 was 0.5%, the repair of plasma membrane damage under NaHCO_3 stress was most significant, which reduced the content of Na^+ and increased the content of K^+ and Ca^{2+} in the leaves of rapeseed seedlings. Except for the potential photochemical efficiency (F_v/F_o) and the maximum photochemical efficiency (F_v/F_m), the inhibition of NaHCO_3 stress on the photosynthetic characteristics of Xiangyou 15 was greater than that of Huayouza 62. Spraying 0.5% exogenous CaCl_2 promoted the expression of chlorophyll a, chlorophyll b, total chlorophyll, F_v/F_o , F_v/F_m , net photosynthetic rate, stomatal conductance, and transpiration rate in seedlings. It is indicated that foliar spraying of CaCl_2 can regulate ion balance and photosynthetic characteristics of rapeseed seedlings under alkaline stress, and its improvement is more significant for the salt-tolerant variety.

Keywords rapeseed seedlings; alkaline stress; foliar spraying of CaCl_2 ; ion accumulation; photosynthetic characteristics

(责任编辑:张志钰)