

盐胁迫下菊芋根系脱落酸对钠离子转运和光系统Ⅱ的影响

边甜甜^{1,2} 颜 坤² 韩广轩² 安孟鑫³ 杨润亚^{1*}

(¹鲁东大学生命科学学院, 山东烟台 264025; ²中国科学院烟台海岸带研究所, 中国科学院海岸带环境过程与生态修复重点实验室, 山东烟台 264003; ³鲁东大学农学院, 山东烟台 264025)

摘 要 通过根系施加脱落酸(ABA)合成抑制剂钨酸钠,研究盐胁迫(150 mmol·L⁻¹ NaCl)下菊芋根系 ABA 信号对根系 Na⁺转运、叶片 Na⁺积累和光系统Ⅱ(PSⅡ)的影响。结果表明:钨酸钠抑制盐胁迫下根系 ABA 合成,降低根系 Na⁺外排,提高根系 Na⁺向叶片的转运系数。盐胁迫增加叶片 Na⁺含量,没有影响叶片膜脂过氧化、PSⅡ反应中心蛋白合成和 PSⅡ最大光化学效率(F_v/F_m)。根系 ABA 合成受抑制,显著增加盐胁迫下叶片 Na⁺积累,加剧叶片膜脂过氧化,损伤 PSⅡ反应中心蛋白,显著降低 F_v/F_m ,诱发 PSⅡ光抑制。总之,盐胁迫下菊芋根系 ABA 信号诱导根系 Na⁺外排,抑制 Na⁺向地上部转运,有利于减少叶片 Na⁺积累,防御 PSⅡ氧化损伤。

关键词 非损伤微测; 光系统Ⅱ; 钨酸钠; 氧化胁迫

Effects of root abscisic acid on Na⁺ transport and photosystem Ⅱ in *Helianthus tuberosus* under salt stress. BIAN Tian-tian^{1,2}, YAN Kun², HAN Guang-xuan², AN Meng-xin³, YANG Run-ya^{1*} (¹*School of Life Sciences, Ludong University, Yantai 264025, Shandong, China*; ²*CAS Key Laboratory of Coastal Environmental Processes and Ecological Remediation, Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences (CAS), Yantai 264003, Shandong, China*; ³*School of Agriculture, Ludong University, Yantai 264025, Shandong, China*).

Abstract: The effects of root abscisic acid (ABA) signal on Na⁺ transport and photosystem Ⅱ (PSⅡ) in Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus*) under salt stress (150 mmol·L⁻¹ NaCl) were examined by applying ABA synthesis inhibitor sodium tungstate to roots. Sodium tungstate inhibited ABA synthesis in roots, reduced root Na⁺ efflux, and increased the efficiency of Na⁺ transport from roots to leaves under salt stress. Salt stress increased leaf Na⁺ content and did not affect leaf membrane lipid peroxidation, PSⅡ reaction center protein and PSⅡ maximum photochemical efficiency (F_v/F_m). The inhibition on root ABA synthesis significantly increased leaf Na⁺ accumulation, aggravated leaf membrane lipid peroxidation, impaired PSⅡ reaction center protein, decreased F_v/F_m , and induced PSⅡ photoinhibition. In conclusion, root ABA signal was beneficial to reducing leaf Na⁺ accumulation and preventing PSⅡ oxidative damage by inducing root Na⁺ efflux and inhibiting Na⁺ transport to the aerial part in *H. tuberosus* under salt stress.

Key words: non-invasive micro-test; photosystem Ⅱ; sodium tungstate; oxidative stress.

土壤盐渍化是抑制作物生长和产量形成的环境胁迫因素。盐胁迫通过渗透胁迫和离子毒害作用扰乱植物生理代谢,加速活性氧生成,诱发氧化胁迫,

损伤细胞内膜脂、蛋白质等生物大分子^[1-2]。盐胁迫下,Na⁺作为主要的毒害离子比渗透胁迫更容易造成植物不可逆的伤害,植物可以通过调控 Na⁺转移和分布防御离子毒害^[3],这也是适应盐胁迫的关键防御机制。

不同于碱蓬(*Suaeda glauca*)等肉质化盐生植物和柽柳(*Tamarix chinensis*)等泌盐植物,拒盐植物通过抑制根系 Na⁺吸收,阻碍 Na⁺向地上部运输,减少

本文由中国科学院重点部署项目(KFZD-SW-112)和山东省自然科学基金项目(ZR2017QC005)资助 This work was supported by the Key Deployment Project of Chinese Academy of Sciences (KFZD-SW-112) and the Natural Science Foundation of Shandong Province (ZR2017QC005).
2019-08-11 Received, 2019-12-05 Accepted.
*通讯作者 Corresponding author. E-mail: yry74@163.com

叶片 Na^+ 积累, 从而减轻对光合机构和光合作用的毒害作用, 适应盐胁迫^[4]。 Na^+ 以自由扩散的方式通过细胞膜的非选择性离子通道进入根细胞, 根细胞膜上分布有 Na^+/H^+ 反向转运体, 消耗能量将 Na^+ 主动排出体外。研究证实, 盐胁迫能够促进拒盐植物根系 Na^+ 外排, 耐盐植物品种比盐敏感品种具有更高的根系 Na^+ 外排能力, 还能更有效地阻碍 Na^+ 向地上部运输, 保证叶片积累较少的 Na^+ , 维持较高的光合性能^[5-7]。

脱落酸 (ABA) 是一种植物响应逆境胁迫的重要激素, 能够敏锐地感知外部胁迫信号, 并诱导植株的抗逆生理响应。盐胁迫下 ABA 信号能够通过调节叶片气孔开度, 抑制蒸腾作用, 减少水分散失, 还参与诱导抗氧化活性以及渗透调节物质合成^[8-9]。研究报道, 盐胁迫下根细胞钙离子、过氧化氢和一氧化氮作为信号物质参与调控根系 Na^+ 外排^[10-11]。但是, 盐胁迫下 ABA 信号在调控植物根系 Na^+ 外排和向地上部转运中的作用仍不明确。

菊芋 (*Helianthus tuberosus*) 又名洋姜, 其地下块茎富含多糖, 广泛应用于功能性食品、药物和保健品的生产。菊芋具有一定的耐盐能力, 可用于滨海边际土地的开发利用。研究表明, 盐胁迫可导致菊芋叶片光合作用的气孔限制, 氧化损伤, 叶绿素损失和 ABA 积累^[12-14]。目前, 仍不清楚盐胁迫下菊芋根系的 ABA 信号是否参与调控 Na^+ 转运, 以及防御 Na^+ 对光合作用毒害的作用机理。本研究在菊芋根部施用 ABA 合成的专一性抑制剂, 分析盐胁迫对菊芋根系 Na^+ 外排、 Na^+ 向叶片的转运系数以及 PS II 的影响, 揭示菊芋根系 ABA 信号防御离子毒害的作用, 为在盐碱地种植菊芋提供科学参考。

1 材料与方法

1.1 材料培养与处理

将菊芋块茎种植在装有细沙的有孔塑料盆 (外径 10 cm, 高 13.5 cm) 中, 底端垫塑料托盘, 于人工气候室中培养。昼/夜温度和湿度分别为 25 °C/18 °C 和 70%, 光暗周期为 12 h/12 h, 光强为 400 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。块茎发芽后, 每天用 Hoagland 营养液 (pH 5.7) 浇灌。生长一个月后, 选择健康且长势一致的苗子分为 4 组, 每组 5 个重复植株: 未经钨酸钠预处理且不进行盐胁迫的植株 (CK)、经钨酸钠预处理后不进行盐胁迫的植株、未经钨酸钠预处理但进行盐胁迫 (150 mmol $\cdot \text{L}^{-1}$ NaCl) 的植株、经钨酸钠预处理且进行盐胁迫 (150 mmol $\cdot \text{L}^{-1}$ NaCl) 的植

株。盐处理前 1 d, 将 ABA 合成的专一性抑制剂钨酸钠 (1 mmol $\cdot \text{L}^{-1}$) 加入营养液后浇灌植株。营养液中加入 NaCl 用于盐处理, 每天递增 50 mmol $\cdot \text{L}^{-1}$ 到达处理浓度 (150 mmol $\cdot \text{L}^{-1}$) 后, 再持续处理 4 d。每天更换一次溶液, 更换溶液之前, 用营养液充分淋洗基质, 避免盆内盐分累积。选取最新全展的叶片用于各项生理指标测定。

1.2 测定菊芋叶、根 Na^+ 的含量以及 Na^+ 向叶片的转运系数

将 25 mL 去离子水加到含有 0.1 g 干样的带塞试管中, 煮沸 2 h, 冷却后过滤到 50 mL 的塑料瓶中, 滤液用去离子水稀释 50 倍, 用原子吸收分光光度计 (TAS-990, 北京) 测定 Na^+ 含量, 并计算根系 Na^+ 向叶片的转运系数 = (整株叶片重量 \times 叶片 Na^+ 含量) / (根系重量 \times 根系 Na^+ 含量)^[6]。

1.3 MDA、 H_2O_2 和 ABA 含量的测定

将 0.5 g 新鲜叶片在液氮下研磨, 并于 5 mL 0.1% 三氯乙酸 (TCA) 中匀浆, 离心 (12000 r $\cdot \text{min}^{-1}$, 10 min) 留上清液。将 0.5 mL 上清液、0.5 mL 磷酸钾缓冲液 (10 mmol $\cdot \text{L}^{-1}$, pH 7.0) 和 1 mL KI (1 mmol $\cdot \text{L}^{-1}$) 混合, 测定 390 nm 的吸光度, 计算 H_2O_2 含量^[15]。通过硫代巴比妥酸显色法测定丙二醛 (MDA) 含量, 反映脂质过氧化程度^[16]。

参照 Lopez-Carbonell 等^[17] 的方法, 将 0.5 g 根在液氮下研磨, 随后在 3 mL 含有 0.1% 乙酸的 80% 甲醇中匀浆, 离心 (12000 r $\cdot \text{min}^{-1}$, 10 min, 4 °C) 留上清液, 上清液用 0.45 μm 聚四氟乙烯膜过滤, 将 10 μL 滤液注入高效液相色谱-质谱联用仪 (Thermo, Waltham, MA, USA) 中。色谱柱为 Hypersil C18 柱 (4.6 mm \times 150 mm; 粒径, 5.0 μm), 流动相为含 0.1% 乙酸 (HCO_2H) 的水 (A) 和含 0.1% HCO_2H 的甲醇 (MeOH) (B)。应用梯度洗脱程序: 2 min, 30% A; 20 min, 100% A。质谱条件: ESI 源负离子扫描, 多反应监测 (MRM), 离子源条件为干燥气温度 350 °C, 干燥气流量 10 L $\cdot \text{min}^{-1}$, 最优碎裂电压均为 105 V, 最优碰撞能量为 30 V。由于许多化合物具有相同的分子量, 因此需要 MS/MS 方法通过鉴定母体质量和特殊的离子来选择性地监测植物提取物中的 ABA。本研究中, MS/MS 方法通过监测 263/153 转变来定量 ABA, 并且使用已知浓度的标准品绘制的标准曲线计算 ABA 浓度。

1.4 气体交换参数和叶绿素荧光参数的测量

使用配备有荧光叶室 (6400-40LCF) 的光合作用测定系统 (Li-6400XTR, Li-Cor, Lincoln, NE, USA)

同时测量叶片的气体交换参数和叶绿素荧光参数。叶片暗适应 30 min, 先打开光化光, 再打开饱和脉冲光, 记录最小荧光 (F_0)、最大荧光 (F_m), 计算 PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m)。随后打开叶室作用光, 光强设定为 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 叶室温度和 CO_2 浓度分别设定为 25°C 和 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。约 20 min 后, 光合作用达到稳定状态, 记录光合速率 (P_n)、气孔导度 (g_s)、胞间 CO_2 浓度 (C_i) 和稳态荧光 (F_s), 然后打饱和脉冲光, 记录光下最大荧光 (F_m'), 计算 PS II 实际光化学效率 (Φ_{PSII}) 和非光化学淬灭系数 (NPQ)^[18]。

1.5 类囊体膜的分离和蛋白质免疫印迹分析

依据 Zhang 等^[19]的方法, 将 5 g 新鲜叶片在液氮下研磨, 并在含有 $400 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 蔗糖、 $50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ HEPES-KOH (pH 7.8)、 $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 和 $2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ MgCl_2 的溶液中匀浆, 两层纱布过滤, 滤液离心 ($5000 \text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$, 10 min, 4°C) 收集类囊体颗粒, $20 \mu\text{L}$ 提取液重悬后测定叶绿素含量。取含 $10 \mu\text{g}$ 叶绿素的悬浮液与上样缓冲液混合, 沸水浴内变性 5 min 后, 进行聚丙烯酰胺凝胶电泳, 分离蛋白。

采用半干法将蛋白转移到聚偏二氟乙烯膜 (PVDF) 上。用 5% 脱脂奶粉封闭 1 h 后, 将膜与 PS II 反应中心蛋白 (PsbA) 的一抗 (PhytoAB, San Francisco, CA, USA) 孵育 2 h, 然后与辣根过氧化物酶偶联的 IgG 抗体 (PhytoAB, USA) 孵育 2 h。使用 BeyoECL Plus 底物 (Beyotime Biotechnology, 上海) 测试免疫反应, 并用预冷的 CCD 成像仪 (Tanon, 上海) 检测化学发光。

1.6 Na^+ 离子流测量

利用非损伤微测技术 (non-invasive micro-test technique, NMT) 测试根系的 Na^+ 离子流^[20-21]。在测量前, 先用标准液 (0.1 、 0.5 和 $1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl) 校正电极。选择响应曲线斜率大于 50 mV/decade 的电极用于测量。将电极固定器上的 Ag/AgCl 丝从电极后面插入, 使其与电解液接触。取 3~4 cm 的菊芋根段, 用去离子水冲洗干净, 放入测试液 ($0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl) 中平衡 10 min, 随后将根段固定在含有测试液的培养皿中。将离子选择性电极靠近根的表面, 电极以此为起点, 沿垂直根系方向进行往返测试, 电极每次的运动距离为 $30 \mu\text{m}$ 。定点测量根尖 Na^+ 的离子流, 待离子流基本稳定后, 数据持续采集 1~2 min。盐胁迫下, Na^+ 流速在距根尖 $300 \mu\text{m}$ 的分生区和 $600 \mu\text{m}$ 的伸长区变化最为活跃, 因此,

选择这 2 个点作为本试验的监测点。

1.7 数据处理

利用 Excel 2010 和 SPSS 16.0 软件对数据进行统计分析, 采用单因素方差分析 (one-way ANOVA) 和最小显著差异法 (LSD) 检验差异显著性 ($\alpha = 0.05$)。利用 SigmaPlot 12.5 作图。

2 结果与分析

2.1 盐胁迫下菊芋叶片 MDA 、 H_2O_2 含量以及根系 ABA 含量的变化

由图1可以看出, 盐胁迫 2 d 后, 与 CK 相比, 叶

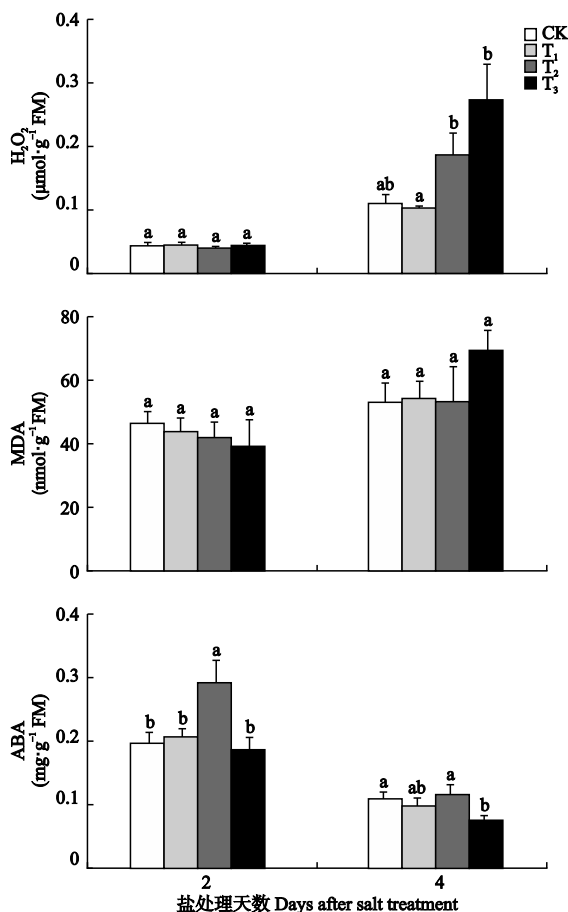


图1 盐胁迫对菊芋叶片 H_2O_2 、丙二醛和根系 ABA 含量的影响

Fig.1 Effects of salt stress on the contents of H_2O_2 and malondialdehyde in leaves and root ABA of *Helianthus tuberosus*.

CK: 未经钨酸钠预处理且不进行盐胁迫的植株 Plants without tungstate sodium pretreatment were not subjected to NaCl stress; T₁: 经钨酸钠预处理后不进行盐胁迫的植株 Plants were pretreated with tungstate sodium but not subjected to NaCl stress; T₂: 未经钨酸钠预处理但进行盐胁迫 ($150 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl) 的植株 Plants were exposed to $150 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl without tungstate sodium pretreatment; T₃: 经钨酸钠预处理且进行盐胁迫 ($150 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl) 的植株 Plants were pretreated with tungstate sodium and then subjected to $150 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl. 不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$) Different small letters meant significant difference among treatments at 0.05 level. 下同 The same below.

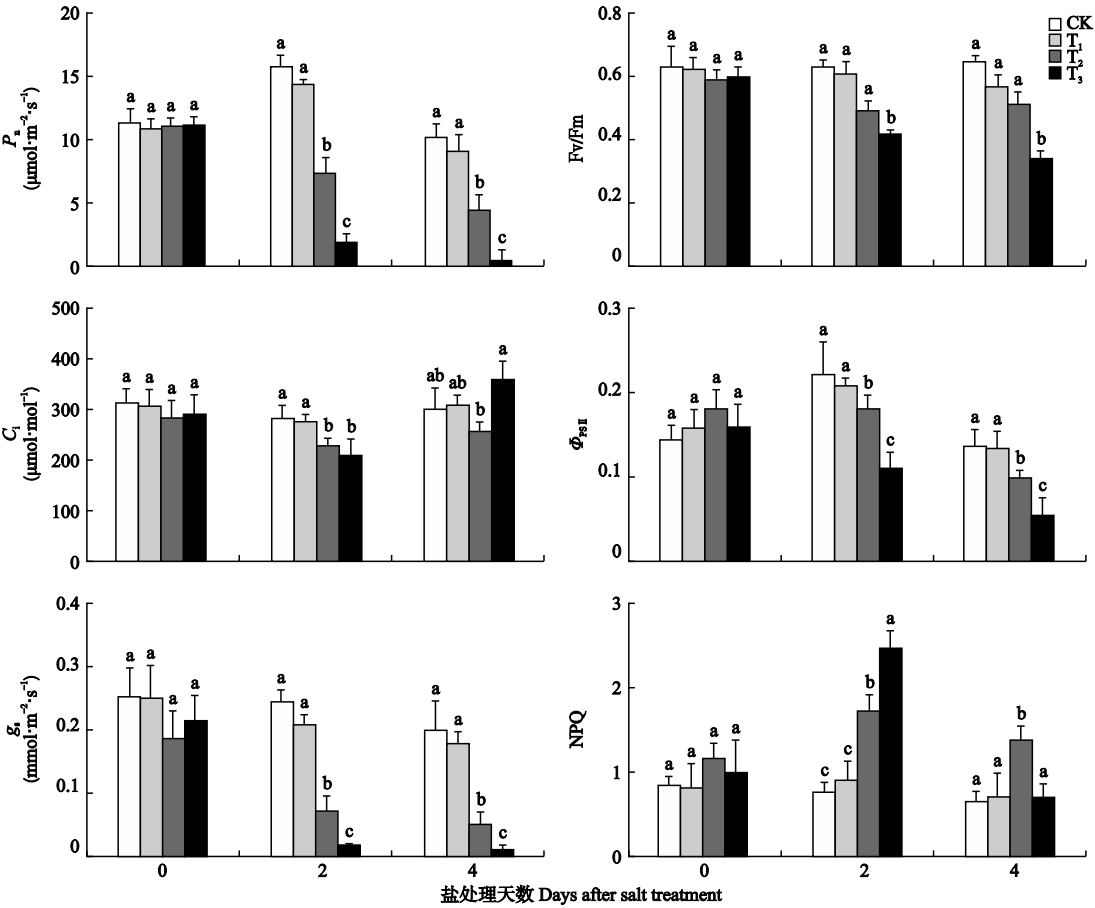


图 2 盐胁迫对菊芋叶片光合作用的影响
Fig.2 Effects of salt stress on photosynthesis of leaves of *Helianthus tuberosus*.

P_n : 光合速率 Photosynthetic rate; F_v/F_m : PS II 最大光化学效率 Maximal photochemical efficiency of PS II; C_i : 胞间 CO_2 浓度 Intercellular CO_2 concentration; Φ_{PSII} : PS II 实际光化学效率 Actual photochemical efficiency of PS II; g_s : 气孔导度 Stomatal conductance; NPQ: 非光化学淬灭系数 Non-photochemical quenching coefficient.

片 MDA 和 H_2O_2 含量变化不显著,但根系 ABA 含量比对照显著增加 47.8%。盐胁迫 4 d 后,叶片 H_2O_2 含量显著增加 69.2%,叶片 MDA 仍未显著变化。钨酸钠预处理不直接影响菊芋叶片 MDA、 H_2O_2 含量以及根系 ABA 含量。在盐胁迫下,经钨酸钠预处理植株根系 ABA 含量没有上升,显著低于未经钨酸钠预处理植株。盐胁迫 4 d 后,经钨酸钠预处理植株叶片 MDA 和 H_2O_2 含量较对照分别显著增加了 30.2%和 148.2%,增加幅度高于未经钨酸钠预处理植株。

2.2 盐胁迫对菊芋叶片气体交换参数、叶绿素荧光参数以及 PS II 反应中心蛋白丰度的影响

由图 2 可以看出,盐胁迫下,叶片 F_v/F_m 未受显著影响,但与对照相比,叶片 P_n 、 C_i 、 Φ_{PSII} 、 g_s 显著降低,叶片 NPQ 显著增加。钨酸钠不直接影响菊芋叶片 F_v/F_m 、 P_n 、 C_i 、 Φ_{PSII} 、 g_s 和 NPQ。盐胁迫下,经钨酸钠预处理植株叶片 F_v/F_m 降低 34.7%,显著低于

未经钨酸钠预处理。盐胁迫 4 d 后,经钨酸钠预处理的植株 C_i 略有升高,差异未达到显著水平。经钨酸钠预处理的植株叶片 P_n 、 C_i 、 Φ_{PSII} 、 g_s 显著降低, NPQ 显著增加,变化幅度大于未经钨酸钠预处理。

盐胁迫未显著影响菊芋叶片 PsbA 丰度。经钨酸钠预处理植株 PsbA 丰度在盐胁迫 2 d 后有所减少,在盐胁迫 4 d 后减少更加明显(图 3)。

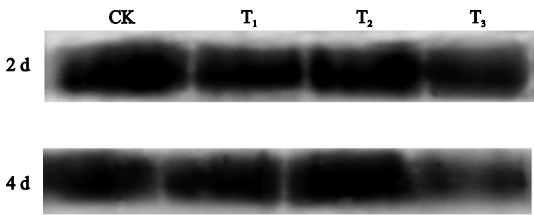


图 3 盐胁迫 2 和 4 d 后菊芋叶片 PS II 反应中心蛋白 (PsbA) 丰度的变化
Fig.3 Changes in reaction center protein (PsbA) abundance of PS II in the leaves of *Helianthus tuberosus* on the second and fourth days after salt stress.

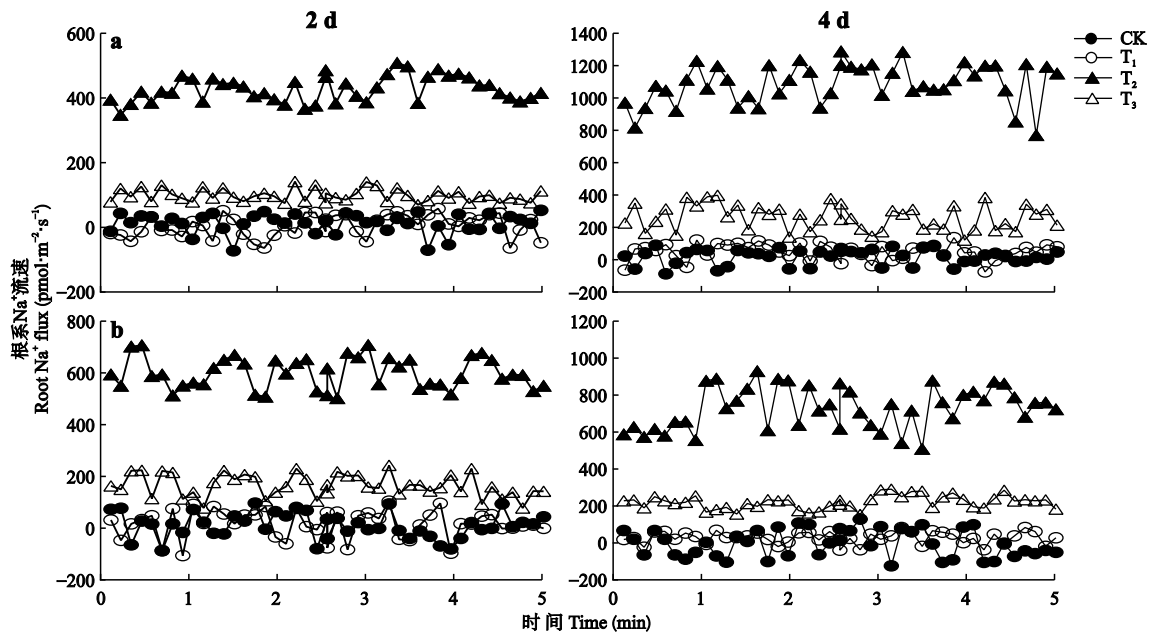


图 4 盐胁迫对菊芋根系分生区(a)、伸长区(b) Na⁺流速的影响
Fig.4 Effects of salt stress on root Na⁺ flux in meristematic zone (a) and elongation zone (b) of *Helianthus tuberosus*.

2.3 盐胁迫下菊芋根系 Na⁺离子流速的变化

由图 4、图 5 可以看出,盐胁迫 2 d 后,与对照相比,根系分生区和伸长区 Na⁺外排量显著增加,而盐胁迫 4 d 后,根系分生区和伸长区 Na⁺外排量增加幅度分别达到 61.5 和 50.2 倍。钨酸钠不直接影响 Na⁺外排量。盐胁迫 2 d 后,经钨酸钠预处理植株分生区和伸长区 Na⁺外排量分别显著增加 6.5 和 17.6

倍,增加幅度在盐胁迫 4 d 后分别达到 14.1 和 15.3 倍,经钨酸钠预处理植株 Na⁺外排量显著低于未经钨酸钠预处理。

2.4 盐胁迫下菊芋叶和根中 Na⁺含量的变化

由图 6 可以看出,盐胁迫 2 d 后,与对照相比,菊芋叶和根中 Na⁺含量显著增加。盐胁迫 4 d 后,叶和根中 Na⁺含量分别增加 9.8 和 2.1 倍。叶和根 Na⁺含量不直接受钨酸钠的影响。盐胁迫 2 d 后,经

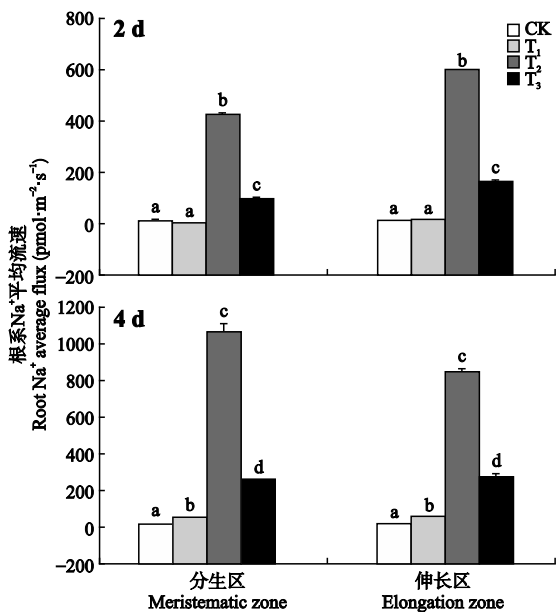


图 5 盐胁迫对菊芋根系分生区和伸长区 Na⁺平均流速的影响
Fig.5 Effects of salt stress on root Na⁺ average flux in meristematic zone and elongation zone of *Helianthus tuberosus*.

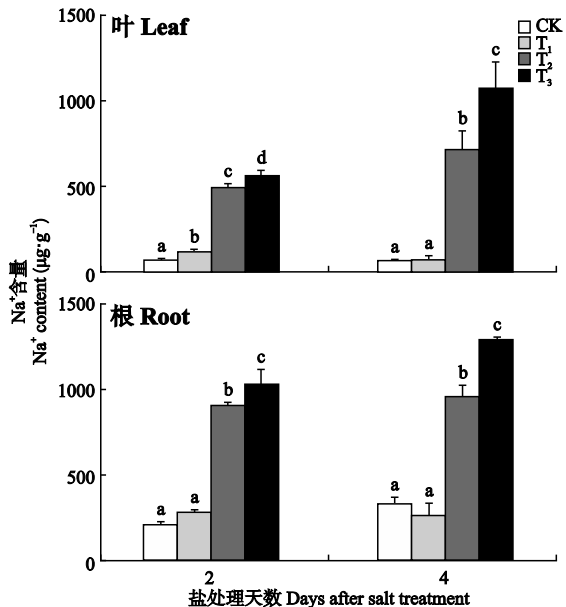


图 6 盐胁迫对菊芋叶和根中 Na⁺含量的影响
Fig.6 Effects of salt stress on Na⁺ content in leaves and roots of *Helianthus tuberosus*.

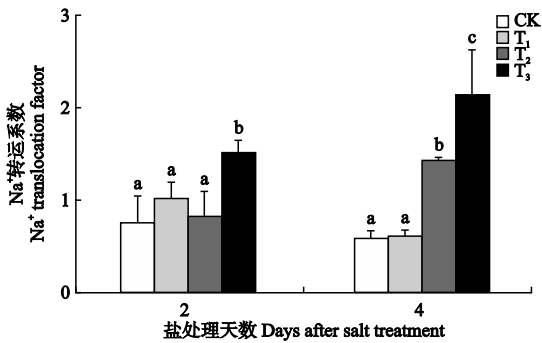


图 7 盐胁迫对菊芋根系 Na⁺向叶片的转运系数的影响

Fig.7 Effects of salt stress on the Na⁺ translocation factor in the roots to leaves of *Helianthus tuberosus*.

钨酸钠预处理植株叶和根中 Na⁺ 含量分别增加 7.2 和 4.1 倍,在盐胁迫 4 d 后分别达到 15.2 和 3.0 倍。在盐胁迫下,经钨酸钠预处理植株 Na⁺ 含量显著高于未经钨酸钠预处理。

2.5 盐胁迫下菊芋根系 Na⁺向叶片的转运系数

由图 7 可以看出,盐胁迫 2 d 后,菊芋根系 Na⁺ 向叶片的转运系数略高于对照,差异不显著。盐胁迫 4 d 后,根系 Na⁺ 向叶片的转运系数增加 142.9%。钨酸钠不直接影响菊芋根系 Na⁺ 向叶片的转运系数。盐胁迫 2 d 后,经钨酸钠预处理植株根系 Na⁺ 向叶片的转运系数增加 35.5%,增加幅度在盐胁迫 4 d 后达到 263.3%。盐胁迫下,经钨酸钠预处理植株根系 Na⁺ 向叶片的转运系数显著高于未经钨酸钠预处理。

3 讨 论

盐胁迫下,植物叶片积累的 Na⁺ 主要通过诱发氧化胁迫,造成 PS II 的不可逆损伤^[22]。F_v/F_m 下降说明 PS II 发生光抑制,而 MDA 含量是植物膜脂过氧化产物,能够指示氧化胁迫的程度,逆境胁迫通常会加剧叶片膜脂过氧化,并诱发 PS II 光抑制^[6,23-24]。盐胁迫下菊芋叶片 Na⁺ 含量显著增加,但没有诱发叶片氧化损伤和 PS II 光抑制。PS II 反应中心蛋白免疫印迹分析进一步证实,盐胁迫没有损伤菊芋叶片 PS II。盐胁迫导致菊芋叶片光合作用的气孔限制,降低光合速率,进而反馈抑制光合电子传递,降低 PS II 实际光化学效率,同时增强激发能热耗散,保护 PS II。施加钨酸钠有效抑制了根系 ABA 合成,显著减少盐胁迫下菊芋根系 ABA 的积累。根系 ABA 合成受抑制显著增加盐胁迫下菊芋叶片 Na⁺ 含量,引起叶片氧化胁迫,加剧叶片膜脂过氧化,且损伤 PS II 反应中心蛋白,诱发 PS II 光抑

制。盐胁迫 2 d 后,经钨酸钠预处理菊芋叶片激发能热耗散增强,但不足以保护 PS II,特别是盐胁迫 4 d 后,经钨酸钠预处理菊芋叶片激发能热耗散也受到抑制,加剧 PS II 损伤,严重影响了光合碳同化。因此,盐胁迫下菊芋根系增加 ABA 合成,有利于防御盐胁迫对菊芋叶片的离子毒害,起到保护 PS II 的作用。

盐胁迫下,拒盐植物激活根细胞质膜 Na⁺/H⁺ 反向转运蛋白,增强根系 Na⁺ 外排,减少植株 Na⁺ 积累量,减轻离子毒害作用^[1,4]。菊芋作为拒盐植物通过增强根系 Na⁺ 外排,主动适应盐胁迫,而抑制根系 ABA 合成显著降低了盐胁迫下植株根系 Na⁺ 外排,导致根系中积累较多的 Na⁺。因此,盐胁迫下菊芋根系 ABA 是调控 Na⁺ 外排的信号物质。逆境胁迫下,ABA 通常作为钙离子、过氧化氢和一氧化氮等的上游信号,调控植物防御性响应包括气孔关闭、诱导抗氧化活性和渗透调节物质合成等^[25-27]。但是,盐胁迫下 ABA 与其他信号物质在调控拒盐植物根系 Na⁺ 外排过程中的关系有待于进一步研究。盐胁迫下,阻碍 Na⁺ 向地上部运输,保护叶片光合机构,也是拒盐植物防御离子毒害的重要方式^[4,28]。盐胁迫 2 d 后,菊芋根系 Na⁺ 向叶片的转运系数未发生明显变化,可能是根细胞通过区隔化作用将 Na⁺ 转运至液泡内,有效阻碍了 Na⁺ 向地上部运输。盐胁迫 4 d 后,根系积累较多的 Na⁺,超出了其截留 Na⁺ 的能力,导致根系 Na⁺ 向叶片的转运系数显著增加。但是,盐胁迫下抑制根系 ABA 合成显著提高了菊芋根系 Na⁺ 向地上部的转运,导致叶片积累更多的 Na⁺,损伤 PS II,降低光合性能。因此,盐胁迫下菊芋根系 ABA 也是调控根系 Na⁺ 向地上部转运的信号物质。

总之,盐胁迫下菊芋根系通过 ABA 信号调控根系钠离子外排以及根系 Na⁺ 向地上部转运,减少叶片 Na⁺ 积累,防御 PS II 损伤,维持较高的光合性能。

参考文献

[1] Munns R, Tester M. Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, **59**: 651-681

[2] Hossain MS, Dietz KJ. Tuning of redox regulatory mechanisms, reactive oxygen species and redox homeostasis under salinity stress. *Frontiers in Plant Science*, 2016, **7**: 548

[3] Wu HH. Plant salt tolerance and Na⁺ sensing and transport. *The Crop Journal*, 2018, **6**: 215-225

[4] Chen M, Yang Z, Liu J, et al. Adaptation mechanism of salt excluders under saline conditions and its applications. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018,

- 19**: 3668
- [5] Sun J, Chen SL, Dai SX, *et al.* NaCl-induced alternations of cellular and tissue ion fluxes in roots of salt-resistant and salt-sensitive poplar species. *Plant Physiology*, 2009, **149**: 1141–1153
 - [6] Yan K, Wu CW, Zhang LH, *et al.* Contrasting photosynthesis and photoinhibition in tetraploid and its autodiploid honeysuckle (*Lonicera japonica* Thunb.) under salt stress. *Frontiers in Plant Science*, 2015, **6**: 227
 - [7] Yan K, Xu H, Cao W, *et al.* Salt priming improved salt tolerance in sweet sorghum by enhancing osmotic resistance and reducing root Na^+ uptake. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2015, **37**: 203
 - [8] Zhang JH, Jia WS, Yang JC, *et al.* Role of ABA in integrating plant responses to drought and salt stresses. *Field Crops Research*, 2006, **97**: 111–119
 - [9] Sah SK, Reddy KR, Li JX. Absciscic acid and abiotic stress tolerance in crop plants. *Frontiers in Plant Science*, 2016, **7**: 571
 - [10] Chen J, Xiao Q, Wu FH, *et al.* Nitric oxide enhances salt secretion and Na^+ sequestration in a mangrove plant, *Avicennia marina*, through increasing the expression of H^+ -ATPase and Na^+/H^+ antiporter under high salinity. *Tree Physiology*, 2010, **30**: 1570–1585
 - [11] Sun J, Wang MJ, Ding MQ, *et al.* H_2O_2 and cytosolic Ca^{2+} signals triggered by the PM H^+ plus-coupled transport system mediate K^+/Na^+ homeostasis in NaCl-stressed *Populus euphratica* cells. *Plant, Cell and Environment*, 2010, **33**: 943–958
 - [12] Huang ZR, Long XH, Wang L, *et al.* Growth, photosynthesis and H^+ -ATPase activity in two Jerusalem artichoke varieties under NaCl-induced stress. *Process Biochemistry*, 2012, **47**: 591–596
 - [13] Li LL, Shao TY, Yang H, *et al.* The endogenous plant hormones and ratios regulate sugar and dry matter accumulation in Jerusalem artichoke in salt-soil. *Science of the Total Environment*, 2017, **578**: 40–46
 - [14] Long XH, Huang ZR, Zhang ZH, *et al.* Seawater stress differentially affects germination, growth, photosynthesis, and ion concentration in genotypes of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.). *Journal of Plant Growth Regulation*, 2009, **29**: 223–231
 - [15] Velikova V, Yordanov I, Edreva A. Oxidative stress and some antioxidant systems in acid rain-treated bean plants: Protective role of exogenous polyamines. *Plant Science*, 2000, **151**: 59–66
 - [16] Yan K, Cui MX, Zhao SJ, *et al.* Salinity stress is beneficial to the accumulation of chlorogenic acids in honeysuckle (*Lonicera japonica* Thunb.). *Frontiers in Plant Science*, 2016, **7**: 1563
 - [17] Lopez-Carbonell M, Jauregui O. A rapid method for analysis of absciscic acid (ABA) in crude extracts of water stressed *Arabidopsis thaliana* plants by liquid chromatography-mass spectrometry in tandem mode. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2005, **43**: 407–411
 - [18] Maxwell K, Johnson GN. Chlorophyll fluorescence: A practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 2000, **51**: 659–668
 - [19] Zhang ZS, Jin LQ, Li YT, *et al.* Ultraviolet-B radiation (UV-B) relieves chilling-light-induced PSI photoinhibition and accelerates the recovery of CO_2 assimilation in cucumber (*Cucumis sativus* L.) leaves. *Scientific Reports*, 2016, **6**: 34455
 - [20] 孙健. 胡杨响应盐胁迫与离子平衡调控信号网络研究. 博士学位论文. 北京: 北京林业大学, 2011 [Sun J. Signaling Network in the Perception of Salt Stress and Ionic Homeostasis Regulation in *Populus euphratica*. PhD Thesis. Beijing: Beijing Forestry University, 2011]
 - [21] Sun J, Dai SX, Wang RG, *et al.* Calcium mediates root K^+/Na^+ homeostasis in poplar species differing in salt tolerance. *Tree Physiology*, 2019, **29**: 1175–1186
 - [22] Murata N, Takahashi S, Nishiyama Y, *et al.* Photoinhibition of photosystem II under environmental stress. *Biochimica et Biophysica Acta: Biomembranes*, 2007, **1767**: 414–421
 - [23] Abdallah O, Filippo B, Vasilij G, *et al.* Correlation between reactive oxygen species production and photochemistry of photosystems I and II in *Lemna gibba* L. plants under salt stress. *Environmental and Experimental Botany*, 2015, **109**: 80–88
 - [24] Yan K, Zhao SJ, Cui MG, *et al.* Vulnerability of photosynthesis and photosystem I in Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) exposed to waterlogging. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2018, **125**: 239–246
 - [25] Zhang X, Zhang L, Dong F, *et al.* Hydrogen peroxide is involved in absciscic acid-induced stomatal closure in *Vicia faba*. *Plant Physiology*, 2001, **126**: 1438–1448
 - [26] Xu YF, Fu JJ, Chu XT, *et al.* Nitric oxide mediates absciscic acid induced light-tolerance in leaves of tall fescue under high-light stress. *Scientia Horticulturae*, 2013, **162**: 1–10
 - [27] Per TS, Khan NA, Reddy PS, *et al.* Approaches in modulating proline metabolism in plants for salt and drought stress tolerance: Phytohormones, mineral nutrients and transgenics. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2017, **115**: 126–140
 - [28] 颜宏, 石德成, 尹尚军, 等. 外施 Ca^{2+} 、ABA 及 H_3PO_4 对盐碱胁迫的缓解效应. 应用生态学报, 2000, **11**(6): 889–892 [Yan H, Shi D-C, Yin S-J, *et al.* Alleviation effects of external application of Ca^{2+} , ABA and H_3PO_4 on saline-alkali stress. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, **11**(6): 889–892]

作者简介 边甜甜, 女, 1993 年生, 硕士研究生。主要从事植物生理生态研究。E-mail: czlbt@163.com

责任编辑 孙 菊

开放科学(资源服务)标识码(OSID):

