

研究报告 Original Papers

大白菜不同发育阶段耐盐性的长期观察

邱念伟^{1,2,*}, 刘倩^{1,*}, 王凤德², 赵娜¹, 孙凯月¹, 苗雪梅¹, 赵丽娟¹, 李玲玲¹, 高建伟^{2,**}¹曲阜师范大学生命科学学院, 山东曲阜273165; ²山东省农业科学院蔬菜花卉研究所, 山东省设施蔬菜生物学重点实验室, 国家蔬菜改良中心山东分中心, 济南250100

摘要: 为详细了解大白菜在不同发育阶段的耐盐能力, 对耐盐性较好的大白菜品种‘橘红65’进行盐处理(100~400 mmol·L⁻¹ NaCl)。实验结果显示, ‘橘红65’的种子虽然能够在300~400 mmol·L⁻¹ NaCl条件下萌发, 但发芽较慢, 难以生长。在对白菜幼苗进行盐处理的早期(7 d), ‘橘红65’幼苗也能耐受300~400 mmol·L⁻¹ NaCl, 不过长势较慢。盐处理中期, 300~400 mmol·L⁻¹ NaCl处理的植株叶片开始萎蔫黄化, 光合能力急剧下降, 生长停滞。盐处理2个月后, 300~400 mmol·L⁻¹ NaCl处理的植株全部死亡, 100~200 mmol·L⁻¹ NaCl处理的植株则可健康存活, 只是长势显著缓于对照。进入生殖生长期, ‘橘红65’在100 mmol·L⁻¹ NaCl条件下能正常结球、开花、结实; 200 mmol·L⁻¹ NaCl处理的植株能抽茎开花, 但不能结球, 且花朵败育、不能结实。光合能力下降是盐抑制白菜生长的重要原因, 盐处理早期‘橘红65’光合能力的迅速下降主要是由于气孔因素造成的, 光系统并没有受到明显破坏; 而长期高浓度盐处理后, Na⁺在叶片内积累过高, 导致光系统受到明显破坏, 叶片失去光合功能, 进而导致植物死亡。因此, ‘橘红65’虽能够在200 mmol·L⁻¹ NaCl条件下长期生长, 但只能在0~100 mmol·L⁻¹ NaCl条件下完成生活史。这些结果对于了解大白菜耐盐性和大白菜的盐碱地栽培具有一定的参考意义。

关键词: 白菜; 盐处理; 耐盐性; 生长; 发育; 生活史

Long-term Observation on Salt Tolerance of Chinese Cabbage at Different Development Stages

QIU Nian-Wei^{1,2,*}, LIU Qian^{1,*}, WANG Feng-De², ZHAO Na¹, SUN Kai-Yue¹, MIAO Xue-Mei¹, ZHAO Li-Juan¹, LI Ling-Ling¹, GAO Jian-Wei^{2,**}¹College of Life Science, Qufu Normal University, Qufu, Shandong 273165, China; ²Institute of Vegetables and Flowers, Shandong Key Laboratory of Greenhouse Vegetable Biology and Shandong Branch of National Vegetable Improvement Center, Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100, China

Abstract: To get the detailed information about salt tolerance of Chinese cabbage (*Brassica rapa* ssp. *pekinensis*) at different development stages, new Chinese cabbage cultivar ‘Juhong 65’ with better salt resistance was treated with 100–400 mmol·L⁻¹ NaCl continuously for over 6 months. The results show that the seeds of ‘Juhong 65’ germinated slowly, while the new buds were really hard to grow under 300–400 mmol·L⁻¹ NaCl. The seedlings could tolerate 400 mmol·L⁻¹ NaCl stress at the early stage of salt treatment, but grew more slowly than control seedlings. The leaves of the plants treated with 300–400 mmol·L⁻¹ NaCl started to get wilting and yellow at the middle stage of salt treatment (1 month) and their photosynthetic capacity dropped rapidly, leading to growth stagnancy. The plants treated with 300–400 mmol·L⁻¹ NaCl began to die after 2 months, while plants treated with 100–200 mmol·L⁻¹ NaCl survived healthily and grew slowly. During the procreation growth period, the plants treated with 100 mmol·L⁻¹ NaCl could form leafy head, blossom and fruit, and the plants treated with 200 mmol·L⁻¹ NaCl could blossom but could not form leafy head and fruit. The principal cause of the reduction in growth of Chinese cabbage is attributed to the decline of photosynthetic capacity under saline condition. The declined net photosynthetic rate in salt-treated leaves is mainly induced by stomatal factors at the early stage of

收稿 2015-07-01 修定 2015-09-29

资助 国家自然科学基金(31471884)和曲阜师范大学科技计划项目(xkj201404)。

致谢 山东师范大学王宝山教授帮助测定Na⁺含量, 并对本文的写作给予指导和修改。

* 共同第一作者。

** 通讯作者(E-mail: jianweigao3@qq.com; Tel: 18668957319)。

salt treatment, while their photosystems are not impaired. However, the photosystems of 300–400 mmol·L⁻¹ NaCl-treated leaves are severely damaged and lost photosynthetic abilities after 2-month treatment. The deaths of 300–400 mmol·L⁻¹ NaCl-treated plants are likely related to excessive concentration of Na⁺ in their bodies. The above results suggest that ‘Juhong 65’ can long live under 200 mmol·L⁻¹ NaCl, while ‘Juhong 65’ can finish its whole life only under 0–100 mmol·L⁻¹ NaCl. The results of this paper have a certain reference value for understanding salt tolerance and cultivation in saline soil of Chinese cabbage.

Key words: Chinese cabbage; salt treatment; salt tolerance; growth; development; life cycle

大白菜是我国分布最广、栽培面积最大、产量最高、最大众化的蔬菜品种之一,在我国居民生活中具有非常重要的地位,素有“百菜不如白菜”之说。由于白菜栽培期间需水量较大,故均种植在水肥充足的甜土中,其耐盐性研究较少。现有的国内文献主要研究了盐处理对大白菜发芽和幼苗生长的影响(杨俊红等2003;孙永林 2005;崔辉梅和陈曾 2006;马光 2010;杨飞等2014),但相关研究盐处理浓度较低(<200 mmol·L⁻¹ NaCl),且盐处理时间较短(<2周),测定的生理指标主要集中在种子萌发、幼苗生长、抗氧化酶、渗透调节等方面,从中虽然可以初步了解大白菜的耐盐性,但通过短期盐处理无法系统了解大白菜在不同盐渍条件下的整个生长发育过程,研究结果比较片面。另外,农业生产一般要求作物能够在盐渍条件下形成一定的经济产量并完成生活史,对幼苗进行短期的盐处理也不能获得有生产实践价值的信息。国外文献对白菜耐盐性研究的报道更少,主要集中在分子生物学方面(Zhang等2014;Saha等2015),且刚刚起步,也未取得有助于大白菜耐盐生产实践的结果。总之,在大白菜的耐盐能力、机制和盐碱地栽培方面仍缺乏基础性、系统性的研究。本文根据大白菜的栽培时间,在自然条件下模拟盐渍环境,对耐盐性较好大白菜新品种‘橘红65’从种子萌发至种子收获的整个生活周期进行长期盐处理,以获得系统而全面的大白菜耐盐信息,为大白菜的耐盐育种或盐碱地栽培提供参考。

材料与amp;方法

1 材料的培养和处理

选用山东省农业科学院蔬菜花卉研究所选育的耐盐性较好的优良白菜(*Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis*)新品种‘橘红65’为实验材料,挑选籽粒饱满的种子,于2013年8月25日播种在山东省农业科学院试验田(36°40'N 117°00'E)装有干净蛭石的花

盆内(直径30 cm,高度35 cm),花盆外套一个直径35 cm、高10 cm的水盆。花盆置于自然条件下培养,盐处理前浇灌1/2 Hoagland完全营养液。试验地海拔40 m,属于暖温带季风性大陆气候,当地年均气温14 °C,最低气温-11 °C。待幼苗长至4~5片叶片时,每盆保留1株大小一致的幼苗,进行盐处理。盐处理方法是含有NaCl的Hoagland完全营养液(pH值6.0)每天递增100 mmol·L⁻¹ NaCl,同天达到盐处理终浓度(100、200、300、400 mmol·L⁻¹ NaCl),防止盐激效应伤害白菜幼苗,以Hoagland营养液为对照,每个处理种植20盆。为保持培养介质中NaCl浓度恒定,每次浇灌量为花盆中蛭石持水量的2倍(约2 L),多余的溶液流入套盆中储存起来,每天在套盆中补充自来水,2~3 d更换一次盐溶液,更换盐溶液前将上一次套盆中的残留盐溶液倒掉;遇到阴雨天气,雨后立即更换盐溶液。11月底将部分白菜收获,测定盐处理对白菜产量的影响;剩余的白菜转移到温室越冬,培养至开花、结果,直至死亡。根据盐处理时间长短,分为盐处理早期(7 d)、中期(1个月)和长期(≥2个月)三个时期。长期盐处理又分为结球末期(2个月)、抽薹期(≥4个月)、开花期(≥5个月)、结籽期(≥6个月)等4个时期。详细观察白菜在不同盐处理条件下的生长发育状况。

2 测定方法

2.1 种子萌芽试验

种子萌芽试验盐浓度分别设置为0、100、200、300、400 mmol·L⁻¹ NaCl,用蒸馏水配制盐溶液。在直径为15 cm的培养皿中平铺2张滤纸,加入盐溶液30 mL,使滤纸完全湿润;随机选取100粒白菜种子均匀撒播在滤纸上,称量培养皿的总质量,记录在培养皿上,盖上培养皿盖,置于22 °C的恒温箱中催芽。每天补充蒸馏水至记录的总质量,以保持盐浓度恒定和滤纸湿润。以胚根突破种皮0.5 cm为发芽标准,每天记录发芽数,至不再有新发芽

的种子为止, 计算种子的发芽势、发芽率、发芽指数和活力指数, 每个处理做5个重复。

发芽率=发芽9 d全部正常发芽的种子数/供试种子数×100%

发芽势=发芽3 d正常的发芽种子数/供试种子数×100%

发芽指数(GI)= $\sum(G_i/D_i)$ = \sum (当天发芽数/相应的发芽日数)

活力指数(VI)=GI×S= G_i/D_i ×S, 式中S为发芽9 d白菜整株鲜重平均值。

2.2 地上部鲜重、开花时间、花期株高和种子百粒重的测定

在白菜盐处理早期、中期和结球末期分别收获地上部(去掉黄化死亡枯叶), 用电子天平称量鲜重。白菜开花时间以白菜种植当天至第二年第一朵花开日的天数计算; 开花期白菜植株达到最高时以茎基部至自然状态最高处的长度为株高。对白菜进行人工授粉, 结实干燥后, 用分析天平称量种子的百粒重。上述指标每个处理做5个重复。

2.3 叶绿素的提取与含量测定

叶绿素的提取与含量测定参照舒展等(2010)的方法, 用80%的丙酮浸泡提取白菜最大功能叶片叶绿素, 每个处理做5个重复。

2.4 PSII最大光化学效率(F_v/F_m)的测定

晚上21:00左右, 在白菜经过充分暗适应后, 用植物效率分析仪(Handy PEA; Hansatech Instrument Ltd., UK)野外活体测定白菜叶片的光系统II (Photosystem II, PSII)的最大光化学效率(F_v/F_m), 测定光源波长为650 nm的红光, 光强为3 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的饱和光, 荧光信号的记录时程为2 s; 每个处理做20个重复。

2.5 光合参数的测定

选择晴朗无云的天气, 用英国PP system公司生产的Ciras-2型光合测定系统测定大白菜的净光合速率(net photosynthetic rate, P_n)和气孔导度(stomatal conductance, G_s), 测定条件: CO_2 浓度380 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 、湿度30%~40%, 光照1 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 温度20~25 °C; 每个处理测定5个重复。

2.6 叶片 Na^+ 含量的测定

将白菜最大功能叶片烘干、称重。然后取0.1 g干重的叶片用马弗炉500 °C充分灰化, 用数滴浓硝酸溶解, 然后蒸馏水稀释定容至合适的浓度。用火焰光度计(Flame photometer M410, Sherwood, UK)测定 Na^+ 含量。叶片中 Na^+ 含量用 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ (FW)表示。每个处理做5个重复。

2.7 统计分析

不同处理间数据的差异显著性用统计分析软件SPSS 17.0进行方差分析和Duncan检验, 数据上标有不同小写英文字母的表示差异达到显著水平($P<0.05$)。

实验结果

1 盐处理对大白菜种子萌发的影响

种子的萌发是农业生产的第一个关键环节, 盐渍条件下白菜的发芽能力是其能否在盐碱地中栽培的重要指标。表1结果显示, 随着盐处理浓度的增加, ‘橘红65’大白菜的发芽率、发芽势、发芽指数和活力指数均迅速下降, 其中300和400 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl条件下发芽率分别下降至对照的45.5%和3.8%, 而发芽势均降为0, 说明在高盐浓度下, ‘橘红65’的种子不能快速萌发; 发芽指数和活力指数也证明在这2种高盐浓度下‘橘红65’的种子萌发速度较慢, 生长几乎停滞。因此‘橘红65’在小

表1 盐处理对‘橘红65’种子萌发参数的影响

Table 1 The effect of salt treatment on germination indices of ‘Juhong 65’ cabbage

NaCl浓度/ $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$	发芽率/%	发芽势/%	发芽指数	活力指数
0	96.0±1.6 ^a	86.0±1.6 ^a	72.8±2.0 ^a	2.709±0.224 ^a
100	94.0±2.8 ^a	51.5±8.5 ^b	52.6±4.4 ^b	2.209±0.356 ^b
200	78.0±3.3 ^b	9.0±3.8 ^c	33.7±1.3 ^c	1.310±0.085 ^c
300	45.5±5.0 ^c	0.0±0.0 ^d	11.4±2.8 ^d	0.180±0.054 ^d
400	3.8±1.6 ^d	0.0±0.0 ^d	0.4±0.2 ^e	0.002±0.001 ^e

同列不同小写字母表示在0.05水平上差异显著, 下表同。

于等于200 mmol·L⁻¹ NaCl浓度下播种,才能正常萌发和生长。

2 盐处理对大白菜生长的影响

大白菜地上部是其经济产量的主要部位,盐处理不同时间对地上部鲜重的影响不同。表2结果显示,盐处理早期(7 d),不同盐浓度间地上部生物量就呈现出显著差异,100、200、300和400 mmol·L⁻¹ NaCl处理植株的地上部鲜重分别为对照的86.8%、76.5%、66.2%和61.8%,但叶片均保持绿色。盐处理中期时,‘橘红65’的植株长势更为缓慢,100、200、300和400 mmol·L⁻¹ NaCl处理的植株地上部鲜重分别降低至对照的64.0%、40.8%、21.1%和20.5%,虽能够不断长出新叶,但部分老叶黄化枯萎;其中300、400 mmol·L⁻¹ NaCl处理植株的叶片开始萎蔫,叶缘黄化。而在盐处理2个月后的结球末期,300、400 mmol·L⁻¹ NaCl处理的植株整株黄化,根系腐烂,已经死亡或濒临死亡。因此短期盐处理并不能充分了解白菜的耐盐性,长期盐处理结果表明‘橘红65’的营养生长期只能耐受200 mmol·L⁻¹ NaCl及以下浓度。

表2 盐处理对‘橘红65’大白菜地上部鲜重的影响

Table 2 The effect of salt treatment on aboveground fresh weight of ‘Juhong 65’ cabbage

NaCl浓度/mmol·L ⁻¹	地上部鲜重/g·株 ⁻¹		
	早期	中期	结球末期
0	6.8±0.2 ^a	33.6±5.7 ^a	717.0±89.6 ^a
100	5.9±0.3 ^b	21.5±4.0 ^b	377.6±66.6 ^b
200	5.2±0.4 ^c	13.7±3.4 ^c	187.7±1.3 ^c
300	4.5±0.4 ^d	7.1±0.5 ^d	2.0±0.4 ^d
400	4.2±0.2 ^d	6.9±0.8 ^d	1.3±0.3 ^c

3 盐处理对大白菜叶片叶绿素含量的影响

叶片的叶绿素含量常被用来作为观察植物健康状况的指标,盐处理不同时间发现,‘橘红65’大白菜叶片的叶绿素含量变化也呈现出不同的规律性(表3)。盐处理早期,随着盐处理浓度的增加,叶片叶绿素含量逐渐升高。盐处理中期,虽然各处理浓度下白菜叶片的叶绿素含量比早期有所增大,但300、400 mmol·L⁻¹ NaCl处理植株的叶片叶缘开始发黄,叶绿素含量显著低于100、200 mmol·L⁻¹ NaCl。结球末期时,0~200 mmol·L⁻¹ NaCl处理的

表3 盐处理对‘橘红65’叶片叶绿素含量的影响

Table 3 The effect of salt treatment on chlorophyll content of ‘Juhong 65’ leaves

NaCl浓度/mmol·L ⁻¹	叶绿素含量/mg·dm ⁻²		
	早期	中期	结球末期
0	3.13±0.22 ^b	3.96±0.25 ^c	5.78±0.54 ^b
100	3.47±0.41 ^a	5.20±0.44 ^b	7.17±0.68 ^a
200	3.83±0.51 ^a	6.66±0.67 ^a	6.95±0.63 ^a
300	3.97±0.33 ^a	4.41±0.51 ^c	0.48±0.40 ^c
400	4.02±0.32 ^a	4.23±0.50 ^c	0.37±0.27 ^c

‘橘红65’功能叶片更加浓绿,而300、400 mmol·L⁻¹ NaCl处理的‘橘红65’植株已经全部枯黄,部分植株死亡。

4 盐处理对大白菜叶片光合特性的影响

4.1 盐处理对大白菜叶片光合速率和气孔导度的影响

光合作用是作物产量的物质基础,但作物在盐渍条件下往往光合能力下降。图1-A结果显示,即使盐处理7 d也会导致‘橘红65’大白菜叶片的光合速率显著下降,100、200、300和400 mmol·L⁻¹ NaCl处理的叶片净光合速率分别为对照的87.8%、78.8%、38.0%和27.3%。盐处理中期,对照和100 mmol·L⁻¹ NaCl处理植株的功能叶片光合能力比盐处作物理早期相应增大,这可能是叶片逐渐发育成熟的结果;300和400 mmol·L⁻¹ NaCl处理的植株叶片光合速率则比盐处理早期明显减小,仅分别为2.26和1.98 μmol(CO₂)·m⁻²·s⁻¹。盐处理2个月后,300、400 mmol·L⁻¹ NaCl处理的植株叶片黄化枯萎,已不具备光合功能。盐处理后叶片气孔导度的变化规律与光合速率类似,说明气孔限制是盐抑制植物光合能力的重要原因之一。

4.2 盐处理对大白菜叶片PSII最大光化学效率的影响

PSII对各种逆境都较为敏感,其最大光化学效率可以用来检测植物光系统是否受到逆境破坏(Stirbet和Govindjee 2011)。图2结果显示,盐处理早期不同盐浓度处理的‘橘红65’大白菜叶片的 F_v/F_m 均在0.850左右,说明短期盐处理时PSII结构和功能较为稳定。盐处理中期,100、200 mmol·L⁻¹ NaCl处理植株叶片的 F_v/F_m 仍维持在正常水平,而300、400 mmol·L⁻¹ NaCl处理叶片的 F_v/F_m 已显著

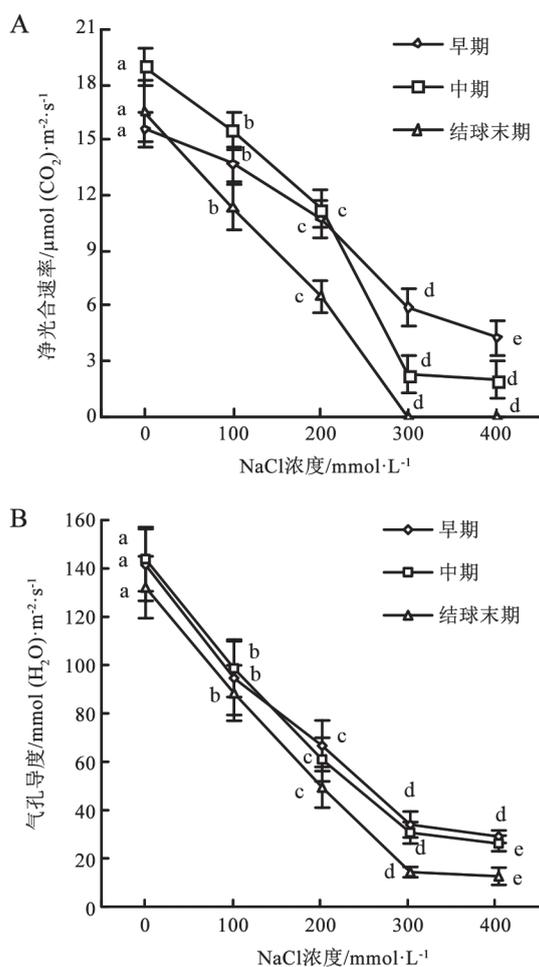


图1 盐处理对‘橘红65’叶片光合参数的影响
Fig.1 The effect of salt treatment on photosynthetic parameters of ‘Juhong 65’ leaves
同一生育期不同盐处理之间不同小写字母表示在0.05水平上差异显著, 下图同。

下降至0.800左右。结球末期变化规律与中期类似, 但300、400 mmol·L⁻¹ NaCl处理叶片的 F_v/F_m 已显著下降至0.300以下, 说明此时PSII已经受到严重破坏。

5 盐处理不同时间大白菜叶片Na⁺含量的变化

盐处理后, 盐分会随着蒸腾流进入植物体。图3结果显示, 随着盐处理浓度的升高, ‘橘红65’大

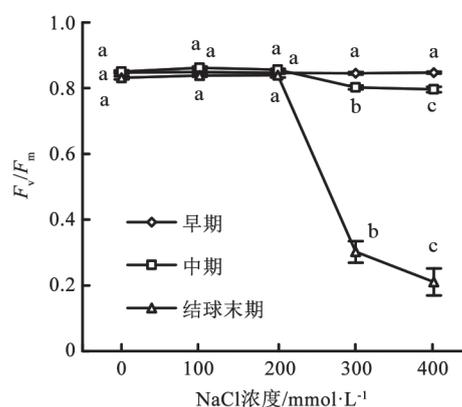


图2 盐处理对‘橘红65’叶片PSII最大光化学效率的影响
Fig.2 The effect of salt treatment on maximal photochemical efficiency of PSII (F_v/F_m) of ‘Juhong 65’ leaves

白菜叶片的Na⁺含量急剧增大; 相同盐浓度下, 随着盐处理时间的延长, 叶片中的Na⁺含量也显著升高。盐处理2个月后, 在濒临死亡的300和400 mmol·L⁻¹ NaCl处理的植株叶片中, Na⁺含量高达17.34和17.76 mg·g⁻¹ (FW), 口感极咸且辛辣。细胞内盐浓度过高可能是白菜黄化死亡的重要原因。

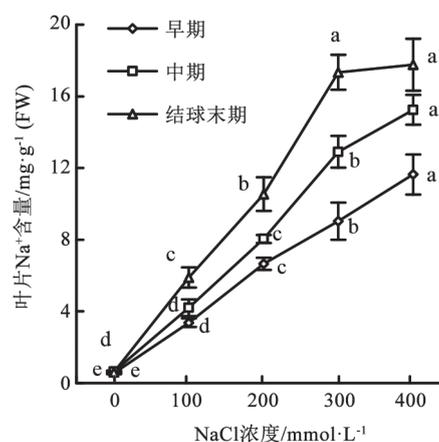


图3 盐处理后‘橘红65’叶片Na⁺含量的变化
Fig.3 Change in Na⁺ content of ‘Juhong 65’ leaves after salt treatment

表4 盐处理对‘橘红65’生殖生长的影响

Table 4 The effect of salt treatment on reproductive growth of ‘Juhong 65’ cabbage

NaCl浓度/mm ^{ol} ·L ⁻¹	结球形态	开花时间/d	花期株高/cm	果荚形态	百粒重/g
0	正常结球	123±4 ^c	75.3±4.1 ^a	较长、种子多	0.397±0.013 ^a
100	结球较小	164±5 ^b	52.0±4.4 ^b	较短、种子少	0.401±0.011 ^a
200	不能结球	178±7 ^a	27.7±3.8 ^c	败育死亡	—

6 盐处理对大白菜生殖生长的影响

盐处理2个月后,仅0、100、200 mmol·L⁻¹ NaCl处理的‘橘红65’大白菜存活且保持健壮。其中100 mmol·L⁻¹ NaCl处理的植株能够结球,但结球较小,且比较松散;200 mmol·L⁻¹ NaCl处理的植株不能结球,叶片散开呈乌塌菜(*Brassica campestris* L. ssp. *chinensis*)状。种植4个月后,对照植株开始抽薹并很快开花;100 mmol·L⁻¹ NaCl处理的植株开花比对照延迟达40 d,授粉后可结荚;200 mmol·L⁻¹ NaCl处理的植株开花延迟近2个月,开花后花瓣很快脱落,花朵败育,不能结实。100 mmol·L⁻¹ NaCl处理的‘橘红65’结荚少,果荚较短,但种子质量与对照差异不显著(表4)。因此‘橘红65’在100 mmol·L⁻¹ NaCl浓度下可以完成生活史。

讨 论

在农作物的耐盐性研究中,常以幼苗为实验对象,进行短期的盐处理,以快速获得作物的耐盐信息。但农业生产是一个长期的过程,短期盐处理并不能系统反映作物各个生长发育阶段的耐盐性,对农业生产往往不具实际指导作用。本文对大白菜新品种‘橘红65’进行了长期盐处理,系统观察了不同盐浓度对其种子萌发、幼苗生长、光合功能、经济产量、开花结果等整个生活史的影响,获得了许多有实践价值的结果。在种子发芽期,‘橘红65’的种子虽然能够在300~400 mmol·L⁻¹ NaCl条件下萌发,但发芽指数和活力指数极小,所以高盐浓度下‘橘红65’的种子发芽速度较慢,幼芽不能正常生长,只能播种在≤200 mmol·L⁻¹ NaCl浓度的土壤中才能长成幼苗(表1)。这一规律与其他品种大白菜盐处理发芽实验结果一致(崔辉梅和陈曾2006;马光2010;杨飞等2014),只是马光测定的‘北京新3号’白菜在300~400 mmol·L⁻¹ NaCl条件下的萌发率略高,可能与实验所用的白菜品种不同有关。因此在较高含盐量的盐碱地种植大白菜需要灌溉淡水压盐才能保证白菜种子萌发和幼苗生长。在幼苗期,如果只进行短期盐处理(7 d),‘橘红65’即使在400 mmol·L⁻¹ NaCl条件下也未表现出明显的受害特征,叶片仍保持绿色,只是光合能力快速显著下降(图1),其 F_v/F_m 也仍然保持正常值(图2)。但盐处理1个月后,300~400 mmol·L⁻¹ NaCl处理的植株开始萎蔫黄化;盐处理2个月时,根系已

经腐烂,叶片完全黄化或者死亡。‘橘红65’虽能长期耐受200 mmol·L⁻¹ NaCl处理,但不能结球,不能产生有效的经济产量。进入生殖生长期,100和200条件下植株均能抽薹开花,但只有100 mmol·L⁻¹ NaCl条件下可以结实。与对照相比,100 mmol·L⁻¹ NaCl处理的白菜开花晚,植株较矮、花枝少、结荚小、种子数量少。近年来研究却发现,白菜开花期喷施1%~2% (m/V) NaCl后授粉,可显著提高授粉指数和白菜结实率(侯瑞贤等2013)。所以,盐处理的时期、时间和方式不同,得到的结果都是有差异的。综上所述,在盐渍条件下生长的大白菜各生长发育阶段都会受到影响,耐盐性也不断发生变化,短期盐处理并不能全面反映大白菜的耐盐性。与白菜亲缘关系较近且同属于芸薹属的油菜耐盐性研究相对较多,油菜在盐碱土中的长期栽培研究也得出类似的结论:油菜只能在轻中度盐碱地中栽培。但该文献主要关注油菜生长后期农艺性状和产量(刘海燕等2010;崔世友等2015),对油菜在盐碱土中的适应过程和耐盐机制研究不足。

随着盐处理浓度的增大,‘橘红65’大白菜的光合能力剧烈下降,且处理时间越长,净光合速率越小(图1-A),这可能是盐处理抑制白菜生长的重要原因。在盐处理早期(7 d),叶片的净光合速率与气孔导度呈正比例下降,300~400 mmol·L⁻¹ NaCl处理的植株叶片的 F_v/F_m 均未出现明显下降(图2)、叶绿素含量甚至还有所上升(表3)。因此,早期盐处理抑制光合作用主要与气孔因素有关(Lawson和Blatt 2014)。但盐处理中后期,300~400 mmol·L⁻¹ NaCl处理植株的叶片开始萎蔫黄化, F_v/F_m 迅速下降,逐渐失去光合功能。这种盐胁迫伤害则可能与叶片中Na⁺积累过多有关(图3)。盐分一般先积累于老叶,所以老叶先萎蔫发黄,等盐浓度积累到一定极限浓度后叶片就会枯萎死亡,进而整株死亡(Munns和Tester 2008; Purty等2008)。

在盐处理早期,400 mmol·L⁻¹ NaCl处理叶片的Na⁺含量高达11.6 mg·g⁻¹ (FW),但叶片还没有表现出受害症状;而在盐处理中期(1个月)时,Na⁺含量大于12.0 mg·g⁻¹ (FW)的叶片均开始萎蔫发黄;在盐处理2个月后,黄化死亡的叶片中盐浓度可高达17 mg·g⁻¹ (FW)。说明‘橘红65’的叶片耐受的最大的Na⁺积累量约为12.0 mg·g⁻¹ (FW),这一Na⁺浓度已经达到了一些真盐生植物如碱蓬在400 mmol·L⁻¹

NaCl条件下的Na⁺积累水平(Qiu等2007)。由于无论盐生植物还是甜土植物, 细胞质中酶均对Na⁺敏感, 包括光系统(Zhang和Xing 2008; 邱念伟等2013), 所以大白菜吸收的盐分应主要积累到液泡或者细胞壁中, 说明该白菜品种具有很强的离子区域化能力, 这种Na⁺区域化能力是所有盐生植物和耐盐甜土植物的共同特征(邱念伟等2001; Munns和Tester 2008)。但是‘橘红65’白菜不能像盐生植物那样通过快速生长稀释和降低叶片中Na⁺浓度(Qiu等2007), 而是盐分越积越多, 生长越来越慢, 最终因Na⁺积累过多中毒死亡。这一现象也是盐生植物与耐盐甜土植物耐盐方式的重要区别。‘橘红65’能够在100 mmol·L⁻¹ NaCl生长发育, 并能完成生活史, 在耐盐性分类上应属于比较耐盐的甜土植物。

参考文献

- 崔辉梅, 陈曾(2006). 盐胁迫对白菜种子萌发和幼苗生长的影响. 安徽农业科学, 34 (18): 4680~4682
- 崔世友, 张蛟蛟, 张树龙(2015). 甘蓝型油菜品种(系)滩涂实地耐盐性鉴定与筛选. 农学学报, 5 (4): 27~30
- 侯瑞贤, 李晓锋, 朱红芳, 朱玉英, 王华(2013). 不同NaCl浓度处理对不结球白菜结实能力的影响. 上海农业学报, 29 (6): 81~84
- 刘海燕, 隆小华, 刘兆普(2010). 比较研究苏北沿海滩涂盐土上不同油菜品种生物学特征和产量构成. 土壤, 42 (6): 983~986
- 马光(2010). 外源一氧化氮对盐胁迫下白菜种子萌发和幼苗抗盐性的影响. 北方园艺, (20): 59~61
- 邱念伟, 杨翠翠, 付文诚, 胡胜, 周峰(2013). 高盐和高温胁迫下外源脯氨酸对PSII颗粒的保护作用. 植物生理学报, 49 (6): 586~590
- 邱念伟, 杨洪兵, 王宝山(2001). Na⁺/H⁺逆向转运蛋白及其与植物耐盐性的关系. 植物生理学通讯, 37 (3): 260~264
- 舒展, 张晓素, 陈娟, 陈根云, 许大全(2010). 叶绿素含量测定的简化. 植物生理学通讯, 46 (4): 399~402
- 孙永林(2005). 盐胁迫对白菜幼苗逆境指标及蛋白激酶活性的影响. 襄樊学院学报, 26 (2): 52~54
- 杨飞, 郭海波, 吴菊, 严中琪(2014). NaCl胁迫对白菜种子萌发及幼苗生长的影响. 北方园艺, (1): 26~29
- 杨俊红, 郭锦棠, 江莎, 段增宾(2003). 微波处理对白菜种子萌发特性及其耐盐性的影响. 微波学报, 19 (3): 83~86
- Lawson T, Blatt MR (2014). Stomatal size, speed, and responsiveness impact on photosynthesis and water use efficiency. Plant Physiol, 164 (4): 1556~1570
- Munns R, Tester M (2008). Mechanisms of salinity tolerance. Annu Rev Plant Biol, 59: 651~681
- Purty RS, Kumar G, Singla-Pareek SL, Pareek A (2008). Towards salinity tolerance in *Brassica*: an overview. Physiol Mol Biol Plants, 14 (1-2): 39~49
- Qiu N, Chen M, Guo J, Bao H, Ma X, Wang B (2007). Coordinate up-regulation of V-H⁺-ATPase and vacuolar Na⁺/H⁺ antiporter as a response to NaCl treatment in a C₃ halophyte *Suaeda salsa*. Plant Sci, 172 (6): 1218~1225
- Saha G, Park JI, Jung HJ, Ahmed NU, Kayum MA, Chung MY, Hur Y, Cho YG, Watanabe M, Nou IS (2015). Genome-wide identification and characterization of MADS-box family genes related to organ development and stress resistance in *Brassica rapa*. BMC Genomics, 16 (1): 178~198
- Stirbet A, Govindjee (2011). On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll *a* fluorescence induction) and Photosystem II: basics and applications of the OJIP fluorescence transient. J Photoch Photobio B, 104 (1): 236~257
- Zhang L, Xing D (2008). Rapid determination of the damage to photosynthesis caused by salt and osmotic stresses using delayed fluorescence of chloroplasts. Photoch Photobio Sci, 7 (3): 352~360
- Zhang X, Lu G, Long W, Zou X, Li F, Nishio T (2014). Recent progress in drought and salt tolerance studies in *Brassica* crops. Breed Sci, 64 (1): 60~73