

网络出版时间:2019-10-08 10:45 DOI:10.13207/j.cnki.jnwafu.2020.04.017
网络出版地址:http://kns.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20191008.1044.034.html

等渗盐胁迫下 BR 对番茄生长及渗透调节特性的影响

李 硕,张 毅,姚 棋,白龙强,侯雷平,石 玉

(山西农业大学 园艺学院/山西省设施蔬菜提质增效协同创新中心,山西 太谷 030801)

【摘 要】【目的】探讨等渗盐胁迫下油菜素内酯(BR)对番茄生长及渗透调节特性的影响,为施用外源 BR 应对设施土壤盐渍化问题和设施番茄逆境栽培提供理论依据。【方法】以番茄为试材,以日本山崎番茄配方营养液(对照)添加 100 mmol/L $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 和 150 mmol/L NaCl 模拟等渗盐胁迫环境,通过水培法研究等渗盐胁迫下 BR(0.1 $\mu\text{mol/L}$)对番茄幼苗干鲜质量、叶片相对含水量、根系活力及渗透调节特性(组织汁液渗透势以及可溶性蛋白、可溶性糖、游离氨基酸和脯氨酸含量)的影响。【结果】与对照相比,等渗 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 和 NaCl 胁迫下番茄植株生长均受到显著抑制,叶片相对含水量均显著降低,NaCl 胁迫显著降低番茄根系活力,且 NaCl 胁迫对植株生长的抑制效应更为明显;同时,等渗盐胁迫下,随处理时间延长叶片渗透势呈先降低后升高的“V”形变化,而可溶性糖含量则呈先升高后降低的倒“V”形变化,可溶性蛋白含量随处理时间延长在 NaCl 胁迫下含量积累、在 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下含量有所降低,游离氨基酸和脯氨酸含量随时间延长呈不同程度的增加趋势。等渗盐胁迫下,外源 BR 显著提高了盐胁迫植株的干鲜质量、叶片相对含水量,且处理第 3 天时,与对照相比,等渗盐胁迫下施用外源 BR 番茄叶片渗透调节物质含量均显著升高;处理第 5 天时,Na+BR 处理渗透调节物质含量显著升高,Ca+BR 处理脯氨酸和游离氨基酸含量显著降低。【结论】等渗盐胁迫下外源 BR 可有效增强番茄幼苗渗透调节能力,改善叶片水分状态,促进植株生长,且对 NaCl 胁迫的整体缓解效应更显著,等渗盐胁迫条件下外源 BR 诱导渗透调节物质积累应答 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 、NaCl 胁迫的具体模式存在差异。

【关键词】 番茄;等渗盐胁迫;油菜素内酯;渗透调节特性

【中图分类号】 S641.204⁺.7

【文献标志码】 A

【文章编号】 1671-9387(2020)04-0130-07

Effects of brassinolide on seedling growth and osmotic regulation characteristics of tomato under iso-osmotic salt stress

LI Shuo, ZHANG Yi, YAO Qi, BAI Longqiang, HOU Leiping, SHI Yu

(College of Horticulture/Collaborative Innovation Center of Quality and Profit Improvement for the Protected Vegetables of Shanxi Province, Shanxi Agricultural University, Taigu, Shanxi 030801, China)

Abstract: 【Objective】 This study explored the effects of brassinolide (BR) on seedling growth and osmotic regulation characteristics of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) under iso-osmotic salt stress to provide basis for the application of exogenous BR to facility soil salinization and stress-resistant cultivation of facility tomato. 【Method】 In this experiment, 100 mmol/L $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ and 150 mmol/L NaCl were applied to tomato plants to simulate the iso-osmotic salt stress environment. The effects of exogenous BR (0.1 $\mu\text{mol/L}$) on dry and fresh weights, relative water content, root activity and osmotic regulation characteris-

【收稿日期】 2019-04-08

【基金项目】 旱区作物逆境生物学国家重点实验室开放课题(CSBAA2017004);国家自然科学基金青年科学基金项目(31501807, 31501750, 31501806)

【作者简介】 李 硕(1993—),男,河北邢台人,硕士,主要从事设施蔬菜栽培生理研究。E-mail:lishuo9025@163.com

【通信作者】 石 玉(1983—),女,山东潍坊人,副教授,博士,主要从事设施蔬菜栽培生理研究。E-mail:ayu-shi@163.com

tics (including osmotic potential, soluble protein, soluble sugar and free amino acid) of tomato seedlings exposed to iso-osmotic salt stress were then investigated. 【Result】 Compared with control treatment, growth of tomato plant was inhibited significantly by iso-osmotic $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ and NaCl stress. Leaf relative water contents were decreased, and root activity under NaCl stress was lowered significantly. The effect was severer with NaCl stress. Under iso-osmotic salt stress, leaf osmotic potential decreased with the increase of treating time first followed by increasing with a ‘V’ shape, while soluble sugar content showed opposite trend. With the prolonging of treating time, soluble protein content increased under NaCl stress, while decreased under $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ stress. Contents of free amino acids and proline were improved differently. Exogenous BR significantly increased dry and fresh weights and relative water content of stressed-plant under iso-osmotic salt stress. It also significantly improved contents of osmotic substances under iso-osmotic salt stress at the third day of treatment. At the fifth day under stress, osmotic substances increased significantly in Na+BR treatment, while contents of free amino acids and proline were significantly decreased in Ca+BR treatment. 【Conclusion】 Under iso-osmotic salt stress, exogenous BR could effectively enhance osmotic regulation capacity of tomato seedlings, improve leaf water status and promote plant growth with more marked effect on alleviation of NaCl stress. There were differences in osmotic substances mechanism mediated by exogenous BR in response to salt-induced damage caused by $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ and NaCl stress.

Key words: tomato; iso-osmotic salt stress; brassinolide (BR); osmotic adjustment

土壤盐渍化是影响植物生长的主要非生物胁迫之一,当盐分集聚至植物的耐盐阈值,会导致植株出现水分失衡、渗透胁迫和离子毒害,进而影响其正常代谢,使植物生长变缓^[1]。近年来,我国设施蔬菜产业集约化水平提高,不合理施肥、土壤缺乏雨水淋溶等原因,致使设施土壤次生盐渍化程度日益加剧,严重制约了设施蔬菜优质高效生产。设施盐渍化土壤中,主要的阴阳离子为 NO_3^- 及 Ca^{2+} ^[2],而 Ca^{2+} 和 NO_3^- 是植物吸收利用钙、氮元素的主要形式,参与众多生理代谢进程。设施土壤中 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 过量积累形成高浓度且持久的盐环境,致使植株发生严重的胁迫伤害^[3]。鉴于 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 对作物生长发育的双重作用,作物对 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫的应答机制与 NaCl 胁迫必然会有所不同。目前国内外关于设施作物盐胁迫效应的研究多集中于 NaCl 胁迫,因此无法准确反映设施作物栽培中土壤次生盐渍化的伤害机理。

番茄 (*Solanum lycopersicum* L.) 是国内外栽培最广的设施作物之一,土壤次生盐渍化已成为制约设施番茄生产潜力的瓶颈因素。设施土壤盐溶液浓度过高可造成植物严重的渗透胁迫,制约根系对水分和养分的吸收,导致植株矮细,产量和品质降低^[4]。油菜素内酯 (BR) 在调节植物生长、生理生化代谢、缓解生物及非生物胁迫伤害等方面作用显著,被称为“第六大植物激素”和“逆境缓和激素”^[5-6]。研究表明, BR 具有调控番茄叶片气孔运动及活性氧

产生^[7]、促进亚低温弱光下番茄叶片的碳同化过程^[8]、抑制重金属在番茄植株体内的吸收运转^[9]等生理效应。然而,等渗条件下, BR 对番茄植株 NaCl 和 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫的差异调控效应及相关机理尚未阐明。

本试验以番茄为研究对象,采用水培法,探讨了等渗 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 和 NaCl 胁迫下外源喷施 BR 对番茄幼苗生长 (植株干鲜质量、叶片相对含水量、根系活力) 及渗透调节特性 (组织汁液渗透势以及可溶性糖、可溶性蛋白、游离氨基酸、脯氨酸含量) 的影响,以期进一步阐明外源 BR 调控番茄响应等渗盐胁迫的差异机制,为基于施用外源 BR 应对设施土壤次生盐渍化问题和设施番茄抗逆栽培提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

供试番茄品种为“Money Maker”,由中国农业科学院蔬菜花卉研究所提供。BR 购自上海源叶生物公司。将番茄种子以 55 ℃ 温汤浸种 20 min,随后 28 ℃ 黑暗条件下恒温浸种 6 h 后取出,催芽、露白后,将种子播于装有基质的育苗穴盘中,于人工气候室内培养,设置昼 (12 h, 28 ℃, 光照 30 000 lx)/夜 (12 h, 18 ℃, 无光照)。待番茄幼苗长至两叶一心时,选取生长一致的幼苗定植于日本山崎番茄配方营养液 (pH 值 6.2±0.1) 中。待幼苗第 3 片叶完全展开时,添加盐处理前 2 d 喷施 0.1 μmol/L BR (此

浓度为前期试验筛选得出),对照及单独盐处理喷施蒸馏水,隔天喷 1 次,第 2 次喷施处理当天进行盐胁迫处理。

本试验共设置 5 个处理:(1)对照(CK),即日本山崎番茄配方营养液栽培;(2)Ca,100 mmol/L $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ +对照所用营养液;(3)Ca+BR,100 mmol/L $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ +对照所用营养液+0.1 $\mu\text{mol/L}$ BR;(4)Na,150 mmol/L NaCl+对照所用营养液;(5)Na+BR,150 mmol/L NaCl+对照所用营养液+0.1 $\mu\text{mol/L}$ BR。用全自动冰点渗透压计(FM-8P,上海)测得,营养液中分别添加 100 mmol/L $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 或 150 mmol/L NaCl 的初始渗透势相等。选取生长点下完全展开的功能叶 2 片,分别在进行盐胁迫处理后第 1,3,5 天取样,液氮冷冻后,保存于-80℃超低温冰箱中,用以测定渗透调节特性相关指标。

1.2 测定项目及方法

1.2.1 幼苗生长指标的测定 在盐胁迫第 5 天,挑选长势均匀一致的幼苗,称量其地上部和地下部的干鲜质量。同时,取第 2 片完全展开的功能叶,洗净、拭干,称取叶片鲜质量记为 FW,完全浸没于蒸馏水中,4℃暗中放置 6 h,用吸水纸拭干,称取饱和鲜质量记为 TW,分别于 80℃烘干至恒质量,称取干质量记为 DW,计算叶片相对含水量(RWC)。根系活力采用 TTC 法测定^[10]。每个处理均重复 4

次。

1.2.2 渗透势及渗透调节物质含量的测定 利用 VAPRO 5600 露点渗透压仪(Wescor,USA)测定组织汁液渗透势。采用硫酸-苯酚法测定可溶性糖含量,采用 G-250 法测定可溶性蛋白含量,采用茚三酮显色法测定游离氨基酸含量,采用磺基水杨酸法测定脯氨酸含量^[10]。

1.3 数据处理

采用 Excel 2016 对数据进行统计分析和作图,用 SPSS 21.0 统计软件进行方差分析,用 Duncan's 新复极差法进行多重比较($P<0.05$)。图中数据为平均值±标准差。

2 结果与分析

2.1 BR 对等渗盐胁迫下番茄幼苗生物量的影响 由表 1 可知,与对照相比,等渗盐胁迫下,番茄幼苗的总鲜质量均显著降低,总干质量表现为降低,但 Ca 处理与 CK 相比,无显著性差异,且 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下番茄总鲜质量、总干质量分别降低 40.86%和 10.18%,NaCl 胁迫下的相应降幅为 60.51%和 44.34%。与单独盐胁迫相比,外源 BR 处理显著提高了盐胁迫植株的干鲜质量,且 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下植株总鲜质量、总干质量分别增加 25.28%和 20.65%,NaCl 胁迫下的相应增幅为 54.26%和 46.03%。

表 1 外源 BR 对等渗盐胁迫下番茄幼苗生物量积累的影响

处理 Treatments	鲜质量 Fresh weight			干质量 Dry weight		
	地上部 Shoot	地下部 Root	总鲜质量 Total fresh weight	地上部 Shoot	地下部 Root	总干质量 Total dry weight
CK	31.03±1.08 a	9.56±0.43 a	40.59±1.14 a	2.06±0.13 a	0.31±0.03 c	2.37±0.17 ab
Ca	16.68±2.39 c	7.33±0.15 b	24.01±2.43 c	1.68±0.11 b	0.45±0.01 b	2.13±0.09 bc
Ca+BR	20.70±2.63 b	9.37±0.30 a	30.07±2.49 b	2.07±0.37 a	0.50±0.02 a	2.57±0.39 a
Na	12.21±1.35 d	3.82±0.10 c	16.03±1.26 d	1.13±0.13 c	0.19±0.02 d	1.32±0.11 d
Na+BR	17.79±0.77 b	6.94±0.14 b	24.73±0.68 c	1.59±0.07 b	0.34±0.02 c	1.93±0.07 c

注:CK. 对照;Ca. $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫;Ca+BR. $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下喷施 BR 处理;Na. NaCl 胁迫;Na+BR. NaCl 胁迫下喷施 BR 处理。同列数据后标不同小写字母表示各处理差异显著($P<0.05$)。下同。

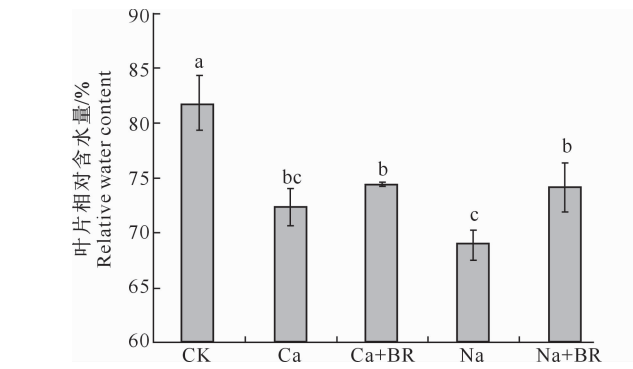
Note:CK. Control;Ca. $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ stress;Ca+BR. $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ stress plus spraying BR;Na. NaCl stress;Na+BR. NaCl stress plus spraying BR. Different lowercase letters in each column indicate significant difference ($P<0.05$). The same below.

2.2 BR 对等渗盐胁迫下番茄幼苗叶片相对含水量的影响

外源 BR 对等渗盐胁迫下番茄叶片相对含水量的影响见图 1。如图 1 所示,与对照相比,等渗 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 和 NaCl 胁迫显著降低了番茄叶片相对含水量,且降幅分别为 11.54%和 15.42%。外源 BR 可提高盐胁迫植株的叶片相对含水量,其中对 NaCl 胁迫的效应显著,增幅为 5.09%。

2.3 BR 对等渗盐胁迫下番茄幼苗根系活力的影响

由图 2 可知,与对照相比,等渗条件下 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫对番茄根系活力的影响不显著,但 NaCl 胁迫显著降低了根系活力,降幅为 24.15%。与单独 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫相比,外源 BR 显著增强了 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫植株的根系活力,增幅达 49.73%;NaCl 胁迫下,外源 BR 施用对番茄根系活力无显著影响。



图柱上标不同小写字母表示各处理间差异显著($P<0.05$)。下同
Different lowercase letters indicate significant differences among treatments ($P<0.05$). The same below

图 1 外源 BR 对等渗盐胁迫下番茄叶片相对含水量的影响
Fig.1 Effects of exogenous BR on relative water contents of tomato leaves under iso-osmotic salt stress

2.4 BR 对等渗盐胁迫下番茄叶片渗透势的影响

如图 3 所示,与对照相比,盐胁迫 1 d 时,番茄叶片渗透势均显著降低且差异显著,等渗 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 和 NaCl 胁迫下的降幅分别为 44.50%和 42.78%;盐胁迫 3 d 时降幅最大,分别达 73.90%和 53.83%。随盐胁迫时间延长,外源 BR 对 NaCl 胁迫下番茄叶片渗透势的调控作用增强,且在盐胁迫 5 d 时,与 Na 处理相比, $\text{Na}+\text{BR}$ 处理的降幅达 69.23%,与 Ca 处理相比, $\text{Ca}+\text{BR}$ 处理渗透势降幅为 12.79%。这些数据表明,在盐胁迫初期,等渗条件下 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 和 NaCl 处理之间的叶片渗透势无明显差异,并且 BR 对 NaCl 胁迫下叶片渗透势的影响不明显;在盐胁迫后期,外源 BR 可显著降低叶片渗透

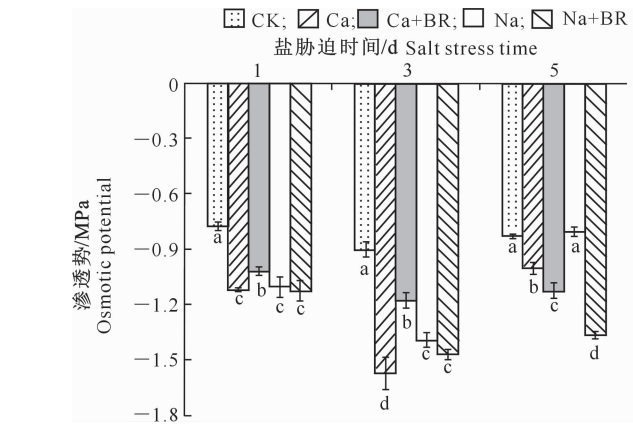


图 3 外源 BR 对等渗盐胁迫下番茄叶片渗透势的影响
Fig.3 Effects of exogenous BR on osmotic potential of tomato leaves under iso-osmotic salt stress

2.5.2 可溶性蛋白含量 如图 5 所示,与对照相比, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 或 NaCl 胁迫 3 d 时,番茄叶片可溶性蛋白含量均显著增加,且增幅分别达 19.81%,

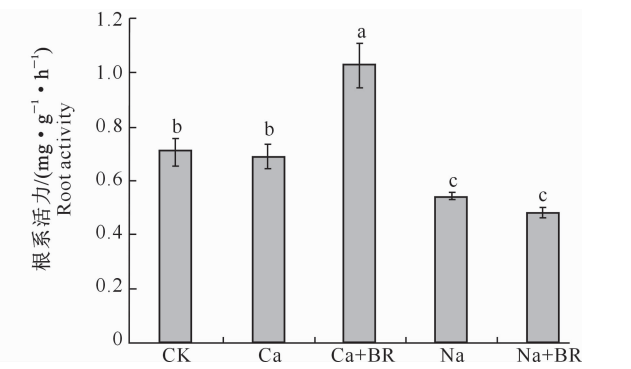


图 2 外源 BR 对等渗盐胁迫下番茄幼苗根系活力的影响
Fig.2 Effects of exogenous BR on root activity of tomato seedlings under iso-osmotic salt stress

势,提高植株叶片渗透调节能力。

2.5 BR 对等渗盐胁迫下番茄叶片渗透调节物质含量的影响

2.5.1 可溶性糖含量 由图 4 可知,与对照相比,等渗 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 和 NaCl 条件下,胁迫处理 3 d 和 5 d 时,番茄叶片可溶性糖含量均显著升高,增幅分别达 68.07%,47.06%和 32.54%,35.85%。与单独 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 或 NaCl 胁迫相比,处理 3 d 时, $\text{Ca}+\text{BR}$ 、 $\text{Na}+\text{BR}$ 处理使番茄叶片可溶性糖含量显著增加,增幅分别为 9.25%,4.95%;处理 5 d 时, $\text{Ca}+\text{BR}$ 、 $\text{Na}+\text{BR}$ 处理使可溶性糖含量分别提高 68.93%,70.99%,均达显著性差异水平。

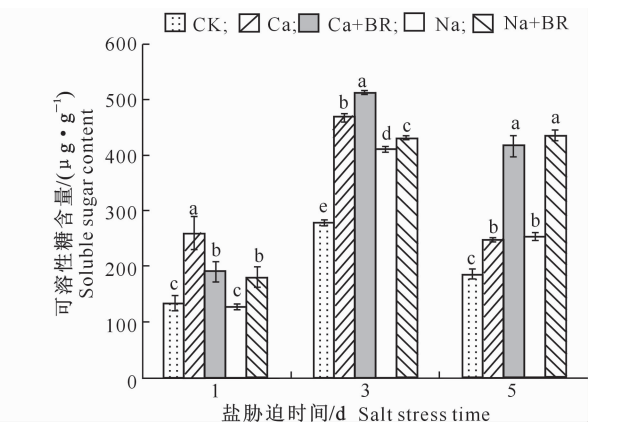


图 4 外源 BR 对等渗盐胁迫下番茄叶片可溶性糖含量的影响
Fig.4 Effects of exogenous BR on soluble sugar contents of tomato leaves under iso-osmotic salt stress

34.92%。与单独 Ca 处理或 Na 处理相比, $\text{Ca}+\text{BR}$ 、 $\text{Na}+\text{BR}$ 处理下番茄叶片可溶性蛋白含量在 3 d 时分别显著提高 49.45%和 13.31%;在处理第 5 天,

Ca+BR 处理使 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫植株的可溶性蛋白含量升高 12.68%，且差异显著；Na+BR 处理使 NaCl 胁迫植株的可溶性蛋白含量升高 13.50%，但差异未达到显著性水平。

2.5.3 游离氨基酸含量 由图 6 可以看出，与对照相比，胁迫 3,5 d 时番茄叶片游离氨基酸含量均显著升高。与单独盐胁迫相比，处理 3 d 时，Ca+BR、Na+BR 处理下游离氨基酸含量均显著升高，增幅

分别达 19.18%，43.18%；处理 5 d 时，Ca+BR 处理使游离氨基酸含量显著降低 10.26%，而 Na+BR 处理使游离氨基酸含量显著升高 17.33%。这表明，随处理时间延长，外源 BR 促进 NaCl 胁迫下番茄叶片游离氨基酸的积累，而外源 BR 对 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下番茄叶片游离氨基酸积累表现出先促进后抑制的效应。

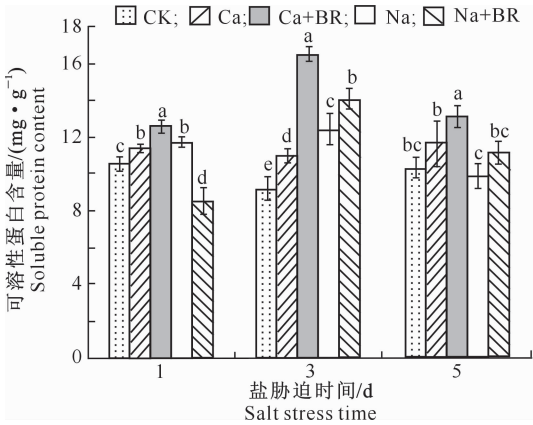


图 5 外源 BR 对等渗盐胁迫下番茄叶片可溶性蛋白含量的影响

Fig. 5 Effects of exogenous BR on soluble protein contents of tomato leaves under iso-osmotic salt stress

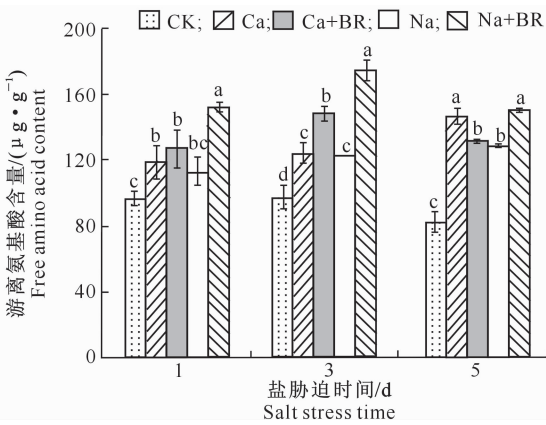


图 6 外源 BR 对等渗盐胁迫下番茄叶片游离氨基酸含量的影响

Fig. 6 Effects of exogenous BR on free amino acid contents of tomato leaves under iso-osmotic salt stress

2.5.4 脯氨酸含量 由图 7 可知，与对照相比，等渗盐胁迫 1,3,5 d 时，番茄叶片脯氨酸含量均显著增加。与单独盐胁迫相比，处理 3 d 时，Ca+BR 和 Na+BR 处理使脯氨酸含量分别显著提高 29.06% 和 85.33%；处理 5 d 时，Ca+BR 处理番茄叶片脯氨酸含量显著降低 13.75%，而 Na+BR 处理脯氨酸含量显著提高 50.08%，随时间延长其整体变化趋势与游离氨基酸相似。

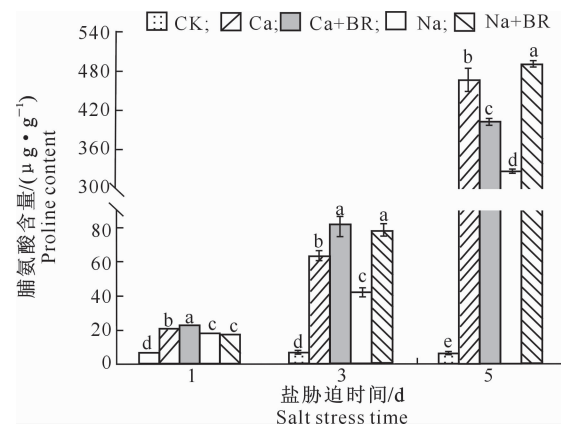


图 7 外源 BR 对等渗盐胁迫下番茄叶片脯氨酸含量的影响

Fig. 7 Effects of exogenous BR on proline content of tomato leaves under iso-osmotic salt stress

3 讨论

土壤次生盐渍化是限制设施蔬菜优质高效生产的瓶颈。设施土壤中高浓度的 Ca^{2+} 、 NO_3^- 、 Na^+ 、 Cl^- 等造成盐胁迫，影响作物正常生长，主要表现在抑制植株生物量积累^[11]。NaCl 胁迫下黄瓜植株受到渗透胁迫和离子毒害， Na^+ 过多积累会严重破坏质膜结构^[12]，且对 K^+ 、 Ca^{2+} 等的吸收产生拮抗作用，破坏黄瓜幼苗的正常生理代谢过程^[13]； $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下，高浓度的 NO_3^- 使植株吸水困难，易造成生理干旱^[14]。本试验中，等渗 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 、NaCl 胁迫下番茄幼苗生物量积累显著降低，与前人研究结果一致^[14]，并且 NaCl 胁迫对植株生长的抑制效应更显著。施用外源 BR 增强番茄植株的抗氧化防御系统能力^[15]、提高鹰嘴豆的渗透调节能力^[16]，以提高植株对非生物胁迫的抗性。本研究显示，等渗盐胁迫下 BR 处理显著促进了番茄植株生物量积累，这与在黄瓜^[17]、刺槐^[18] 上的研究结果相似，并且本试验中，外源 BR 对 NaCl 胁迫植株的缓解效应更显著。

盐胁迫抑制植株水分吸收，导致组织渗透势降低，植株体内出现新的水分稳态。有研究指出，在盐

胁迫下冬小麦维持渗透势耗能增加,消耗体内更多的能量来抵抗高盐伤害^[19]。根系活力与呼吸速率密切相关,但中高浓度盐胁迫下秋茄的根系活力显著降低^[20]。本试验中,等渗 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 和 NaCl 胁迫下,外源 BR 可显著提高番茄叶片相对含水量、改善植株水分状态,且 BR 对 NaCl 胁迫的影响更显著。本试验中, NaCl 胁迫对番茄根系的伤害程度强于 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫,根系活力显著降低;外源 BR 对 NaCl 胁迫植株根系活力的调控效应不明显,而 $\text{Ca} + \text{BR}$ 处理显著提高了 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫植株的根系活力,促进根系对营养物质的吸收与转运,与植株生物量增加呈正相关。

渗透胁迫是植物在盐渍化逆境下的主要表征之一^[21]。Misic 等^[22]在百金花植物中研究发现,胁迫促使植株通过主动运输积累可溶性糖、脯氨酸等渗透调节物质,降低细胞渗透势,维持植株体内水分的相对平衡和良好的细胞膨压,减轻胁迫对植株生长的伤害程度。本试验发现,随处理时间延长,BR 对 NaCl 胁迫番茄叶片渗透势的调控作用增强,且在处理第 5 天时的调控幅度最大,而 BR 处理对 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫植株叶片渗透势的效应较弱,表明外源 BR 对等渗条件下不同种类盐胁迫植株的渗透调节能力的影响效应存在一定差异。

可溶性蛋白是植物体内逆境胁迫诱导积累的重要渗透调节物质,可增强细胞持水力^[23]、参与酶的代谢活动及细胞骨架构成^[24]。在植物生长过程中,可溶性蛋白积累与游离氨基酸、脯氨酸、可溶性糖水平密切相关^[25]。本研究发现, NaCl 胁迫下,喷施 BR 可显著提高番茄叶片中可溶性糖、游离氨基酸、脯氨酸含量,这与李悦等^[26]的研究结果相似,表明外源 BR 促进盐胁迫下可溶性糖等渗透调节物质的积累以提高植株的耐盐性。与 NaCl 胁迫相比,等渗 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫更易导致植株地上部出现水分亏缺^[14],两者对植株的伤害方式不尽相同。本试验中, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫诱导番茄叶片渗透调节物质积累,叶片渗透势降低,表明 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫同样诱导了植株的渗透调节反应,进而增强植株的耐盐性。在盐胁迫处理第 3 天时,在等渗盐胁迫下施加 BR 处理,番茄叶片脯氨酸含量均显著升高,这可能与 BR 引起的盐胁迫下转录水平的调控差异有关^[27]。本研究还显示,在胁迫 5 d 时,与 Ca 处理相比, $\text{Ca} + \text{BR}$ 处理下番茄叶片渗透势降低,渗透调节能力显著增强。 $\text{Ca} + \text{BR}$ 处理的可溶性糖、可溶性蛋白含量在处理第 3,5 天时均显著高于单独 Ca 处理; $\text{Ca} +$

BR 处理的游离氨基酸、脯氨酸含量在盐胁迫第 1,3 天时均显著高于单独 Ca 处理,而在盐胁迫 5 d 时,显著低于 Ca 处理;胁迫第 1 天时, $\text{Ca} + \text{BR}$ 处理的可溶性糖含量显著降低。可见,植物遭受 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫时会诱导增强植株本身的渗透调节能力,盐胁迫下外源 BR 处理进一步激发了植株的适应性反应^[18],促使其通过能量消耗抵抗高盐伤害^[28],促进小分子物质如游离氨基酸、脯氨酸等向大分子物质的合成^[29],导致游离氨基酸、脯氨酸含量降低。

综上所述,与对照相比,等渗盐胁迫下植株生长均受到显著抑制, NaCl 胁迫下番茄叶片相对含水量、根系活力均显著降低,表明 NaCl 胁迫对植株生长的抑制效应更为明显;同时,等渗盐胁迫下,随处理时间延长番茄叶片渗透势呈先降低后升高的“V”形变化趋势,而可溶性糖含量则呈先升高后降低的倒“V”形变化,可溶性蛋白含量随盐胁迫时间的变化不明显,游离氨基酸和脯氨酸含量随盐胁迫时间呈不同程度的增加趋势。等渗盐胁迫下,外源 BR 显著提高了盐胁迫植株的干鲜质量、叶片相对含水量。与单独盐胁迫相比,在处理第 3 天, $\text{Ca} + \text{BR}$ 、 $\text{Na} + \text{BR}$ 处理的渗透调节物质含量均显著升高;在处理第 5 天, $\text{Na} + \text{BR}$ 处理渗透调节物质含量显著升高,而 $\text{Ca} + \text{BR}$ 处理下,脯氨酸和游离氨基酸含量显著降低。可见,等渗盐胁迫下外源 BR 可有效增强番茄幼苗渗透调节能力,改善叶片水分状态,促进植株生长,且对 NaCl 胁迫的整体缓解效应更显著,等渗条件下外源 BR 诱导渗透调节物质积累应答 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 、 NaCl 胁迫的具体模式存在差异。

[参考文献]

- [1] 胡 涛,张鸽香,郑福超,等.植物盐胁迫响应的研究进展[J].分子植物育种,2018,16(9):3006-3015.
Hu T,Zhang G X,Zheng F C,et al. Research progress in plant salt stress response [J]. Molecular Plant Breeding, 2018, 16 (9):3006-3015.
- [2] 张古文,朱月林,刘正鲁,等. $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫对嫁接番茄生长、抗氧化酶活性和活性氧代谢的影响 [J]. 植物营养与肥料学报,2008(3):527-532.
Zhang G W,Zhu Y L,Liu Z L,et al. Effect of $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ stress on growth,activities of antioxidant enzymes and reactive oxygen metabolism of grafted tomatoes [J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science,2008(3):527-532.
- [3] 徐志然,张 丽,张 智,等. γ -氨基丁酸对 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下甜瓜幼苗耐性的影响 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2015,43(3):125-131.
Xu Z R,Zhang L,Zhang Z,et al. Effects of GABA on tolerance of muskmelon seedlings against $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ stress [J]. Journal

- of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2015, 43(3):125-131.
- [4] 文方芳,韩宝,李桐,等.不同盐分胁迫对京郊设施黄瓜生产的影响[J].中国土壤与肥料,2019(1):140-144.
Wen F F, Han B, Li T, et al. Effects of different salt stress on greenhouse cucumber growth in Beijing suburbs [J]. Soil and Fertilizer Sciences in China, 2019(1):140-144.
- [5] Isha S, Navdeep K, Pati P K. Brassinosteroids: a promising option in deciphering remedial strategies for abiotic stress tolerance in rice [J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8:2151.
- [6] Azhar N, Su N, Shabala L, et al. Exogenously applied 24-epibrassinolide (EBL) ameliorates detrimental effects of salinity by reducing K^+ efflux via depolarization-activated K^+ channels [J]. Plant & Cell Physiology, 2017, 58:802-807.
- [7] 束胜,汤园园,罗佳音,等.外源 24-表油菜素内酯对亚低温弱光胁迫下番茄叶片碳同化和抗氧化代谢的影响[J].植物生理学报,2016,52(8):1295-1304.
Shu S, Tang Y Y, Luo J Y, et al. Effects of exogenous 24-epibrassinolide on carbon assimilation and antioxidant metabolism of tomato leaves under sub-low temperatures and weak light stress [J]. Plant Physiology Journal, 2016, 52(8):1295-1304.
- [8] 李翔,桑勤勤,束胜,等.外源油菜素内酯对弱光下番茄幼苗光合碳同化关键酶及其基因的影响[J].园艺学报,2016,43(10):2012-2020.
Li X, Sang Q Q, Shu S, et al. Effects of epibrassinolide on the activities and gene expression of photosynthetic enzymes in tomato seedlings under low light [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2016, 43(10):2012-2020.
- [9] 尹博,梁国鹏,贾文,等.外源油菜素内酯介导 Cu 胁迫下番茄生长及 Cu、Fe、Zn 的吸收与分配[J].中国生态农业学报,2014,22(5):578-584.
Yin B, Liang G P, Jia W, et al. Exogenous EBR mediated the plant growth and absorption and accumulation of Cu, Fe and Zn in tomato seedlings under Cu stress [J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2014, 22(5):578-584.
- [10] 李合生.植物生理生化实验原理和技术[M].北京:高等教育出版社,2006.
Li H S. The principle and technology of plant physiology and biochemistry [M]. Beijing: High Education Press, 2006.
- [11] 曹齐卫,李利斌,孔素萍,等.不同黄瓜品种幼苗对等渗 $Mg(NO_3)_2$ 和 NaCl 胁迫的生理响应[J].应用生态学报,2015,26(4):1171-1178.
Cao Q W, Li L B, Kong S P, et al. Physiological responses of different cucumber cultivar seedlings to iso-osmotic $Mg(NO_3)_2$ and NaCl stress [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2015, 26(4):1171-1178.
- [12] 石玉,潘媛媛,张毅,等.光碳核肥对盐胁迫下黄瓜幼苗生长抑制的缓解效应[J].西北农业学报,2017,26(5):752-758.
Shi Y, Pan Y Y, Zhang Y, et al. Mitigative effect of carbon dioxide trapping agent on inhibiting growth of cucumber seedlings under salt stress [J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 2017, 26(5):752-758.
- [13] 周珩,郭世荣,邵慧娟,等.等渗 NaCl 和 $Ca(NO_3)_2$ 胁迫对黄瓜幼苗生长和生理特性的影响[J].生态学报,2014,34(7):1880-1890.
Zhou H, Guo S R, Shao H J, et al. Effects of iso-osmotic $Ca(NO_3)_2$ and NaCl stress on growth and physiological characteristics of cucumber seedlings [J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(7):1880-1890.
- [14] 童辉,孙锦,郭世荣,等.等渗 $Ca(NO_3)_2$ 和 NaCl 胁迫对黄瓜幼苗生长及渗透调节物质含量的影响[J].西北植物学报,2012,32(2):306-311.
Tong H, Sun J, Guo S R, et al. Effects of iso-osmotic $Ca(NO_3)_2$ and NaCl stress on the growth and osmotic substances of cucumber seedlings [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica, 2012, 32(2):306-311.
- [15] Ahmad P, Abd Allah E F, Alyemeni M N, et al. Exogenous application of calcium to 24-epibrassinosteroid pre-treated tomato seedlings mitigates NaCl toxicity by modifying ascorbate-glutathione cycle and secondary metabolites [J]. Scientific Reports, 2018, 8:13515.
- [16] Wani A S, Tahir I, Ahmad S S, et al. Efficacy of 24-epibrassinolide in improving the nitrogen metabolism and antioxidant system in chickpea cultivars under cadmium and/or NaCl stress [J]. Scientia Horticulturae, 2017, 225:48-55.
- [17] 吴秀,陆晓民.亚适宜温光盐环境下油菜素内酯对黄瓜幼苗抗氧化系统及光合作用的影响[J].应用生态学报,2015,26(9):2751-2757.
Wu X, Lu X M. Effects of brassinolide on the antioxidant system and photosynthesis of cucumber seedlings under suboptimal temperature, light and salt environment [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2015, 26(9):2751-2757.
- [18] 岳健敏,张金池,尤焱煌,等.油菜素内酯对盐胁迫刺槐苗光合作用及叶绿体超微结构的影响[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2017,45(10):56-66.
Yue J M, Zhang J C, You Y H, et al. Effects of brassinosteroids on photosynthesis and ultrastructure of chloroplasts in *Robinia pseudoacacia* seedlings under salt stress [J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2017, 45(10):56-66.
- [19] 谷艳芳,丁彦珍,李婷婷,等.盐胁迫对冬小麦幼苗干物质分配和生理生态特性的影响[J].生态学报,2009,29(2):840-845.
Gu Y F, Ding S Y, Li T T, et al. Effects of saline stress on dry matter partitioning and ecophysiological characteristics of winter wheat seedlings [J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(2):840-845.
- [20] 邢建宏,潘德灼,谭芳林,等. NaCl 胁迫对秋茄根系渗透调节物质含量的影响[J].生态环境学报,2017,26(11):1865-1871.
Xing J H, Pan D Z, Tan F L, et al. Effects of NaCl stress on the osmotic substance contents in *kandelia candel* roots [J]. Ecology and Environmental Sciences, 2017, 26(11):1865-1871.

stress on the accumulation of flavonoids in the growth of *Astragalus membranaceus* var. *mongholicus* (Bge.) Hsiao [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2017, 37(1): 138-143.

[26] 张宇,周自云,夏鹏国,等. 干旱胁迫对柴胡中皂苷合成关键酶基因表达及皂苷含量的影响 [J]. 中国中药杂志, 2016, 41(4): 643-647.

Zhang Y, Zhou Z Y, Xia P G, et al. Expression of key enzyme genes and content of saikosaponin in saikosaponin biosynthesis under drought stress in *Bupleurum chinense* [J]. China Journal of Chinese Materia Medica, 2016, 41(4): 643-647.

[27] 吴洪启,罗文巧,赵帅,等. 干旱胁迫对番茄叶片蜡质积累的影响 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2017, 45(7): 73-80.

Wu H Q, Luo W Q, Zhao S, et al. Effect of drought stress on wax accumulation in leaves of tomato (*Lycopersicon esculentum*) [J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2017, 45(7): 73-80.

[28] 焦伟红. 燕麦耐盐碱渗透调节机制研究 [D]. 呼和浩特:内蒙古农业大学, 2011.

Jiao W H. Study on osmotic regulation mechanism of salt and alkali tolerance in oats [D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2011.

[29] 陈燊,洪涌,何小三,等. 镉胁迫下紫苏低分子量有机酸及镉含量变化 [J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2018, 47(5): 593-599.

Chen S, Hong Y, He X S, et al. Changes of low molecular weight organic acids and cadmium in *Perilla frutescens* under cadmium stress [J]. Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition), 2018, 47(5): 593-599.

[30] Cheng K K, Wang G Y, Zeng J, et al. Improved succinate production by metabolic engineering [J]. BioMed Research International, 2013(7): 1-12.

[31] Liu C L, Li Z L, Yu G H. The dominant glutamic acid metabolic flux to produce γ -amino butyric acid over proline in *Nicotiana tabacum* leaves under water stress relates to its significant role in antioxidant activity [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2011, 53(8): 608-618.

[32] Yu G H, Zou J, Feng J, et al. Exogenous γ -aminobutyric acid (GABA) affects pollen tube growth via modulating putative Ca^{2+} -permeable membrane channels and is coupled with negative regulation on glutamate decarboxylase [J]. Journal of Experimental Botany, 2014, 65(10): 3235-3248.

[33] Michaeli S, Fromm H. Closing the loop on the GABA shunt in plants: are GABA metabolism and signaling entwined? [J]. Front Plant Sci, 2015, 6: 419.

[34] Shelp B J, Zarei A. Subcellular compartmentation of 4-aminobutyrate (GABA) metabolism in *Arabidopsis*: an update [J]. Plant Signal Behav, 2017, 12(5): 1559-2324.

[35] Koch I, Nöthen J, Schleiff E. Modeling the metabolism of *Arabidopsis thaliana*: application of network decomposition and network reduction in the context of Petri nets [J]. Front Genet, 2017, 8: 85.

(上接第 136 页)

[21] Deinlein U, Stephan A B, Horie T, et al. Plant salt-tolerance mechanisms [J]. Trends in Plant Science, 2014, 19(6): 371-379.

[22] Misić D, Siler B, Zivković J N, et al. Contribution of inorganic cations and organic compounds to osmotic adjustment in root cultures of two Centaurea species differing in tolerance to salt stress [J]. Plant Cell Tissue & Organ Culture, 2012, 108(3): 389-400.

[23] 解则义,李洪民,马代夫,等. 低温胁迫影响甘薯贮藏的研究进展 [J]. 植物生理学报, 2017, 53(5): 758-767.

Xie Z Y, Li H M, Ma D F, et al. Research progress of the effects of low temperature stress on the sweetpotato during storage [J]. Plant Physiology Journal, 2017, 53(5): 758-767.

[24] 肖强,郑海雷,陈瑶,等. 盐度对互花米草生长及脯氨酸、可溶性糖和蛋白质含量的影响 [J]. 生态学杂志, 2005(4): 373-376.

Xiao Q, Zheng H L, Chen Y, et al. Effects of salinity on the growth and proline, soluble sugar and protein contents of *Spartina alterniflora* [J]. Chinese Journal of Ecology, 2005(4): 373-376.

[25] 寇江涛,师尚礼. 2,4-表油菜素内酯对 NaCl 胁迫下紫花苜蓿幼苗根系生长抑制及氧化损伤的缓解效应 [J]. 中国生态农业学报, 2015, 23(8): 1010-1019.

Kou J T, Shi S L. 2,4-epibrassinolide protection against root growth inhibition and oxidative damage of *Medicago sativa* L. seedling under NaCl stress [J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2015, 23(8): 1010-1019.

[26] 李悦,宋士清,王久兴. 不同 BR 施用方式诱导黄瓜幼苗对 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫抗性的研究 [J]. 西北植物学报, 2016, 36(2): 377-382.

Li Y, Song S Q, Wang J X. Inducing effects of exogenous BR application with different methods on $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ stress resistance of cucumber seedlings [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2016, 36(2): 377-382.

[27] 束红梅,郭书巧,巩元勇,等. 油菜素内酯对 NaCl 胁迫下棉花叶片生理特征和基因表达谱的影响 [J]. 应用生态学报, 2016, 27(1): 150-156.

Shu H M, Guo S Q, Gong Y Y, et al. Effects of brassinolide on leaf physiological characteristics and differential gene expression profiles of NaCl-stressed cotton [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2016, 27(1): 150-156.

[28] Chen S, Wang Z C, Guo X P, et al. Effects of vertically heterogeneous soil salinity on tomato photosynthesis and related physiological parameters [J]. Scientia Horticulturae, 2019, 249: 120-130.

[29] Kahlaoui B, Hachicha M, Misle E, et al. Physiological and biochemical responses to the exogenous application of proline of tomato plants irrigated with saline water [J]. Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences, 2018, 17(1): 17-23.