

5个白蜡无性系耐盐性及对NaCl胁迫的生理响应

乔佳宝,梁云,秦肖辰,曹帮华,赵洪冰,侯雨含,高梦琪,毛培利*

山东农业大学林学院,山东泰安271018

摘要:为研究盐碱地不同白蜡无性系的耐盐能力差异,本试验以5个无性系的白蜡嫁接苗作为试验材料(欧洲白蜡—紧凑,欧洲白蜡—开张,12-62,12-76,园蜡2号),以不同浓度的NaCl溶液[1‰(CK)、3‰、5‰、7‰]模拟盐胁迫环境,测定其生长指标和生理生化指标,并评价其耐盐性。结果表明:随NaCl浓度增加,相对生长速率均逐渐降低,生物量先增高再降低;渗透调节物质可溶性糖、可溶性蛋白、游离脯氨酸逐渐升高;叶绿素含量先升高后降低,在3‰NaCl处达到最大值;SOD酶活性逐渐增加,而POD酶活性先增加再降低;Na⁺/K⁺呈极显著增加。随胁迫时间增加,渗透调节物质可溶性糖、可溶性蛋白、游离脯氨酸含量显著升高($P<0.05$),SOD酶和POD酶先增加再降低,叶绿素含量极显著下降。相对于其他4个无性系,无性系(12-76)相对苗高生长速率、相对地径增加速率、总生物量、SOD酶和POD酶活性均最高,MDA含量最低。以模糊隶属函数法对不同白蜡无性系的生长和生理生化指标进行综合评价,耐盐能力为:12-76>园蜡2号>欧洲白蜡—紧凑>欧洲白蜡—开张>12-62。

关键词:白蜡;无性系;生理指标;耐盐性;综合评价

中图法分类号:S722.3

文献标识码:A

文章编号:1000-2324(2025)05-0810-13

Salt Tolerance and Physiological Response to NaCl Stress in Five *Fraxinus chinensis* Clones

QIAO Jia-bao, LIANG Yun, QIN Xiao-chen, CAO Bang-hua, ZHAO Hong-bing, HOU Yu-han, GAO Meng-qi, MAO Pei-li*

College of Forestry Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China

Abstract: To study the differences in salt tolerance among different ash (*Fraxinus chinensis*) clones in saline and alkaline land, this study uses grafted seedlings of five clones (European Ash - Compact, European Ash - Open, 12-62, 12-76, and Yuanla 2) as test materials. This study simulates salt stress environments with NaCl solutions at different concentrations [1‰ (CK), 3‰, 5‰ and 7‰], determines growth indicators, physiological and biochemical indicators and evaluates their salt tolerance. The results show that with the increasing NaCl concentration, the relative growth rate of all five ash clones decreases gradually, while biomass increases initially but decreases subsequently. The osmotic regulating substances like soluble sugar, soluble protein and free proline gradually increase. The chlorophyll content first increases and then decreases, reaching the maximum at 3‰ NaCl. The activity of superoxide dismutase (SOD) increases gradually, while the activity of peroxidase (POD) first increases and then decreases. The Na⁺/K⁺ ratio increases extremely significantly. With the extension of stress time, the contents of osmotic regulating substances—soluble sugars, soluble proteins and free proline— increase significantly ($P<0.05$). The activities of SOD and POD enzymes first increase and then decrease, while the chlorophyll content decreases extremely significantly. Compared to the other four ash clones, clone 12-76 exhibits the highest relative seedling height growth rate, relative ground diameter increase rate, total biomass, and activities of SOD and POD enzymes, and the lowest malondialdehyde (MDA) content. A comprehensive evaluation of the growth, physiological, and biochemical indicators of different *F. chinensis* clones using the fuzzy membership function method shows that the salt tolerance ranking is: 12-76 > Yuanla 2 > European Ash - Compact > European Ash - Open > Clone 12-62.

Keywords: *Fraxinus chinensis*; clones; physiological indicators; salt tolerance; comprehensive evaluation

黄河三角洲资源丰富,位置优越,在世界河口湿地生态系统中极具代表性,具有提高生物多样性和改善环境等重大作用^[1],作为我国最后的

待开发河流三角洲,该地区生态资源的开发利用已成为国家战略^[2]。造林绿化可改善生态环境,是维护黄河三角洲地区生态稳定的有效手段^[3],

收稿日期:2024-11-29

修回日期:2025-08-21

基金项目:山东省重大科技创新工程(2017CXGC0316);滨海盐碱地扩种大豆技术集成示范(152403014)

第1作者简介:乔佳宝(2000-),男,硕士,研究方向:林学(森林培育)。E-mail:17866710693@163.com

*通讯作者: Author for correspondence. E-mail: maopl1979@163.com

但该地区土壤含盐量高,生境恶劣,宜栽树种少。因此,选育耐盐林木良种成为了黄河三角洲地区营林建设、生态环境改良的核心内容之一^[4]。

耐盐植物筛选中,生长表现、形态适应变化以及生理指标等是评价树种耐盐能力的核心指标^[5]。曹帮华探讨了盐胁迫对多个刺槐无性系生长和离子吸收、运输、分配等的影响,选育出刺槐耐盐品种东刺56号^[6]。刘立江对不同浓度盐胁迫下刺榆无性系的光合速率、渗透调节物质含量及酶活性进行研究,采用聚类分析和隶属函数法对多个刺榆的无性系耐盐性进行评价,筛选出强耐盐无性系DJ1和DJ3^[7]。吉佩佩研究了多种园林植物在NaCl胁迫下,包括离子浓度、成活率及多种生理生化指标的变化,采用隶属函数对其耐盐性进行综合评价^[8]。慕德宇通过对白榆成活率、相对增长率等指标的综合分析,结合隶属函数评价法对白榆无性系的耐盐能力进行了排序^[9]。

白蜡(*Fraxinus velutina*)是木犀科(Oleaceae)栲属(*Fraxinus*)落叶乔木,作为滨海盐碱地耐盐性较强的大乔木树种,在渤海、黄海等滨海盐碱地均已引种成功,逐步成为该地区主栽树种^[10]。郑素珊发现大叶白蜡在土壤含盐量0.3%以下可正常生长,当含盐量超出0.45%后出现死亡现象^[11]。吴永波研究表明,不同NaCl胁迫下,大叶白蜡、小叶白蜡及绒毛白蜡幼苗生长均会受阻,其中小叶白蜡耐盐性更优^[12]。闫文华研究了盐胁迫和涝害影响下白蜡无性系的生理特性,利用主成分分析法对其适应性进行了评估^[13];李鹏飞研究了盐、旱胁迫下白蜡无性系的生理特性,并对其适应性进行了评价^[14]。燕丽萍等研究了白蜡无性系在大田盐碱胁迫下的抗逆机理,认为生长与生理指标必须结合起来评价白蜡耐盐性^[15]。本文通过盆栽试验,以该地区广泛栽植的无性系“园蜡2号”为对照,研究其与引进的国外4个无性系在不同土壤含盐量下的生长和生理特性的差异,评价其耐盐能力,为滨海盐碱地白蜡良种筛选提供理论支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

该试验在山东省东营市东营区的胜利油田

胜大生态林场试验站进行(118°36'53"E, 37°28'48"N)。该地区属暖温带半湿润季风气候,年平均降水量555.9 mm,多集中在夏季,占全年降水量的65%,降水量年际变化大,春季干旱多风。试验基质土为砂壤土,经检测,土壤pH值8.19,呈弱碱性,有机质含量10.49 g/kg,速效氮含量50.79 mg/kg,速效磷含量4.37 mg/kg。

1.2 试验设计

试验以“欧洲白蜡—紧凑”,“欧洲白蜡—开张”,“12-62”,“12-76”和“园蜡2号”5个无性系的一年生嫁接苗为试验材料。有研究证明,嫁接苗耐盐性受接穗、砧木共同影响,砧木相同时嫁接苗间耐盐差异由接穗引起^[16]。因此,本文采用实生苗园蜡1号(B9209)作为砧木。园蜡1号(B9209)具干直、生长快等特点,可在含盐量4‰条件下正常生长。对照品种园蜡2号(B9207)具生长较快,枝条粗壮等特点,可在含盐量4‰条件下正常生长。接穗中欧洲白蜡-紧凑、欧洲白蜡-开张为原产于欧洲和西亚的欧洲白蜡家系中待鉴定无性系;白蜡12-76、12-62为园蜡家系待鉴定无性系。

2023年5月,每个白蜡无性系选取生长良好且苗高和地径一致的苗木移栽到直径30 cm、高40 cm花盆中,底部放置托盘。花盆内土壤为砂壤土,取自胜利油田胜大生态林场试验站内,土壤含盐量0.95‰、pH值8.19,有机质含量10.49 g/kg,速效氮含量50.79 mg/kg,速效磷含量4.37 mg/kg。幼苗生长期间定期浇水,保证苗木正常生长。

试验于2023年7-9月在该试验站温室内进行,环境温度为25~35℃,相对湿度为40%~70%。为模拟实际环境且更准确地评估各无性系耐盐性,本文以该试验地实际的土壤含盐量1‰为对照(CK)。采用灌溉盐溶液的方式施盐将该试验地土壤设置为3‰、5‰和7‰,通过4个土壤含盐量水平评估各无性系生长表现。每个处理4盆,每个无性系共计16盆。在3‰、5‰、7‰处理组中浇灌对应的24 g/L、48 g/L、72 g/L质量浓度的NaCl溶液,分3次添加,每次浇灌500 mL,间隔2 d,结束时共浇灌1.5 L盐溶液,使各个花盆达到对应的NaCl浓度。浇灌完成后第1天开始计算胁迫时间。各指标测定自7

月 20 日起开始,之后每隔 3 d 补充 500 ml 蒸馏水。自胁迫处理开始后,分别于第 1 d、第 8 d、第 15 d 和第 22 d 进行各项指标测定。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 生长指标的测定 在 1 d 和 22 d 共测 2 次,计算相对苗高(Relative height growth rate, RGRH)和相对地径生长速率(Relative diameter growth rate, RGRD)。22 d 时,将各无性系幼苗根、茎、叶分离,105 °C 杀青处理 15-20 min,80 °C 下烘至恒重,记录各部位干重。试验第 1 d 记作 T_1 ,第 22 d 记作 T_2 。

$RGR_H = (\ln H_2 - \ln H_1) / (T_2 - T_1)$ (式中 H_1 、 H_2 分别代表 T_1 、 T_2 时的苗高)

$RGR_D = (\ln D_2 - \ln D_1) / (T_2 - T_1)$ (式中 D_1 、 D_2 分别代表 T_1 、 T_2 时的地径)

1.3.2 生理生化指标的测定 选择距离生长点向下的第 4-6 片健康功能叶,用便携式叶绿素仪 (SPAD-502) 测定叶绿素含量。然后将新鲜叶片采下迅速带回实验室,在冰浴下研磨后测量各个指标。可溶性蛋白含量 (SP) 采用考马斯亮蓝法测定,丙二醛含量 (MDA) 用硫代巴比妥酸 (TBA) 法测定,脯氨酸含量 (Pro) 用酸性茚三酮法测定。超氧化物歧化酶 (SOD) 活性采用氮蓝四唑光还原法测定;过氧化物酶 (POD) 活性采用愈创木酚法测定;叶片可溶性糖含量 (SS) 采用蒽酮硫酸法测定。第 22 天采集另外的功能叶片,在 105 °C 下烘干,研磨后称取叶片干样 0.2 g,经浓硫酸浸提后,消煮后转入 100 mL 容量瓶中定容,用火焰光度计测定 Na^+ 和 K^+ 含量。

1.3.3 耐盐综合评定方法 采用模糊数学隶属函数法综合分析 NaCl 胁迫处理对白蜡各个指标影响大小,评定盐胁迫处理对各个白蜡无性系的伤害性大小。计算方法如下:各个处理下的指标通过隶属函数进行分析并定量转换,取各个指标隶属函数均值,进行比较。模糊数学隶属函数公式如下:如果指标与综合判定结果为负相关,则计算公式如下:

$$X(\mu) = (X_{max} - X) / (X_{max} - X_{min})$$

如果指标与综合判定结果为正相关,则计算公式如下:

$$X(\mu) = (X - X_{min}) / (X_{max} - X_{min})$$

其中 $X(\mu)$ 为隶属函数值; X 为指标测定值; X_{max} 为

所有处理下指标最大值; X_{min} 为所有处理下指标最小值。求出 5 个白蜡无性系在不同 NaCl 胁迫梯度下各个指标的隶属函数值,然后把每个指标在不同盐梯度下的隶属值累加求平均值,将每一无性系各耐盐指标的隶属值累加,求其平均值。通过比较各无性系的耐盐隶属值的总平均值大小,确定各无性系耐盐能力的强弱。

1.4 数据分析

使用 SPSS 27.0 对相对苗高生长速率、相对地径生长速率、生物量、钠离子、钾离子、钠钾比进行双因素方差分析,对可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸、叶绿素、丙二醛、SOD 和 POD 进行三因素方差分析,并进行多重比较。对生长和生理指标进行 Person 相关分析。检验水平位 $P < 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 NaCl 胁迫对白蜡各个无性系幼苗生长的影响

盐浓度对相对苗高和地径生长速率及生物量均有极显著影响(表 1),二者均随 NaCl 浓度的增加而逐渐降低(图 1),而生物量则先升高后降低,在 3‰ 最大 ($P < 0.05$, 图 2)。无性系对上述指标影响也极显著(表 1),白蜡 12-76 的相对苗高和地径生长速率(图 1)及生物量(图 2)均明显高于其他无性系 ($P < 0.05$)。无性系与盐浓度的交互作用均对相对苗高和地径及生物量有极显著影响(表 1),表现为随盐浓度的增加上述指标的差异变小(图 1 和图 2)。

2.2 NaCl 胁迫对白蜡渗透调节物质的影响

盐浓度、胁迫时间和无性系均对可溶性糖、可溶性蛋白质和脯氨酸影响极显著(表 2)。随 NaCl 浓度增加,可溶性糖含量先升高后降低,脯氨酸含量持续升高,可溶性蛋白含量整体呈递增趋势(图 3)。各无性系间,在脯氨酸含量上,欧洲白蜡-开张、12-62 和欧洲白蜡-紧凑之间差异不显著 ($P > 0.05$),三者显著大于 12-76 和园蜡 2 号 (CK) ($P < 0.05$);在可溶性蛋白含量上,12-76、园蜡 2 号、欧洲白蜡开张和欧洲白蜡-紧凑之间差异不显著 ($P > 0.05$),均显著大于 12-62 ($P < 0.05$);在可溶性糖含量上,12-62 显著高于欧洲白蜡-开张、欧洲白蜡-紧凑和园蜡 2 号 (CK) ($P < 0.05$),12-76 与其他各无性系间均无显著差异 ($P > 0.05$)。随胁

表 1 NaCl 胁迫对不同无性系白蜡生长指标、生理生化指标的双因素方差分析
Table 1 Two-way analysis of variance (ANOVA) for growth, physiological and biochemical indicators in different varieties of *Fraxinus chinensis* under NaCl stress

指标 Indicators	无性系(A) Clone (A)		NaCl浓度(B) NaCl concentration(B)		A×B	
	F值 F value	P值 P value	F值 F value	P值 P value	F值 F value	P值 P value
	相对高生长速率RGR _H	73.16	<0.01	253.33	<0.01	22.56
相对地径增长速率RGR _D	145.28	<0.01	929.75	<0.01	24.09	<0.01
生物量BM	40.99	<0.01	55.29	<0.01	4.39	<0.01
钠离子Na ⁺	70.67	<0.01	217.18	<0.01	7.30	<0.01
钾离子K ⁺	83.56	<0.01	33.06	<0.01	10.83	<0.01
钠钾比Na ⁺ /K ⁺	198.14	<0.01	3783.40	<0.01	187.03	<0.01

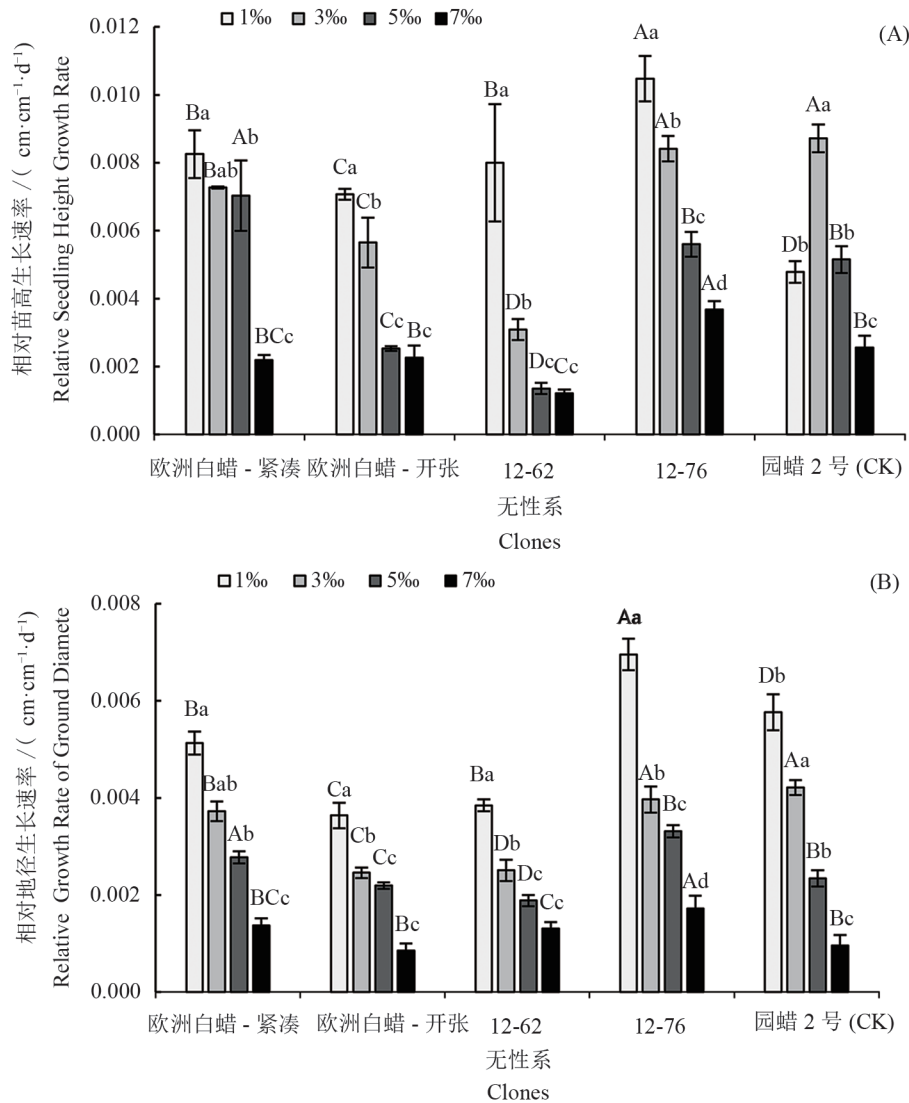


图 1 随 NaCl 浓度增加无性系幼苗苗高相对生长速率(A)及地径相对生长速率(B)的变化
Fig. 1 Changes in the relative growth rate of seedling height (A) and the relative growth rate of ground diameter (B) of clone seedlings with increasing NaCl concentration

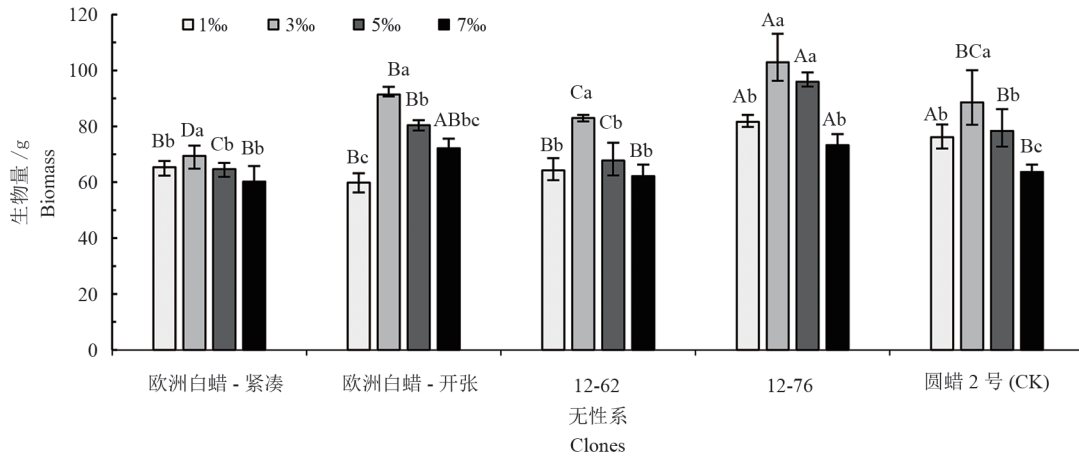


图 2 不同 NaCl 处理下白蜡无性系的生长特征

Fig. 2 Growth characteristics of *Fraxinus chinensis* clones under different NaCl treatments

注:小写字母不同表示种内各处理间存在显著性差异,相同则不显著($P < 0.05$);大写字母不同表示同浓度处理下不同无性系间存在显著性差异,相同则不显著($P < 0.05$)。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences among treatments within the same species, while the same lowercase letters indicate no significant difference ($P < 0.05$); different uppercase letters indicate significant differences among different clones under the same concentration treatment, while the same uppercase letters indicate no significant difference ($P < 0.05$).

迫时间延长,可溶性糖及脯氨酸含量均持续升高,可溶性蛋白含量则呈先降低后升高,各无性系渗透调节物质总含量在第 22 d 时最高 ($P < 0.05$) (图 3)。交互作用上,除无性系×胁迫时间对可溶性蛋白含量影响不显著外,无性系×胁迫时间、无性系×NaCl 浓度、胁迫时间×NaCl 和无性系×浓

度×胁迫时间均对各项指标都有极显著影响(表 2)。随胁迫时间增加,在高盐下 12-62 和 12-76 有着高的可溶性糖含量;可溶性蛋白含量随盐浓度增加呈先升高后降低趋势;脯氨酸含量除欧洲白蜡-开张外,其余无性系均表现出在 22 d 的增长速率高于其他时间点(图 3)。

表 2 NaCl 胁迫对不同无性系白蜡生长指标、生理生化指标的三因素方差分析

Table 2 Three-way analysis of variance (ANOVA) for growth indicators, physiological and biochemical indicators of different varieties of *Fraxinus chinensis* under NaCl stress

指标 Indicators	无性系(A) Clone (A)		NaCl 浓度(B) NaCl concentration(B)		胁迫时间(C) Stress time(C)		A×B		A×C		B×C		A×B×C	
	F 值 F value	P 值 P value	F 值 F value	P 值 P value	F 值 F value	P 值 P value	F 值 F value	P 值 P value	F 值 F value	P 值 P value	F 值 F value	P 值 P value	F 值 F value	P 值 P value
可溶性糖 Soluble sugar	87.02	<0.01	928.34	<0.01	1277.95	<0.01	46.92	<0.01	25.13	<0.01	118.37	<0.01	16.08	<0.01
可溶性蛋白 Soluble protein	18.92	<0.01	60.40	<0.01	22.23	<0.01	5.76	<0.01	0.79	0.664	29.41	<0.01	2.50	<0.01
脯氨酸 Proline	83.90	<0.01	1056.00	<0.01	455.19	<0.01	4.78	<0.01	25.84	<0.01	31.98	<0.01	2.23	<0.01
叶绿素 Chlorophyll	36.11	<0.01	221.97	<0.01	3.61	<0.05	3.90	<0.01	1.50	0.128	38.88	<0.01	0.78	0.81
SOD	64.53	<0.01	533.62	<0.01	16.05	<0.01	3.78	<0.01	4.80	<0.01	16.76	<0.01	2.86	<0.01
POD	231.06	<0.01	335.51	<0.01	137.81	<0.01	13.58	<0.01	25.69	<0.01	103.67	<0.01	8.50	<0.01
丙二醛 Malondialdehyde	95.69	<0.01	98.77	<0.01	627.06	<0.01	4.99	<0.01	7.04	<0.01	2.42	0.013	1.58	0.029

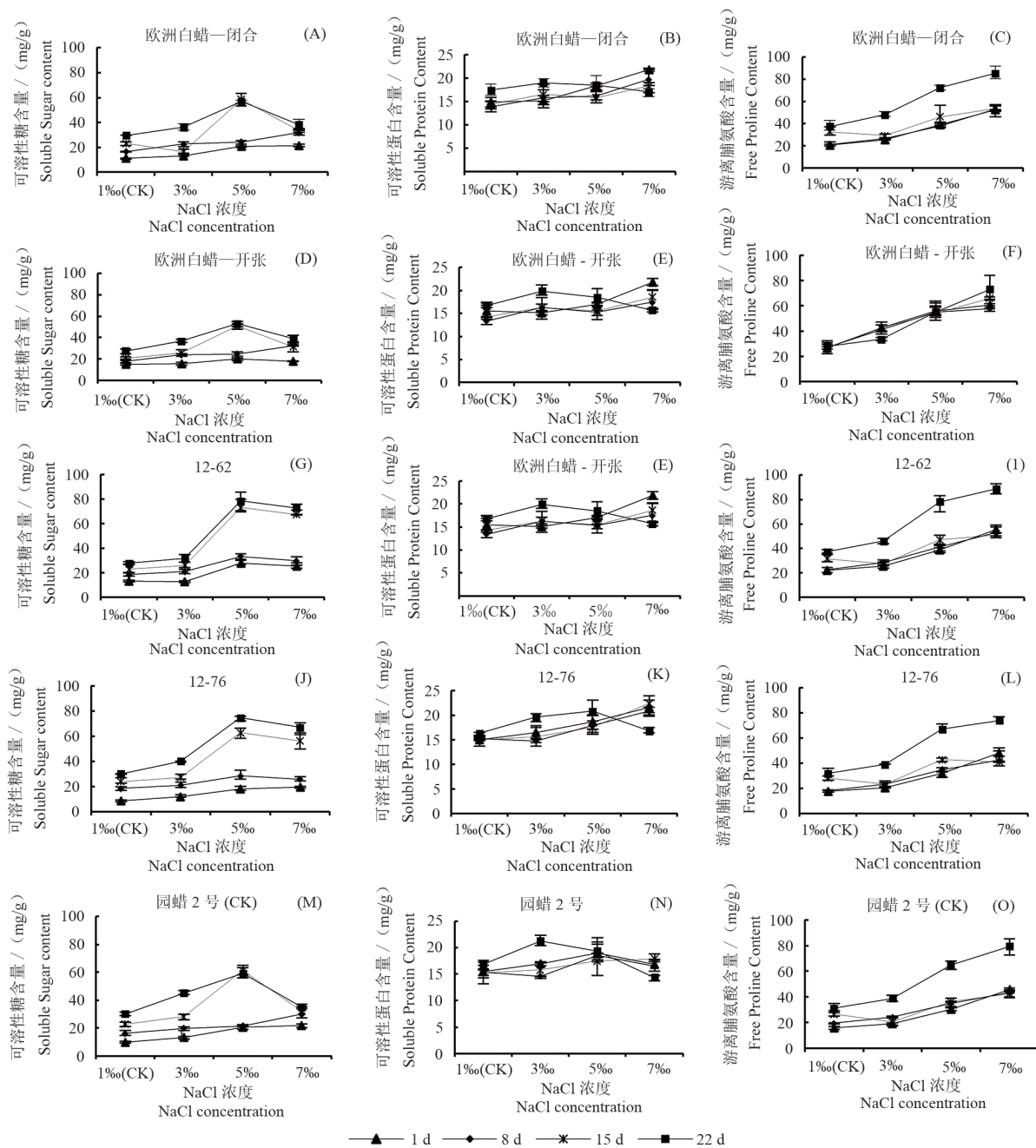


图3 随NaCl浓度增加各无性系幼苗渗透调节物质的变化

Fig. 3 Changes of osmotic adjustment substances in *Fraxinus chinensis* leaves with increasing NaCl concentration

注:(A)欧洲白蜡-闭合,可溶性糖;(B)欧洲白蜡-闭合,可溶性蛋白;(C)欧洲白蜡-闭合,脯氨酸;(D)欧洲白蜡-开张,可溶性糖;(E)欧洲白蜡-开张,可溶性蛋白;(F)欧洲白蜡-开张,脯氨酸;(G)12-62,可溶性糖;(H)12-62,可溶性蛋白;(I)12-62,脯氨酸;(J)12-76,可溶性糖;(K)12-76,可溶性蛋白;(L)12-76,脯氨酸;(M)园蜡2号,可溶性糖;(N)园蜡2号,可溶性蛋白;(O)园蜡2号,脯氨酸。

Note: (A)European Ash - Compact, Soluble Sugar; (B)European Ash - Compact, Soluble Protein; (C)European Ash - Compact, Free Proline; (D)European Ash - Open, Soluble Sugar; (E)European Ash - Open, Soluble Protein; (F) European Ash - Open, Free Proline; (G)12-62, Soluble Sugar; (H)12-62, Soluble Protein; (I)12-62, Free Proline; (J)12-76, Soluble Sugar; (K)12-76, Soluble Protein; (L)12-76, Free Proline; (M)Yuanla 2, Soluble Sugar; (N)Yuanla 2, Soluble Protein; (L)Yuanla 2, Free Proline.

2.3 NaCl胁迫对白蜡叶片保护酶活性及丙二醛含量的影响

盐浓度、胁迫时间和无性系均对丙二醛含

量、SOD酶活性和POD酶活性影响极显著(表2)。随NaCl浓度升高,丙二醛含量和SOD酶活性呈递增趋势,POD酶活性先增加再降低。随

胁迫时间增加,丙二醛含量逐渐增加,SOD酶活性先增加再降低,15 d最高,POD酶呈先升高后降低的趋势,1 d时在5‰NaCl处理下其酶活性最高($P<0.05$),8 d-22 d时在3‰NaCl处理下其酶活性最高($P<0.05$)。各无性系之间,白蜡12-76丙二醛含量显著低于其他无性系($P<0.05$),且SOD及POD活性显著高于其他无性系($P<0.05$)(图4)。双因素交互中,无性系×浓度、无性系×胁迫时间、浓度×胁迫时间均对丙二醛含量、SOD活性、POD活性有极显著影响(表2),无性系×浓度×胁迫时间的三因素交互作用对丙二醛含量、SOD活性均有极显著影响,对POD活性影响不显著(表2)。表现为随胁迫时间增加,12-76和园蜡2号比其他无性系在各个NaCl浓度下有低的丙二醛含量、高的SOD酶活性和高的POD酶活性(图4)。

2.4 NaCl胁迫对白蜡叶绿素含量的影响

盐浓度、无性系、胁迫时间对叶绿素含量影响均显著(表2)。随NaCl浓度升高,白蜡叶绿素含量先升高后降低,胁迫1 d时,各无性系在3‰和5‰NaCl下的叶绿素含量显著高于1‰和7‰($P<0.05$);8 d、15 d、22 d时,各无性系叶绿素含量在3‰NaCl最高($P<0.05$)。不同无性系间,叶绿素含量为:欧洲白蜡-紧凑≈12-62>12-76≈园蜡2号>欧洲白蜡-开张($P<0.05$)。随胁迫时间延长,叶绿素含量递减(图5)。交互作用上,无性系×浓度、胁迫时间×浓度均对叶绿素含量有极显著影响,随NaCl浓度由1‰升高至3‰,各无性系间叶绿素上升幅度明显不同,12-76叶绿素含量增幅最高;随胁迫时间和胁迫浓度的递增,各无性系的叶绿素含量趋于平稳(图5)。无性系×胁迫时间对叶绿素含量无显著影响;无性系×浓度×胁迫时间三因素交互对叶绿素含量无显著影响(表2)。

2.5 NaCl胁迫对白蜡Na⁺、K⁺含量及Na⁺/K⁺的变化

NaCl浓度和无性系及二者的交互作用均对Na⁺、K⁺含量及Na⁺/K⁺影响极显著(表1)。随NaCl浓度升高,白蜡Na⁺含量和Na⁺/K⁺逐渐增加,K⁺含量逐渐降低(图6)。白蜡12-62在7‰NaCl处理下Na⁺/K⁺显著高于其他无性系($P<0.05$)。交互作用中,表现为5‰-7‰NaCl浓度间,白蜡各无性

系的Na⁺、K⁺及Na⁺/K⁺变化幅度不同,Na⁺/K⁺增幅由高到低依次为:12-62>12-76≈欧洲白蜡-紧凑>欧洲白蜡-开张≈园蜡2号($P<0.05$,图6)。

2.6 盐胁迫下各无性系生长和生理指标间相关性

相关性分析结果表明:相对生长速率RGR_H和RGR_D均与Na⁺/K⁺(除RGR_D与Na⁺/K⁺)、SS、SP及MDA含量呈显著负相关,而生物量BM与POD活性呈显著正相关;叶绿素相对含量SPAD与Na⁺/K⁺和Pro含量均呈显著负相关;Na⁺/K⁺与渗透调节物质SS、Pro含量呈显著正相关;SOD活性与SP含量呈极显著正相关,与SS和Pro呈显著正相关;MDA含量与SS和Pro含量呈显著正相关,与POD呈显著负相关(表3)。

2.7 各个无性系耐盐性综合评价

根据相关性分析结果,确定各指标的正负相关性,采用隶属函数法综合评价不同白蜡无性系下各耐盐指标的得分值,对得分均值进行排序,评价结果如表4所示。结果表明各无性系耐盐能力为:12-76>园蜡2号>欧洲白蜡-紧凑>欧洲白蜡-开张>12-62。

3 讨论

3.1 盐胁迫下各无性系的生长差异

植物遭受盐害时会出现生长减缓、干物质积累减少等现象^[17]。生物量是评价植物耐盐性最直接的量化指标,耐盐性越强,生长受损越小^[18]。本研究发现,各白蜡无性系随盐胁迫加剧相对生长速率显著降低,表明其生长受到显著抑制。相关分析表明,RGR_H与Na⁺/K⁺呈显著负相关,表明离子失衡是生长受到抑制的重要原因^[19]。生物量则随盐胁迫浓度升高先增加再降低,在3‰NaCl处理下达最大值,与刘海曼等的研究结果一致^[20]。其中12-76的相对苗高和地径生长速率及生物量均明显高于其他无性系,在盐胁迫下表现最好。植物生长发育过程中,叶绿素作为关键光合色素对生物量积累速度有显著影响^[21]。但SPAD与Na⁺/K⁺呈显著负相关,表明叶绿素含量在钠钾比过高时显著降低。短期胁迫(1 d)时,白蜡无性系的叶绿素含量在5‰达最大值,随时间延长在3‰达最大值。在应对盐胁迫时,适量NaCl提供低极性环境可限制水分子与叶绿

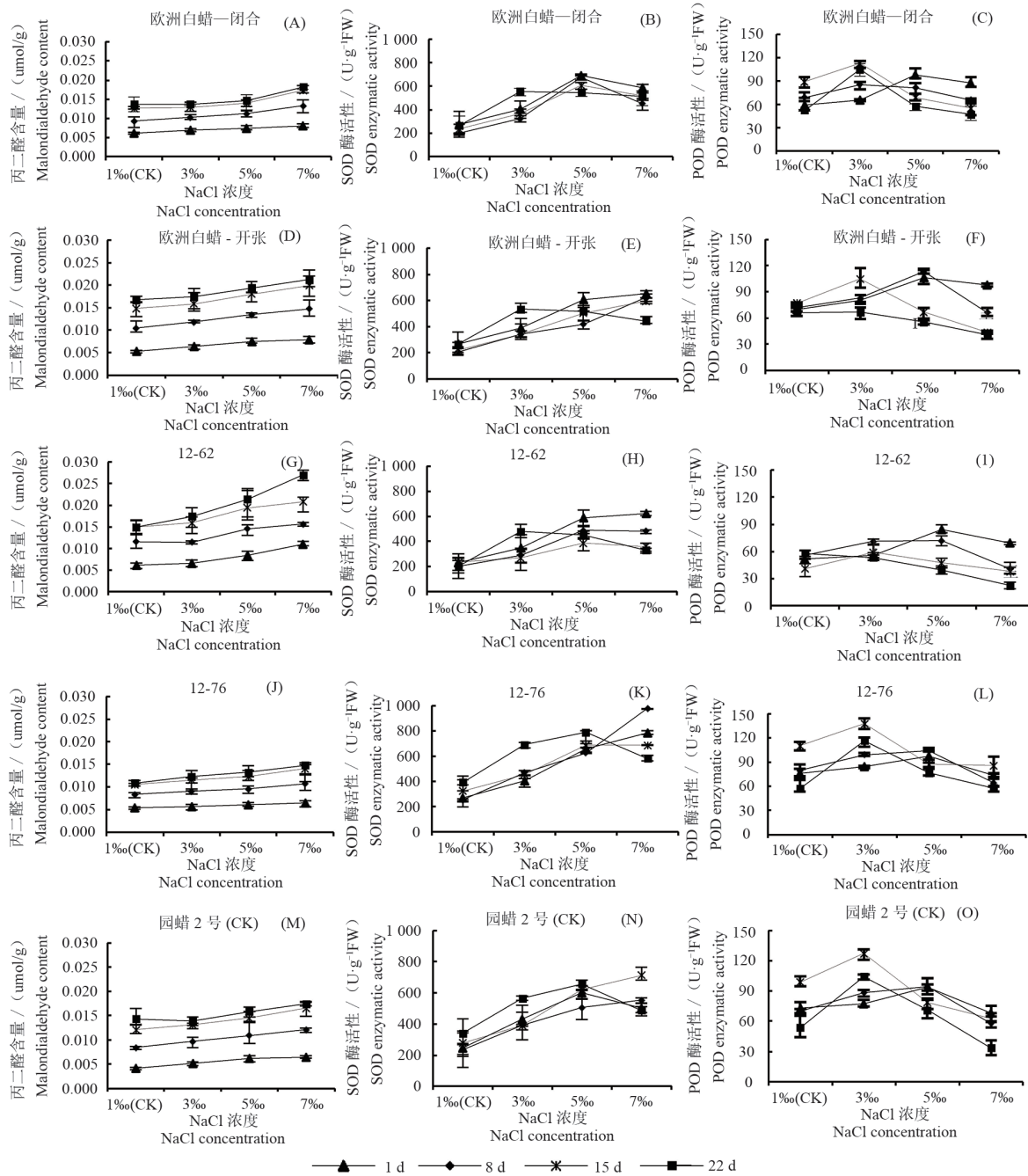


图4 随NaCl浓度增加无性系幼苗丙二醛含量及保护酶活性的变化

Fig. 4 Changes of malondialdehyde content and protective enzyme activity in *Fraxinus chinensis* leaves with increasing NaCl concentration

注:(A)欧洲白蜡-闭合,丙二醛;(B)欧洲白蜡-闭合,SOD酶;(C)欧洲白蜡-闭合,POD酶;(D)欧洲白蜡-开张,丙二醛;(E)欧洲白蜡-开张,SOD酶;(F)欧洲白蜡-开张,POD酶;(G)12-62,丙二醛;(H)12-62,SOD酶;(I)12-62,POD酶;(J)12-76,丙二醛;(K)12-76,SOD酶;(L)12-76,POD酶;(M)园蜡2号,丙二醛;(N)园蜡2号,SOD酶;(O)园蜡2号,POD酶。

Note:(A)European Ash - Compact, Malondialdehyde content;(B)European Ash - Compact, SOD enzymatic activity;(C)European Ash - Compact, POD enzymatic activity;(D)European Ash - Open, Malondialdehyde content;(E)European Ash - Open, SOD enzymatic activity;(F) European Ash - Open, POD enzymatic activity;(G)12-62, Malondialdehyde content;(H)12-62, SOD enzymatic activity;(I)12-62, POD enzymatic activity;(J)12-76, Malondialdehyde content;(K)12-76, SOD enzymatic activity;(L)12-76, POD enzymatic activity;(M) Yuanla 2, Malondialdehyde content;(N)Yuanla 2, SOD enzymatic activity;(L)Yuanla 2, POD enzymatic activity.

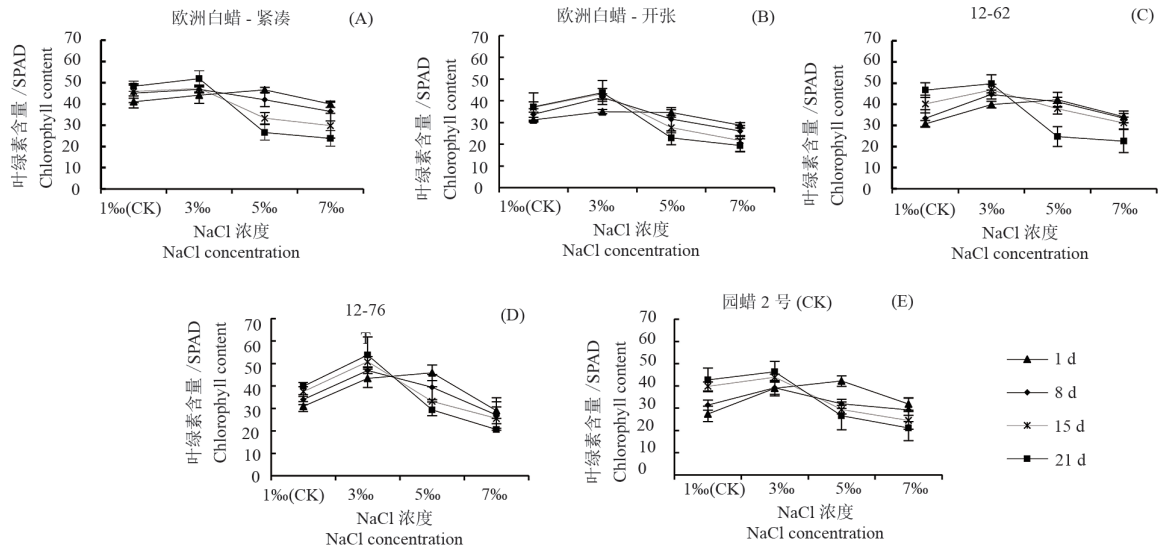


图5 随NaCl浓度增加无性系叶绿素含量的变化

Fig. 5 Changes of SPAD of *Fraxinus chinensis* leaves with increasing NaCl concentration

注:(A)欧洲白蜡-闭合;(B)欧洲白蜡-开张;(C)12-62;(D)12-76;(E)园蜡2号。

Note: (A)European Ash - Compact; (B)European Ash - Open; (C)12-62; (D)12-76; (E)Yuanla 2.

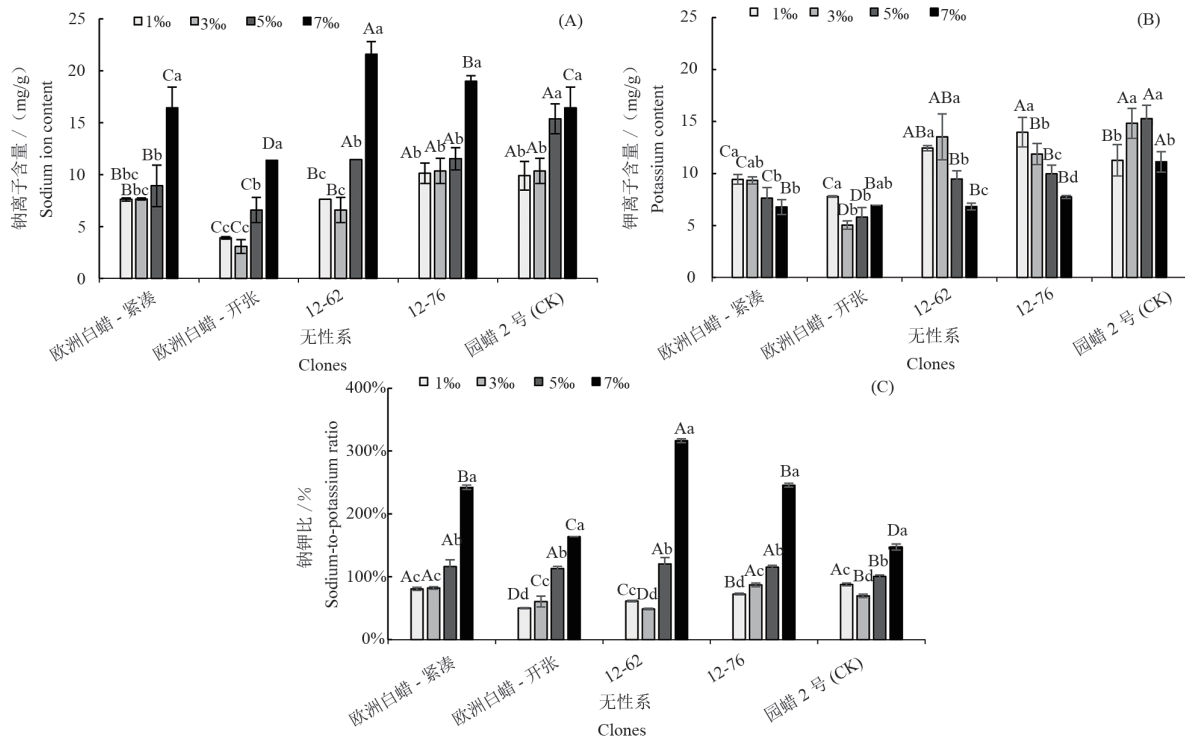


图6 NaCl胁迫对不同无性系白蜡叶片钠离子含量(A)、钾离子含量(B)及钠钾比(C)的影响

Fig. 6 NaCl stress on sodium ion content (A), potassium ion content (B), and Na⁺/K⁺ ratio (C) in leaves of different varieties of *Fraxinus chinensis*

注:小写字母不同表示种内各处理间存在显著性差异,相同则不显著(P<0.05);大写字母不同表示同浓度处理下不同无性系间存在显著性差异,相同则不显著(P<0.05)。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences among treatments within the same species, while the same lowercase letters indicate no significant difference(P < 0.05); different uppercase letters indicate significant differences among different clones under the same concentration treatment, while the same uppercase letters indicate no significant difference (P < 0.05).

表3 不同胁迫处理下各白蜡生长指标和生理指标的相关系数
Table 3 Correlation coefficients of growth indicators and physiological indicators of *Fraxinus chinensis* under different stress treatments

	RGR _H	RGR _D	BM	Na ⁺	K ⁺	Na ⁺ /K ⁺	SS	SP	Pro	SPAD	SOD	POD	MDA
RGR _H	1												
RGR _D	0.82**	1											
BM	0.30	0.27	1										
Na ⁺	-0.47	-0.44	-0.24	1									
K ⁺	0.45	0.48	0.30	0.03	1								
Na ⁺ /K ⁺	-0.63*	-0.59	-0.37	0.86**	-0.45	1							
SS	-0.60*	-0.62*	-0.14	0.63*	-0.26	0.64*	1						
SP	-0.36	-0.50	0.17	0.51	-0.21	0.48	0.61*	1					
Pro	-0.81**	-0.87**	-0.33	0.57	-0.61*	0.78*	0.74*	0.56	1				
SPAD	0.59	0.53	0.40	-0.55	0.33	-0.61*	-0.49	-0.44	-0.70*	1			
SOD	-0.39	-0.55	0.27	0.43	-0.17	0.38	0.7*	0.82**	0.61*	-0.36	1		
POD	0.55	0.40	0.72*	-0.34	0.22	-0.45	-0.27	0.23	-0.43	0.50	0.26	1	
MDA	-0.83**	-0.78*	-0.42	0.30	-0.51	0.53	0.60*	0.15	0.79*	-0.47	0.20	-0.60*	1

注:相对苗高生长速率,RGR_H;相对地径增长速率,RGR_D;生物量,BM;超氧化物歧化酶,SOD;过氧化物酶,POD;钠钾比,Na⁺/K⁺;可溶性糖,SS;可溶性蛋白,SP;脯氨酸,Pro;叶绿素相对含量,SPAD;叶片相对含水量,RWC;丙二醛含量,MDA。*表示两个变量在0.01显著性水平上有较强相关性(双尾),**表示两个变量在0.01的显著性水平上具有极强相关性(双尾)。

Note: Relative seedling height growth rate, RGR_H; Relative ground diameter growth rate, RGR_D; Biomass, BM; Superoxide dismutase, SOD; peroxidase, POD; Soluble sugar, SS; Soluble protein, SP; Proline, Pro; Chlorophyll content, SPAD; Malondialdehyde content, MDA. * indicates a strong correlation between the two variables at the 0.01 significance level (two-tailed), ** indicates an extremely strong correlation between the two variables at the 0.01 significance level (two-tailed).

表4 五个白蜡无性系耐盐性综合评价
Table 4 Comprehensive evaluation of salt tolerance of five *Fraxinus chinensis* clones

指标 Indicators	欧洲白蜡-紧凑	欧洲白蜡-开张	12-62	12-76	园蜡2号(CK) Yuanla 2(CK)
	European Ash - Compact	European Ash - Open			
相对高生长速率RGR _H	0.54	0.34	0.24	0.63	0.44
相对地径增长速率RGR _D	0.39	0.23	0.25	0.51	0.40
生物量BM	0.12	0.37	0.22	0.66	0.39
可溶性糖SS	0.70	0.71	0.45	0.58	0.68
可溶性蛋白SP	0.64	0.65	0.83	0.50	0.60
脯氨酸Pro	0.56	0.41	0.59	0.71	0.76
叶绿素SPAD	0.60	0.37	0.59	0.52	0.44
超氧化物歧化酶SOD	0.57	0.60	0.85	0.36	0.43
过氧化物酶POD	0.49	0.33	0.08	0.64	0.51
钠钾比Na ⁺ /K ⁺	0.69	0.82	0.67	0.70	0.80
丙二醛MDA	0.64	0.36	0.30	0.85	0.66
平均值Average value	0.530	0.484	0.477	0.580	0.547
排序Sort	3	4	5	1	2

素的接触,维持叶绿素分子结构稳定性,从而提高叶绿素保存率,进而利于植物生物量累积^[22,23];过量NaCl可抑制叶绿素前体(5-氨基乙酰丙酸)的合成,引起叶绿体类囊体肿胀,并间接增强叶绿素分解酶的活性,最终导致叶绿素合成减少且分解加快,植物光合作用受阻,生长受抑

制^[24-26]。在NaCl处理下无性系12-76的叶绿素含量最高,这是其生物量最大的重要原因。

3.2 盐胁迫下白蜡无性系的主要生理变化过程及差异

盐碱环境下土壤溶液渗透压高于植物细胞

渗透压,产生渗透胁迫,植物根系吸水困难且细胞外渗失水^[27]。植物积累可溶性糖、可溶性蛋白及游离脯氨酸,并主动吸收 K^+ 维持胞内膨压,减轻盐胁迫危害^[28]。本研究中,随盐胁迫加剧,各无性系可溶性糖含量先升高后降低,脯氨酸及可溶性蛋白含量整体呈升高趋势,且相关性分析表明 Na^+/K^+ 与SS及Pro呈显著正相关,这与吕廷良对白蜡无性系盐胁迫生理响应的研究结果一致^[29]。王因花等对绒毛白蜡无性系的耐盐实验表明,随盐胁迫加剧脯氨酸含量呈升高趋势^[30]。可溶性糖除调节渗透压外,可在部分非酶促反应中作为羟自由基的清除剂,降低ROS水平;作为信号分子影响部分光合基因的表达;并作为供能物质参与有机物及保护酶合成^[31-33]。因此,随胁迫时间增加可溶性糖含量降低可能与可溶性糖参与活性氧清除,有机物及保护酶合成有关。综合来看,无性系12-76及12-62的渗透调节能力可能较强。

高盐环境下,过量 Na^+ 引起蛋白质结构和膜结构产生形变^[34],膜系统完整性遭破坏,使膜透性增加^[35]。MDA含量反映细胞膜脂过氧化损伤程度^[36]。本文发现随NaCl胁迫浓度和时间增加,白蜡的MDA含量整体呈递增趋势,这与闫文华等研究的结果一致^[37]。高盐浓度下,植物的抗氧化防御机制可能不足以抵消NaCl引起的活性氧积累,导致脂质过氧化加剧及MDA含量的上升^[38]。超氧化物歧化酶(SOD)及过氧化物酶(POD)可清除活性氧,其活性可作为细胞抵御盐胁迫能力的关键指标。本研究中白蜡各无性系的SOD及POD酶活性随NaCl浓度增加呈先升高后降低趋势,与燕丽萍的研究结果一致^[15],表明NaCl胁迫时间过长或浓度过高均可引起SOD及POD酶失活或导致其合成减少。有研究结果表明,过多 Na^+ 使得蛋白质合成中部分肽链形成的起始阶段受抑制,进而影响抗氧化酶的活性^[39]。也有研究发现盐浓度过高可直接导致酶构象稳定性的减弱,导致酶失活^[40];而长期的胁迫可引起DNA甲基化和miRNA表达的改变从而下调基因表达,导致合成减少^[41]。相关性分析发现MDA与POD呈显著负相关,这表明POD是清除活性氧的重要保护酶。本文中各个无性系的POD酶均随着盐浓度和胁迫时间增加先升高再降低,这可能与MDA通过引发氧化应激及破坏

细胞膜完整性进一步抑制了POD酶的合成有关^[42]。白蜡各个无性系相对生长速率均与MDA呈显著负相关,这表明细胞膜完整程度与生长能力密切相关。综合来看,无性系12-76抗氧化酶活性较高,膜脂过氧化程度较低,抵御氧化胁迫的能力最强。

3.3 评价耐盐性指标的筛选及排序

植物耐盐是由多个因素协同作用的结果,包括渗透调节物质、离子转运、保护酶及分子响应等多个方面,而各生长、生理生化指标间的关系复杂^[40-43]。同种植物不同无性系间亦存在基因型差异^[44]。结合生长和生理生化等多个指标对白蜡无性系的耐盐性进行综合评价能更全面反映其适应能力。本文采用隶属函数法综合评价了各个白蜡无性系的耐盐性,发现12-76的耐盐能力最高,超过对照园蜡2号,但其他无性系欧洲白蜡-紧凑、欧洲白蜡-开张和12-62表现不如对照。因此,无性系12-76具有较好适应滨海盐碱地的潜能。

4 结论

本文发现白蜡无性系有较强的耐盐能力,在3‰盐胁迫下生长最好。其中白蜡12-76有着最高生长能力、渗透调节能力和细胞膜抗氧化能力。综合生长和生理指标,白蜡12-76的耐盐能力高于对照园蜡2号和其他引进无性系,对滨海盐碱地有着较好的适应潜能。为了更好地判断该无性系的适应能力,需要在今后加强大田试验的监测,进一步揭示其在滨海盐碱地的适应能力。

参考文献

- [1] 张文馨,衣世杰,范小莉,等. 黄河三角洲生态系统多功能性与不同维度植物多样性的关系研究[J]. 湿地科学,2023,21(01):1-8.
- [2] 董海凤. 黄河三角洲长期人工林地土壤特征与改良[D]. 泰安:山东农业大学,2014:1-8.
- [3] 蒋秀娟. 滨海盐碱地植物配置研究[D]. 北京:中国林业科学研究院,2017:2-9.
- [4] 王孟筱. 滨海盐碱地人工混交林生产力及其影响机制[D]. 泰安:山东农业大学,2020.
- [5] 王磊. 黄河三角洲地区盐碱地适生林木柞柳和沙枣抚育技术的研究[D]. 济南:山东师范大学,2020:2-8.

- [6] 曹帮华. 刺槐抗旱抗盐特性研究[D]. 北京:北京林业大学,2005:145-149.
- [7] 刘立江,鲁仪增,王艳,等. 盐胁迫下7个刺榆无性系的叶片生理变化与耐盐性评价[J]. 干旱区资源与环境,2024,38(07):172-181.
- [8] 吉佩佩. 鲁西北10种园林植物耐盐性评价研究[D]. 聊城:聊城大学,2015:75-84.
- [9] 慕德宇. 白榆无性系耐盐性评价及耐盐机理研究[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2016:110-120.
- [10] 陈旭. 山东省滨海盐碱地主要造林树种根叶解剖性状与土壤理化性质的相关性[D]. 泰安:山东农业大学,2019:45-55.
- [11] 郑素珊. 水盐胁迫对大叶白蜡生理特性的影响[D]. 保定:河北农业大学,2015:15-30.
- [12] 吴永波,薛建辉. 盐胁迫对3种白蜡树幼苗生长与光合作用的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2002(03):19-22.
- [13] 闫文华,吴德军,燕丽萍,等. 盐胁迫下白蜡无性系苗期的耐盐性综合评价[J]. 北京林业大学学报,2019, 41(11):44-53.
- [14] 李鹏飞. 盐旱胁迫下3个白蜡无性系幼苗生长差异及生理适应性研究[D]. 泰安:山东农业大学,2022: 65-67.
- [15] 燕丽萍,吴德军,王因花,等. 4种白蜡的耐盐性响应特征与综合评价[J]. 西北植物学报,2019,39(07): 1270-1278.
- [16] Vives-Peris V, López-Climent MF, Moliner-Sabater M, et al. Morphological, physiological, and molecular scion traits are determinant for salt-stress tolerance of grafted citrus plants [J]. *Frontiers in plant science*, 2023, 14:1145625.
- [17] Hasanuzzaman M, Alam MM, Naz F, et al. Modulating reactive oxygen species and ion homeostasis for combined salt and cadmium stress tolerance in *Brassica campestris*: The role of beneficial microbes [J]. *Plant Stress*, 2024, 14: 100605.
- [18] 杨升. NaCl胁迫下不同种源沙枣幼苗耐盐性差异生理机制研究[D]. 北京:中国林业科学研究院, 2014:101-110.
- [19] Yang C, Shi D, Wang D. Comparative effects of salt and alkali stresses on growth, osmotic adjustment and ionic balance of an alkali-resistant halophyte *Suaeda glauca* (Bge.) [J]. *Plant Growth Regulation*, 2008, 56(11):179-190.
- [20] 刘海曼,封晓辉,刘毅,等. 绒毛白蜡对NaCl胁迫的生理响应[J]. 北方园艺,2016(10):70-75.
- [21] 卞阿娜. 水仙种质资源遗传多样性及高温与盐胁迫下的生理响应[D]. 福州:福建农林大学,2017: 120-123.
- [22] Zhao X, Zhang H, Chan K, et al. Tree-inspired structurally graded aerogel with synergistic water, Salt, and thermal transport for high-salinity solar-powered evaporation [J]. *Nano-Micro Letters*, 2024, 16(11):29-47.
- [23] Li F, Zhou L, Cao J, et al. Aggregation induced by the synergy of sodium Chloride and high-pressure improves chlorophyll stability [J]. *Food chemistry*, 2021, 366(10):130577.
- [24] Santos VC. Regulation of chlorophyll biosynthesis and degradation by salt stress in sunflower leaves [J]. *Scientia Horticulturae*, 2004, 103(1):93-99.
- [25] Shi J, Gao L, Zuo J, et al. Exogenous sodium nitroprusside treatment of broccoli florets extends shelf life, enhances antioxidant enzyme activity, and inhibits chlorophyll-degradation [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2016, 116(1):98-104.
- [26] Miao C, Zhang Y, Cui J, et al. An enhanced interaction of graft and exogenous SA on photosynthesis, phytohormone, and transcriptome analysis in tomato under salinity stress [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2024, 25 (19):10799.
- [27] Acosta-Motos J R, Ortuño M F, Bernal-Vicente A, et al. Plant responses to salt stress: Adaptive mechanisms [J]. *Agronomy*,2017, 7(1):18.
- [28] 李端,司建华,李继彦,等. 胡杨(*Populus euphratica*)对盐胁迫和干旱胁迫的生理响应特征[J]. 中国沙漠,2023,43(02):205-215.
- [29] 吕廷良. 白蜡等4个树种盐胁迫下生理生化反应的研究[D]. 泰安:山东农业大学,2010:78-82.
- [30] 王因花,燕丽萍,吴德军,等. 绒毛白蜡'青碧'不同半同胞家系的耐盐性评价[J]. 中南林业科技大学学报,2020, 40(03):30-38.
- [31] Andrea M, Darin P, Manuela P, et al. Sugars as hydroxyl radical scavengers: proof-of-concept by studying the fate of sucralose in *Arabidopsis* [J]. *The Plant journal : for cell and molecular biology*,2015,82 (5):822-839.
- [32] Ivan C, Cécile S, Gwenola G, et al. Involvement of soluble sugars in reactive oxygen species balance and responses to oxidative stress in plants [J]. *Journal of Experimental Botany*,2006,57(3):449-459.
- [33] 黄相玲,林妃妃,张明月,等. 盐胁迫对小叶榄仁幼苗

- 生长和渗透调节物质含量的影响[J]. 南方农业学报, 2018, 49(07):1364-1369.
- [34] Hines P J. Plant responses to salt stress [J]. *Science Signaling*, 2008, 1(20):ec192.
- [35] Yu J P, Yu S, Liang YW, et al. Effects of NaCl stress on some physiological indexes of *Fraxinus americana* seedlings [J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2014, 23(1):110-112.
- [36] 黄安瀛, 燕青, 杨秀艳, 等. 西伯利亚白刺盐胁迫响应 NsCIPKs 基因鉴定及表达分析[J]. 西北农业学报, 2024, 33(12):2337-2346.
- [37] 闫文华. 白蜡无性系苗期抗涝耐盐性研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2019:40-44.
- [38] Roberto D, Daniele BD. Use of a biostimulant to mitigate salt stress in maize plants [J]. *Agronomy*, 2021, 11(9):1755-1755.
- [39] Ma Y, Wang P, Wang M, et al. GABA mediates phenolic compounds accumulation and the antioxidant system enhancement in germinated hulless barley under NaCl stress [J]. *Food Chemistry*, 2019, 270:593-601.
- [40] Janati-Fard F, Housaindokht RM, Monhemi H, et al. How a multimeric macromolecule is affected by divalent salts? Experimental and simulation study [J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2018, 106:284-292.
- [41] Paola B, Giulia S, Letizia T, et al. Stress modifies the expression of glucocorticoid-responsive genes by acting at epigenetic levels in the rat prefrontal cortex: modulatory activity of lurasidone [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(12):6197-6197.
- [42] Khan H M, Singha BLK, Panda KS. Changes in antioxidant levels in *Oryza sativa* L roots subjected to NaCl-salinity stress[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2002, 24(2):145-148.
- [43] 李珍, 云岚, 石子英, 等. 盐胁迫对新麦草种子萌发及幼苗期生理特性的影响[J]. 草业学报, 2019, 28(08):119-129.
- [44] 李学孚, 倪智敏, 吴月燕, 等. 盐胁迫对'鄞红'葡萄光合特性及叶片细胞结构的影响[J]. 生态学报, 2015, 35(13):4436-4444.