网络出版时间:2025-07-18 DOI:10.13207/j.jnwafu.2026.01.008

# 脱落酸对 NaCl 胁迫下马蔺幼苗生长、叶片气孔特征和光合性能的影响

田小霞,毛培春,郑明利,余婷,孟林
(北京市农林科学院 草业花卉与景观生态研究所,北京 100097)

[摘 要] 【目的】研究叶面喷施 ABA 对高浓度 NaCl 胁迫下马蔺生长、叶片气孔特征和光合性能的影响,筛选重度盐胁迫下提高马蔺耐盐性的适宜 ABA 浓度,为马蔺在重度盐渍土上栽培提供依据。【方法】以马蔺'ML04'和'ML35'种质为试验材料,测定叶面喷施 0,1.0,2.5,5.0 和 10 μmol/L ABA 后 NaCl 胁迫马蔺幼苗生长及叶片气孔特征、叶绿素含量和光合气体交换参数等指标。【结果】2 份马蔺种质幼苗在 NaCl 胁迫下均表现出盐害症状,且'ML35'重于'ML04'。喷施 1.0~10 μmol/L ABA 增强了 2 份种质材料的耐盐性,并对'ML04'耐盐性的增强效果更好。喷施 ABA 可显著增加高盐胁迫下马蔺的株高和生物量,通过调整叶片气孔的形态及其空间分布格局来优化气体交换过程,减小叶绿素含量的降幅,增强净光合效率、气孔导度、蒸腾速率、胞间 $CO_2$ 浓度和水分利用效率等光合性能,从而提高马蔺幼苗的耐盐性。【结论】叶面喷施适宜浓度 ABA 可有效缓解盐胁迫对马蔺幼苗生长的伤害,并以 2.5 μmol/L ABA 喷施效果最佳。

[关键词] 马蔺;脱落酸;盐胁迫;气孔特征;光合作用
[中图分类号] S682.1+9;Q945.78 [文献标志码] A [文章编号] 1671-9387(2026)01-0078-09

# Effects of ABA on growth, leaf stomatal characteristics, and photosynthesis of *Iris lactea* seedlings under NaCl stress

TIAN Xiaoxia, MAO Peichun, ZHENG Mingli, YU Ting, MENG Lin
(*Institute of Grassland, Flowers and Ecology, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing* 100097, *China*)

**Abstract**: 【Objective】 The effects of abscisic acid(ABA) on the growth, leaf stomatal characteristics, and photosynthesis of *Iris lactea* seedlings under severe salt stress were studied. We aim to screen the appropriate ABA concentration to enhance salt tolerance of *I. lactea*, and to provide a basis for the cultivation of *I. lactea* that is tolerant to severe saline stress. 【Method】 Using 'ML04' and 'ML35' *I. lactea* seedlings as materials, the growth, stomatal traits, chlorophyll content, gas exchange parameters and other indices under NaCl stress after spraying ABA(0, 1.0, 2.5, 5.0, 10 μmol/L) were analyzed. 【Result】 Under NaCl stress, both *I. lactea* seedlings showed salt damage symptoms, and the leaf damage of 'ML35' was more severe than 'ML04'. Spraying of ABA(1.0—10 μmol/L) increased salt tolerance of the two *I. lactea* seedlings, and 'ML04' was increased more than 'ML35'. ABA increased the plant height and biomass by adjusting the stomatal morphology and spatial distribution pattern to optimize the gas exchange process, reducing the decrease of chlorophyll content, and enhancing its net photosynthetic rate, stomatal

[收稿日期] 2024-09-10 [修回日期] 2024-12-20
[基金项目] 北京市农林科学院科技创新能力建设专项(KJCX20230109);北京市农林科学院青年科研基金项目(QNJJ202310)
[作者简介] 田小霞(1980—),女,山西长治人,副研究员,硕士,主要从事草业资源逆境植物生理生态研究。
E-mail:tianxi8002@126.com
[通信作者] 孟林(1966—),男,内蒙古乌兰察布人,研究员,博士,主要从事草业资源及其环境保护研究。
E-mail:menglin9599@sina.com

conductance, transpiration rate, intercellular $CO_2$ concentration and water use efficiency, thereby improving salt tolerance in *I. lactea* seedlings. 【Conclusion】 Spraying ABA could alleviate the growth of *I. lactea* seedlings under salt stress, and 2.5 μmol /L ABA had the best effect.

**Key words**: *Iris lactea*; abscisic acid; salt stress; stomatal characteristics; photosynthesis

盐渍土在全球广泛分布，全球约有超过 4.24 亿 $hm^2$ 的表层(0～30 cm)土壤和 8.33 亿 $hm^2$ 的地下(30～100 cm)土壤受到盐分影响[1]。中国盐渍土总面积约为 3 600 万 $hm^2$，占全国总可利用土地的 4.88%。近些年由于不合理灌溉、城市发展及海水入侵等原因，中国的土壤盐渍化面积仍呈上升态势[2]。土壤盐胁迫已经成为严重影响植物生长和产量的主要非生物胁迫之一[3]。研究表明，土壤盐渍化对植物造成各种损害，如渗透胁迫和离子失衡，并导致净光合速率降低、养分吸收效率下降和植物代谢紊乱，最终导致植物生长发育缓慢，甚至死亡[4]。因此，如何开发利用盐渍地已经成为热点问题之一。大多数植物不耐盐或耐盐性较差，在盐胁迫环境中生长发育受到抑制，但耐盐植物可以在盐渍土壤中通过调节植株生理生化机制来适应盐胁迫[5-6]，且施加外源物质可以帮助耐盐植物提高对盐胁迫的耐受性。研究利用外源物质如何进一步增强耐盐植物的耐盐性及增加耐盐植物在盐渍土中的推广应用具有重要意义。

马蔺[*Iris lactea* Pall. var. *chinensis* (Fisch.) Koidz.]，又称马莲、马兰花，是鸢尾科(Iridaceae)鸢尾属(*Iris*)多年生宿根草本植物，生长于荒地、路旁、天然草地[7]，是优良观叶赏花园林地被植物和边坡防护等生态植被修复的理想草本植物之一[8]，对盐碱地和干旱逆境胁迫具有较强的适应性，是盐化草甸的建群种，在改良盐碱地等方面发挥重要作用[9]。植物激素在协调植物对环境挑战的反应方面发挥重要作用，其中脱落酸(ABA)是非生物胁迫耐受性的主要调节剂。ABA 参与植物生长发育的整个过程，适宜浓度的 ABA 能有效促进植物的生长发育。研究表明，ABA 可以保护因盐胁迫而受损的菊芋(*Helianthus tuberosus*)光合系统[10]。植物对盐胁迫的响应也与 ABA 的合成和信号转导有关[11]，如在盐胁迫条件下，柑橘(*Citrus reticulata*)根系中有 1 个 ABA 合成基因和 4 个 ABA 信号基因差异表达[12]；外源 ABA 可通过增加银边吊兰(*Chlorophytum comosum* var. *variegatum*)光合色素含量缓解盐胁迫引起的净光合速率下降[13]，并通过促进光合作用缓解盐胁迫对二色补血草(*Limonium bicolor*)的生长抑制[6]，以及通过调节渗透平衡、活性氧(ROS)稳态、有机酸代谢、离子稳态和抗氧化机制提高玉米的耐盐性[14]。此外，ABA 可采用各种机制，例如促进气孔关闭、降低气孔密度和气孔导度，从而影响光合速率以及多种基因表达和生理响应，在增强植物抵抗盐胁迫等非生物胁迫方面发挥核心作用[15-16]。目前，关于 ABA 和盐胁迫共同影响马蔺幼苗生长、叶片气孔特征和光合性能的研究还鲜见报道。因此，本研究以马蔺幼苗为试验材料，在盐胁迫下喷施不同浓度的 ABA 溶液，探究 ABA 对重度盐胁迫下马蔺幼苗生长、气孔特征和光合性能的影响，筛选出重度盐胁迫下提高马蔺耐盐性的适宜 ABA 浓度，以期为马蔺在盐渍地上栽培提供数据支撑和科学依据，也为充分利用重度盐渍土提供理论依据。

## 1　材料与方法

### 1.1　试验设计

供试材料为本研究团队收集的马蔺种质‘ML04’和‘ML35’，其中‘ML04’收集自吉林省永吉县北大湖镇，‘ML35’收集自新疆伊宁县胡地亚于孜乡阔旦塔木村。选取籽粒饱满、大小均匀的马蔺种子，于 35 ℃下浸种催芽 72 h 后进行播种和土培育苗。待苗高长至 10 cm 左右时挑选生长健壮一致的幼苗，用蒸馏水将其根部清洗干净，移栽至装有营养液的培养盒中培养 14 d 后开始试验处理。试验共设置 CK、$T_0$、$T_{1.0}$、$T_{2.5}$、$T_{5.0}$ 和 $T_{10}$ 6 个处理，每处理 3 次重复。其中，CK 为无 NaCl 胁迫和 ABA 处理的空白对照，$T_0$、$T_{1.0}$、$T_{2.5}$、$T_{5.0}$ 和 $T_{10}$ 分别为叶面喷施 0，1.0，2.5，5.0 和 10 μmol/L ABA 溶液 30 mL($T_0$ 为喷施等量蒸馏水)后进行 150 mmol/L NaCl 胁迫处理。先按照试验设计叶面喷施不同浓度 ABA 溶液，在喷施 ABA 溶液后第 2 天开始在 150 mmol/L NaCl 溶液中培养，在 NaCl 溶液胁迫处理第 5 天第 2 次喷施相应剂量和浓度 ABA 溶液。

本试验在光照培养箱里进行，光周期为 16 h(昼)/8 h(夜)，温度设定为 25 ℃，光照强度约 3 000 lx，相对湿度为 60%～80%。采用 Hoagland 营养液培养，营养液组成：0.5 mmol/L $MgSO_4$ 溶液，0.5

mmol/L $Ca(NO_3)_2$ 溶液,92 μmol/L $H_3BO_3$ 溶液,60 μmol/L $FeC_6H_5O_7$ 溶液,1 mmol/L $NH_4H_2PO_4$ 溶液,2 mmol/L $KNO_3$ 溶液,18 μmol/L $MnCl_2$ 溶液,1.6 μmol/L $ZnSO_4$ 溶液,0.6 μmol/L $CuSO_4$ 溶液,0.7 μmol/L $(NH_4)_6Mo_7O_{24}$ 溶液[17],营养液 pH 值为 5.8。培养液每 7 d 更换 1 次,培养 45 d 后测定各指标,并收获植株测定植株干质量。

### 1.2 测定项目与方法

1.2.1 生长指标 株高采用刻度直尺定株测量植株垂直高度,6 次重复。试验处理结束后收获所有植株,洗净,并将地上部和地下部分开,放入烘箱 80 ℃烘至恒质量,用电子天平称取植株地上干质量和地下干质量,即为地上、地下干质量,二者之和为总生物量。

1.2.2 叶片气孔特征 随机从各处理植株中部选取 3 片叶,用锋利的刀片取 3 mm×4 mm 小块,上下表皮分别贴在样品台上,采用日立 S-3400N 扫描电子显微镜观察拍照。每处理拍 10 张气孔图片,用 ImageJ 软件测量叶片近轴面和远轴面气孔的密度、长度、宽度和面积。气孔长是半月形保卫细胞的长度,宽是垂直于保卫细胞的气孔器的最宽值。

1.2.3 光合气体交换参数 用 CIRAS-3 便携式光合荧光测定系统测定。选择晴朗的天气,测定时间为 9:00—11:00,每处理均选择无病虫害、长势一致的 5 株试验植株中部叶片进行光合气体交换参数的测定,每株测 3 片叶,每片叶重复 3 次。测定指标有净光合速率($P_n$)、气孔导度($G_s$)、蒸腾速率($T_r$)、胞间 $CO_2$ 浓度($C_i$)等,并计算叶片的水分利用效率(WUE,$P_n/T_r$)[18]。

1.2.4 叶片叶绿素含量 叶绿素含量的测定采用直接浸提法,选取处理植株中上部叶片,并称取 0.1 g 新鲜样品,剪成 0.2 cm×0.2 cm 小块,在 10 mL 体积分数 96%的酒精中浸泡,直至叶片变为白色,利用紫外可见分光光度计(北京普析 T6)分别测定波长 665 和 649 nm 下的吸光度值,根据公式计算叶绿素 a、叶绿素 b 和叶绿素(a+b)含量以及叶绿素 a/b[19]。

### 1.3 数据处理

用 Excel 2013 处理试验数据,用 Origin 2021 制图,用 SPSS19.0 进行数据统计分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 ABA 对 NaCl 胁迫下马蔺种质株高和生物量的影响

由表 1 可知,在单独 NaCl 胁迫下($T_0$),2 个马蔺种质幼苗的株高以及地上、地下生物量和总生物量均显著低于对照(CK)($P<0.05$),'ML04'降幅分别为 30.60%,22.58%,36.36%和 26.19%,'ML35'降幅分别为 31.50%,36.67%,50.00%和 39.47%。

**表 1 ABA 对 NaCl 胁迫下马蔺株高和单株生物量的影响**

Table 1 Effects of ABA on the plant height and individual plant biomass of *I. lactea* seedlings under NaCl stress

| 材料 Material | 处理 Treatment | 株高/cm Plant height | 地上生物量/g Above ground biomass | 地下生物量/g Under ground biomass | 总生物量/g Total biomass |
|---|---|---|---|---|---|
| ML04 | CK | 38.37±0.42 a | 0.31±0.09 a | 0.11±0.06 a | 0.42±0.09 a |
| | $T_0$ | 26.63±0.23 d | 0.24±0.03 d | 0.07±0.02 c | 0.31±0.08 d |
| | $T_{1.0}$ | 31.77±0.52 c | 0.28±0.01 c | 0.08±0.07 b | 0.36±0.07 c |
| | $T_{2.5}$ | 35.43±0.51 b | 0.29±0.03 b | 0.10±0.08 ab | 0.39±0.06 b |
| | $T_{5.0}$ | 29.97±0.85 cd | 0.27±0.01 c | 0.07±0.05 c | 0.34±0.07 c |
| | $T_{10}$ | 27.33±0.67 d | 0.25±0.09 d | 0.07±0.08 c | 0.32±0.05 d |
| ML35 | CK | 35.37±0.95 a | 0.30±0.08 a | 0.08±0.05 a | 0.38±0.03 a |
| | $T_0$ | 24.23±0.84 e | 0.19±0.05 e | 0.04±0.01 c | 0.23±0.08 d |
| | $T_{1.0}$ | 29.10±0.93 c | 0.24±0.06 c | 0.05±0.07 c | 0.29±0.05 c |
| | $T_{2.5}$ | 32.43±0.48 b | 0.27±0.08 b | 0.06±0.08 b | 0.33±0.06 b |
| | $T_{5.0}$ | 27.23±0.42 cd | 0.21±0.07 d | 0.05±0.07 c | 0.26±0.05 cd |
| | $T_{10}$ | 26.72±0.82 d | 0.20±0.06 de | 0.05±0.05 c | 0.25±0.06 d |

注:CK 为空白对照,$T_0$、$T_{1.0}$、$T_{2.5}$、$T_{5.0}$、$T_{10}$ 分别表示叶面喷施 0,1.0,2.5,5.0,10 μmol/L ABA 溶液 30 mL 后进行 150 mmol/L NaCl 胁迫处理;同种材料同列不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。下同。

Note: CK is the blank control. $T_0$, $T_{1.0}$, $T_{2.5}$, $T_{5.0}$, and $T_{10}$ indicate treatments with 150 mmol/L NaCl stress after spraying 30 mL of 0, 1.0, 2.5, 5.0 and 10 μmol/L ABA on the leaves, respectively. Different lowercase letters within same material and column indicate significant difference among treatments ($P<0.05$). The same below.

在 NaCl 胁迫下，马蔺幼苗株高及地上、地下生物量和总生物量在喷施各浓度 ABA 后均比 $T_0$ 处理不同程度提高，且各指标随喷施 ABA 浓度的增加呈先升后降趋势，并均在喷施 ABA 浓度为 2.5 μmol/L 时达到了最大值。其中，'ML04'种质的株高、地上生物量、地下生物量和总生物量在 $T_{1.0}$ 和 $T_{2.5}$ 处理下均显著高于 $T_0$（$P<0.05$），但 $T_{10}$ 与 $T_0$ 处理差异不显著（$P>0.05$）。'ML35'种质株高和地上生物量在 $T_{1.0}$、$T_{2.5}$ 和 $T_{5.0}$ 处理下均显著高于 $T_0$，地上生物量在 $T_{10}$ 处理下与 $T_0$ 差异不显著；'ML35'种质地下生物量和总生物量在 $T_{2.5}$ 处理下分别比 $T_0$ 处理显著升高了 50.00% 和 43.48%，但其他浓度 ABA 处理地下生物量与 $T_0$ 差异不显著。2 份种质材料之间相比较而言，'ML04'株高、地上生物量、地下生物量和总生物量在各处理下均高于'ML35'，受到盐胁迫的抑制程度低于'ML35'。

### 2.2　ABA 对 NaCl 胁迫下马蔺叶片气孔特征的影响

表 2 表明，'ML04'和'ML35'叶片近轴面与远轴面的气孔密度、长度、宽度及面积在 $T_0$ 处理下均比 CK 显著降低，在各浓度 ABA 处理下均比 $T_0$ 处理不同程度增加，且随 ABA 浓度增加均呈先上升后下降趋势，并在 ABA 浓度 2.5 μmol/L 时达到了最大值。

**表 2　ABA 对 NaCl 胁迫下马蔺叶片气孔特征的影响**

Table 2　Effects of ABA on the morphological characteristics of leaf stomata of *I. lactea* seedlings under NaCl stress

| 材料 Material | 处理 Treatment | 近轴面 Adaxial surface | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | 气孔密度/($mm^{-2}$) Stomatal density | 气孔长度/μm Stomatal length | 气孔宽度/μm Stomatal width | 气孔面积/$\mu m^2$ Stomatal area |
| ML04 | CK | 25.50±1.21 ab | 18.53±1.23 d | 7.50±1.22 d | 122.44±2.55 c |
| | $T_0$ | 19.30±1.54 d | 17.39±1.55 e | 6.90±1.55 e | 113.21±3.57 d |
| | $T_{1.0}$ | 20.50±0.93 c | 20.90±0.94 cd | 8.47±0.98 c | 150.59±8.72 b |
| | $T_{2.5}$ | 26.40±0.80 a | 25.92±0.87 a | 11.72±0.87 a | 226.92±4.61 a |
| | $T_{5.0}$ | 23.50±1.22 b | 23.24±1.25 b | 9.10±1.24 b | 144.12±9.13 b |
| | $T_{10}$ | 20.80±1.74 c | 21.49±1.71 c | 8.10±1.76 cd | 138.41±5.14 b |
| ML35 | CK | 34.70±0.97 a | 19.83±0.84 c | 6.58±0.54 b | 112.82±8.45 b |
| | $T_0$ | 25.60±0.72 d | 17.30±0.55 d | 5.60±0.90 d | 83.16±6.52 d |
| | $T_{1.0}$ | 30.40±1.24 c | 20.50±0.76 b | 6.42±0.71 c | 96.55±7.27 c |
| | $T_{2.5}$ | 34.50±0.43 a | 21.60±0.67 a | 7.53±0.42 a | 128.53±4.95 a |
| | $T_{5.0}$ | 32.30±0.86 b | 19.48±0.82 c | 7.00±0.37 ab | 106.34±8.71 bc |
| | $T_{10}$ | 30.20±0.67 c | 17.67±0.33 d | 5.84±0.23 d | 84.11±3.24 d |
| 材料 Material | 处理 Treatment | 远轴面 Abaxial surface | | | |
| | | 气孔密度/($mm^{-2}$) Stomatal density | 气孔长度/μm Stomatal length | 气孔宽度/μm Stomatal width | 气孔面积/$\mu m^2$ Stomatal area |
| ML04 | CK | 30.50±1.54 b | 19.88±0.52 c | 7.21±0.82 b | 137.29±6.52 e |
| | $T_0$ | 26.30±1.25 d | 16.56±0.84 d | 6.00±0.55 c | 124.48±8.34 f |
| | $T_{1.0}$ | 28.00±0.97 c | 23.21±0.35 ab | 7.12±0.63 b | 176.38±5.65 c |
| | $T_{2.5}$ | 36.50±0.78 a | 24.90±0.77 a | 9.02±0.74 a | 209.28±6.43 a |
| | $T_{5.0}$ | 30.20±0.56 b | 24.60±0.96 a | 8.73±0.91 a | 199.93±8.94 b |
| | $T_{10}$ | 26.50±0.80 d | 22.60±0.54 b | 8.65±0.54 a | 166.70±7.52 d |
| ML35 | CK | 40.40±0.91 b | 19.01±0.81 b | 8.25±0.82 bc | 134.29±2.43 b |
| | $T_0$ | 32.10±0.62 d | 15.64±0.43 e | 6.82±0.71 d | 118.52±5.34 d |
| | $T_{1.0}$ | 39.50±0.77 b | 18.92±0.67 c | 7.50±0.35 c | 136.21±6.42 b |
| | $T_{2.5}$ | 43.30±1.16 a | 21.09±0.25 a | 10.40±0.44 a | 153.12±8.24 a |
| | $T_{5.0}$ | 36.70±1.07 c | 18.47±0.77 c | 8.85±0.52 b | 124.06±7.63 c |
| | $T_{10}$ | 33.30±0.85 d | 17.84±0.63 d | 8.05±0.71 c | 120.52±2.31 d |

'ML04'叶片近轴面的气孔密度、长度、宽度和面积在 $T_0$ 处理下分别比 CK 显著降低 24.31%，6.17%，8.00% 和 7.54%，在各浓度 ABA 处理下均显著高于 $T_0$，其中 $T_{2.5}$ 处理比 $T_0$ 处理分别显著提高 36.79%，49.08%，69.81% 和 100.44%（$P<0.05$）；除 $T_{10}$ 处理气孔密度外，各浓度 ABA 处理'ML04'叶片远轴面的气孔密度、长度、宽度和面积均显著高于 $T_0$。

'ML35'叶片近轴面的气孔密度、长度、宽度和面积在 $T_0$ 处理下分别比 CK 显著降低 26.22%，

12.77%,14.91%和26.69%;叶片气孔密度在各浓度ABA处理下均显著高于$T_0$处理,气孔长度、宽度和面积在$T_{1.0}$、$T_{2.5}$、$T_{5.0}$处理下也显著高于$T_0$处理,但在$T_{10}$处理下与$T_0$差异不显著。'ML35'叶片远轴面的气孔密度、长度、宽度和面积在$T_0$处理下分别比CK显著降低20.54%,17.72%,17.28%和11.74%,在$T_{1.0}$、$T_{2.5}$、$T_{5.0}$处理下均显著高于$T_0$处理,在$T_{2.5}$处理下又均显著高于其他浓度ABA处理和CK;$T_{10}$处理下气孔长度、宽度和面积也均显著高于$T_0$处理($P<0.05$)。

### 2.3 ABA对NaCl胁迫下马蔺叶片光合气体交换参数的影响

表3表明,马蔺种质'ML04'和'ML35'叶片净光合速率($P_n$)、气孔导度($G_s$)、蒸腾速率($T_r$)、胞间$CO_2$浓度($C_i$)和水分利用效率(WUE)在$T_0$处理下均比CK显著降低,'ML04'降幅分别为32.28%,27.77%,25.52%,6.93%和8.98%,'ML35'降幅分别为38.35%,31.43%,24.48%,7.46%和18.40%。

'ML04'和'ML35'叶片$P_n$、$G_s$、$T_r$、$C_i$和WUE在喷施不同浓度ABA后大多比$T_0$处理不同程度提高,并在$T_{1.0}$、$T_{2.5}$、$T_{5.0}$处理下增幅均达到显著水平($P<0.05$),且均随ABA浓度升高呈先上升后下降趋势,在$T_{2.5}$处理下达到最高值。'ML04'和'ML35'叶片$P_n$、$T_r$和$G_s$在$T_{2.5}$处理下显著高于其他浓度ABA处理($P<0.05$),甚至与CK相近($P>0.05$)。'ML04'叶片$C_i$在各浓度ABA处理下显著高于$T_0$,且各浓度ABA处理之间总体无显著差异;'ML35'叶片$C_i$在$T_{2.5}$、$T_{5.0}$、$T_{10}$处理下显著高于$T_0$和$T_{1.0}$处理。'ML04'和'ML35'叶片WUE在$T_{1.0}$、$T_{2.5}$、$T_{5.0}$处理下显著高于$T_0$,在$T_{10}$处理下与$T_0$无显著差异;$T_{2.5}$处理均显著高于CK($P<0.05$),$T_{5.0}$处理均与CK无显著差异。

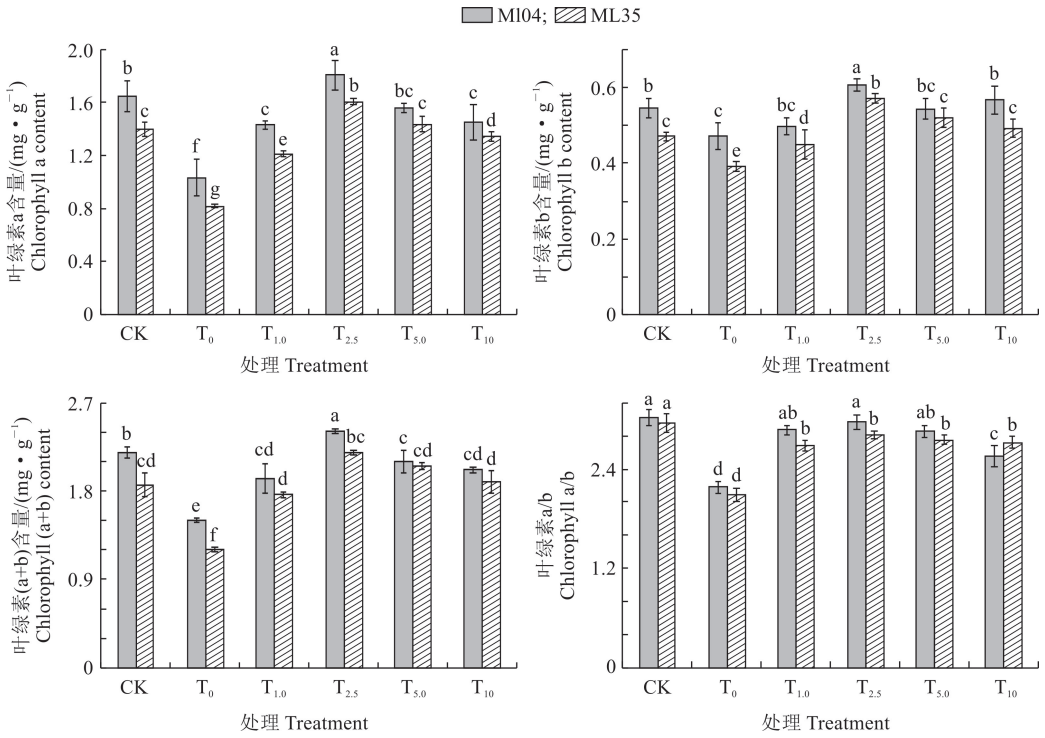
**表3 ABA对NaCl胁迫下马蔺叶片光合气体交换参数的影响**

Table 3 Effects of ABA on the leaf gas exchange parameters of *I. lactea* seedlings under NaCl stress

| 材料 Material | 处理 Treatment | $P_n$/($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) | $G_s$/($mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) | $T_r$/($mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) | $C_i$/($\mu mol \cdot mol^{-1}$) | WUE/($\mu mol \cdot mmol^{-1}$) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| ML04 | CK | 10.53±0.15 a | 243.67±29.78 a | 6.31±0.81 a | 442.33±13.32 a | 1.67±0.15 b |
| | $T_0$ | 7.13±0.39 c | 176.00±25.65 c | 4.70±0.53 d | 411.67±10.97 d | 1.52±0.19 c |
| | $T_{1.0}$ | 8.67±0.33 b | 189.00±14.90 b | 5.08±0.29 b | 433.00±9.96 b | 1.71±0.13 ab |
| | $T_{2.5}$ | 10.82±0.14 a | 248.87±1.98 a | 6.23±0.07 a | 434.67±4.47 b | 1.74±0.06 a |
| | $T_{5.0}$ | 8.40±0.35 b | 190.67±20.59 b | 5.01±0.44 bc | 431.00±9.21 bc | 1.68±0.12 b |
| | $T_{10}$ | 7.20±0.33 c | 179.00±21.51 c | 4.94±0.09 cd | 429.33±6.57 c | 1.46±0.10 c |
| ML35 | CK | 10.17±0.56 a | 228.00±1.45 a | 6.25±0.02 a | 433.67±4.67 a | 1.63±0.09 b |
| | $T_0$ | 6.27±0.09 d | 156.33±2.21 d | 4.72±0.07 d | 401.33±23.67 d | 1.33±0.36 d |
| | $T_{1.0}$ | 8.83±0.12 b | 178.67±1.54 b | 5.44±0.06 b | 417.33±2.19 c | 1.62±0.03 c |
| | $T_{2.5}$ | 10.77±0.06 a | 224.67±0.58 a | 5.97±0.01 a | 427.00±0.78 b | 1.80±0.01 a |
| | $T_{5.0}$ | 8.33±0.23 b | 169.67±0.78 c | 4.89±0.49 c | 424.33±12.34 b | 1.70±0.20 b |
| | $T_{10}$ | 7.27±0.89 bc | 166.33±0.23 c | 4.70±0.64 d | 421.33±9.29 b | 1.55±0.08 cd |

### 2.4 ABA对NaCl胁迫下马蔺叶片叶绿素含量的影响

从图1可知,马蔺叶片叶绿素a、叶绿素b、叶绿素(a+b)含量和叶绿素a/b在$T_0$处理下均显著低于相应CK和ABA处理组,'ML04'分别比CK显著降低37.51%,13.39%,31.51%和27.85%,'ML35'分别比CK显著降低41.49%,16.97%,35.30%和29.54%。随ABA浓度增加,马蔺叶片叶绿素a、叶绿素b、叶绿素(a+b)含量均呈先增加后减少趋势,并均在$T_{2.5}$处理时达到最大值,且大多与其他ABA浓度处理差异显著,此时'ML04'分别比$T_0$显著提高75.20%,28.60%和60.53%,'ML35'则分别比$T_0$显著提高96.90%,46.01%和80.40%。马蔺叶片叶绿素a/b随ABA浓度增加也呈先升后降趋势,也均在$T_{2.5}$处理时最大,但此时'ML04'叶绿素a/b与$T_{1.0}$和$T_{5.0}$处理差异不显著,仅显著高于$T_{10}$处理;而$T_{2.5}$处理'ML35'叶绿素a/b与$T_{1.0}$、$T_{5.0}$和$T_{10}$处理均无显著差异。2个种质之间相比较,'ML04'的叶片叶绿素a、叶绿素b和叶绿素(a+b)含量均高于相应'ML35'。




图柱上标不同小写字母表示处理间或者种质间差异显著($P<0.05$)。

Different lowercase letters on the bar indicate significant difference among materials or treatments ($P<0.05$).

图 1　ABA 对 NaCl 胁迫下马蔺叶片叶绿素含量及比值的影响

Fig. 1　Effects of ABA on the chlorophyll content and ratio of *I. lactea* leaves under NaCl stress

## 3　讨　论

### 3.1　马蔺幼苗生长、叶片气孔特征及光合性能对盐胁迫的响应特征

盐胁迫是严重影响植物生长和产量的主要非生物胁迫因素之一。盐胁迫会给植物带来离子胁迫、渗透胁迫和氧化胁迫，导致植物生长发育缓慢，甚至死亡[20]。已有研究表明，盐胁迫下植物的株高和生物量均会受到抑制，盐胁迫也使外界环境渗透势降低，植物吸收水分困难，膨压降低，进而影响植物地上部分生长，如株高、叶面积降低及干物质积累减少等，如盐胁迫下高羊茅(*Festuca arundinacea*)株高下降，银边吊兰生物量下降，大豆(*Giycine max*)和黄花草木樨(*Melilotus officinalis*)的株高和生物量下降[21-23]。本研究中，150 mmol/L NaCl 胁迫($T_0$)使 2 份马蔺种质材料的幼苗株高和生物量显著降低，均产生不同程度的盐害，其中‘ML04’的盐害症状比‘ML35’轻，表明‘ML04’比‘ML35’更耐盐。

气孔是叶片的重要器官，是植物同外界环境进行水分和气体交换的重要通道。在盐胁迫条件下，植物可通过调整叶片气孔密度和气孔面积适应逆境。已有研究结果表明，盐胁迫下植物叶片气孔密度降低，气孔开度变小及单个气孔不均匀关闭等，进而气孔导度下降，最终导致叶片 $P_n$ 下降[24]；而也有研究发现，盐胁迫条件下叶片的气孔密度增加，单个气孔的长度、宽度和面积显著减小[18]。如任安祥等[25]研究表明盐胁迫会引起三色苋(*Amaranthus tricolor*)叶片气孔密度显著降低和部分气孔关闭；郭丽丽等[26]研究发现盐胁迫导致番茄(*Lycopersicon esculentum*)气孔密度和单个气孔开度显著减小。目前关于植物气孔密度和气孔面积对盐胁迫的响应研究尚未得到一致的结论。本研究发现，盐胁迫导致马蔺气孔密度、长度、宽度和面积显著减少，与任安详等[25]和郭丽丽等[26]的研究结果相同。本研究中，$T_0$ 处理下‘ML04’远轴面的气孔密度和气孔面积分别较对照降低 13.77% 和 9.33%，‘ML35’则较对照分别降低 20.54% 和 11.74%，即‘ML04’的气孔密度和气孔面积降幅明显低于‘ML35’，这些结果说明‘ML04’在盐胁迫条件下能够较好保持其气孔密度和气孔面积，使得‘ML04’材料能够保持恒定的气孔导度，保持 $CO_2$ 的吸收率，使得其耐盐性强于‘ML35’。

光合作用是植物生长发育的物质和能量基础，主要依赖于水、光和 $CO_2$ 等因素。研究表明，在盐

胁迫下,植物叶片气孔关闭,吸收的 $CO_2$ 减少,致使光合速率降低[24,27],这种引起光合速率下降的情况被称为光合作用的气孔因素限制;除此以外,盐胁迫还可使植物叶片叶绿素受损,使光合反应位点碳同化过程相关酶活性降低或者失活,致使光合速率下降的情况被称为非气孔因素限制。研究认为,逆境条件下,植物净光合速率的降低主要是由气孔因素和非气孔因素导致,且 2 种限制因素同时存在[18]。本研究结果表明,$T_0$ 处理马蔺叶片的 $P_n$ 和 $G_s$ 均显著低于对照,且其叶绿素含量也显著低于对照,表明 NaCl 胁迫下马蔺 $P_n$ 的降低是由气孔限制和非气孔限制共同作用结果。本研究中,'ML35'与'ML04'$P_n$ 在非盐胁迫下(CK)无显著差异,但在 $T_0$ 处理下分别显著降低了 38.35% 和 32.29%,'ML04'降幅较低,表明在 NaCl 胁迫下'ML04'可以更好地调节 $P_n$ 以抵抗逆境,从而可提高水分利用效率以便获得更高的生物量和产量,进一步综合本研究的水分利用效率和生物量数据也正好证实了这一点。

### 3.2 ABA 对马蔺幼苗盐胁迫伤害的缓解效应

逆境相关激素 ABA 在植物应对盐胁迫中起至关重要作用,通过调节光合作用、代谢、内源激素含量和信号通路来减轻盐害[14]。例如,外源 ABA 通过增加苦荞麦(*Fagopyrum tataricum*)幼苗鲜质量缓解盐胁迫的伤害[28];盐胁迫条件下,叶面喷施外源 ABA 的高羊茅株高高于未喷施 ABA 处理[29],喷施外源 ABA 银边吊兰的根冠比、叶面积和生物量也高于未喷施 ABA 处理[13]。本研究中,喷施 ABA 处理均提高了 2 份马蔺幼苗的株高及地上、地下生物量和总生物量,且'ML04'种质增幅高于'ML35',各生长指标随喷施 ABA 浓度增加呈先升后降趋势,并在 ABA 浓度为 2.5 μmol/L 时达到最大值。本研究结果同前人研究结论[13,28-29]基本一致,表明 ABA 增强了马蔺对盐胁迫的耐受能力,缓解了盐胁迫对马蔺生长和营养物质积累的抑制。

研究表明,外施 ABA 能够通过改变气孔的开放程度显著提高植物叶片的 $P_n$、$G_s$ 和 $T_r$[30];外源 ABA 可以通过防御光抑制及保护光合作用来抵抗盐胁迫对菊芋的伤害[10];外源 ABA 通过调整玉米(*Zea mays*)气孔的形态特征及其空间分布格局有效缓解 NaCl 胁迫的伤害[18]。本研究结果表明,叶片喷施 ABA 使 NaCl 胁迫下 2 份马蔺种质材料叶片的气孔密度、气孔长度、气孔宽度、气孔面积及叶绿素含量等均高于相应的未喷施 ABA 处理,并在 ABA 浓度为 2.5 μmol/L 时达到最大,且'ML04'增幅高于'ML35',进而使得 ABA 处理马蔺叶片 $P_n$、$G_s$、WUE 也表现出相同的规律。以上结果说明 ABA 可以通过调整气孔形态及空间分布格局来稳定盐胁迫下 $P_n$、$G_s$、WUE 等来维持马蔺的正常生理活动;同时,ABA 促进了盐胁迫下马蔺叶绿素含量的增加,又说明 ABA 能通过增强类囊体膜的稳定性,并促进马蔺叶片光合色素合成以减缓光合速率降低。

目前关于外源 ABA 如何提高植物耐盐性的机理还没有一致的结论。张钰等[31]对楸树(*Catalpa bungei*)的研究表明外源 ABA 通过降低幼苗叶片细胞膜透性,提高抗氧化酶活性及保持渗透平衡以缓解盐胁迫对楸树幼苗生长的影响,这点在茄子(*Solanum melongena*)和银边吊兰上也得到了证实[13,32]。肖强等[33]对甘薯(*Ipomoea batatas*)的研究表明,外源 ABA 通过维持细胞膜的稳定性,降低膜脂过氧化程度,调节植物细胞的渗透性和离子动态平衡,稳定甘薯幼苗叶片的光合作用来提高其耐盐性。也有研究表明,转录因子 MYB、bHLH 和 WRKY 等可能参与了 ABA 提高二色补血草幼苗的耐盐性,外源 ABA 可通过改善光合作用、增加 $Na^+$ 分泌和调节生理响应以缓解盐胁迫对二色补血草幼苗生长的抑制[6]。

外源 ABA 缓解盐胁迫对植物生长发育的损伤过程是一个复杂的生理生化过程,其中涉及一系列生理生化参数的变化。然而,遗憾的是本研究中并没有探讨 NaCl 胁迫下 ABA 对马蔺叶片 $Na^+$、丙二醛、脯氨酸含量和细胞质膜透性及抗氧化酶活性等生理指标的影响。因此,由于本试验供试材料、测定指标和 ABA 浓度及 NaCl 浓度的局限性,本研究得出的适宜 ABA 浓度是否可以提高其他盐浓度胁迫下马蔺种质资源的耐盐性,以及筛选出适用于实际推广应用的 ABA 浓度,还需要今后进一步研究和验证。

## 4 结 论

150 mmol/L NaCl 胁迫显著抑制了 2 份马蔺种质材料的生长,且'ML35'的盐害反应严重,'ML04'的盐害反应较小。喷施 1.0~10 μmol/L ABA 溶液增加了 2 份种质材料的耐盐性,且对'ML04'耐盐性的增强效果优于'ML35'。ABA 溶液通过增加马蔺株高和生物量以维护其正常生长和形态结构建成,同时可通过调整气孔形态及其空间分布格局优化气体交换过程,缩小叶绿素含量降幅以增强其光

合作用，进而缓解盐胁迫，提高马蔺幼苗的耐盐性。本试验的 4 个 ABA 浓度中，以 2.5 μmol/L ABA 溶液喷施效果最佳，是提高马蔺耐盐性的较适宜浓度。

## [参考文献]


[1] FAO. Global map of salt-affected soils (GSASmap)[EB/OL]. (2021-10-21)[2024-09-10]. https://www.fao.org/soils-portal/data-hub/soil-maps-and-databases/global-map-of-salt-affected-soils/en/.

[2] LI J G, PU L J, HAN M F, et al. Soil salinization research in China: advances and prospects[J]. Journal of Geographical Sciences, 2014, 24(5): 943-960.

[3] CHEN Z, WANG Q Z. Graphene ameliorates saline-alkaline stress-induced damage and improves growth and tolerance in alfalfa (*Medicago sativa* L.)[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2021, 163: 128-138.

[4] KIANI-POUYA A, RASOULI F, RABBI B, et al. Stomatal traits as a determinant of superior salinity tolerance in wild barley [J]. Journal of Plant Physiology, 2020, 245: 153108.

[5] FLOWERS T J, COLMER T D. Salinity tolerance in halophytes [J]. New Phytologist, 2008, 179(4): 945-963.

[6] ZHU Z H, LIU Y, WANG Y X, et al. Integrated physio-biochemical and transcriptomic analyses reveal the mechanism underlying ABA-mediated alleviation of salt stress in *Limonium bicolor* seedlings[J]. Environmental and Experimental Botany, 2024, 220: 105707.

[7] 孙广玉，蔡淑燕，胡彦波，等. 盐碱地马蔺光合生理特性的研究[J]. 植物研究，2006，26(1)：75-79.
SUN G Y, CAI S Y, HU Y B, et al. Physiological characteristics of photosynthesis in *Iris lactea* Pall. var. *chinensis* (Fisch.) Koidz. grown in salt and alkali soil[J]. Bulletin of Botanical Research, 2006, 26(1): 75-79.

[8] 田小霞，李丽，毛培春，等. 锌胁迫下马蔺种质材料的耐受性与生理响应[J]. 应用与环境生物学报，2017，23(1)：67-76.
TIAN X X, LI L, MAO P C, et al. Tolerance and physiological responses of *Iris lactea* var. *chinensis* germplasm under zinc stress[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2017, 23(1): 67-76.

[9] 刘清泉，张永侠，王银杰，等. 马蔺 *IlWRKY28* 基因的克隆与表达分析[J]. 西北植物学报，2020，40(9)：1490-1497.
LIU Q Q, ZHANG Y X, WANG Y J, et al. Cloning and expression analysis of the *IlWRKY28* gene in *Iris lactea* var. *chinensis*[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2020, 40(9): 1490-1497.

[10] YAN K, BIAN T T, HE W J, et al. Root abscisic acid contributes to defending photoinibition in Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) under salt stress[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2018, 19(12): 3934.

[11] SAH S K, REDDY K R, LI J X. Abscisic acid and abiotic stress tolerance in crop plants[J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 571.

[12] XIE R J, PAN X T, ZHANG J, et al. Effect of salt-stress on gene expression in *Citrus* roots revealed by RNA-seq[J]. Functional & Integrative Genomics, 2018, 18(2): 155-173.

[13] 宁朋，王菲，肖雨，等. 外源 ABA 与盐胁迫对银边吊兰生长及生理特性的影响[J]. 江西农业大学学报，2021，43(2)：287-295.
NING P, WANG F, XIAO Y, et al. Effects of ABA and salt stress on the growth and physiological characteristics of *Chlorophytum comosum* var. *variegatum*[J]. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 2021, 43(2): 287-295.

[14] SARKAR B, BANDYOPADHYAY P, DAS A, et al. Abscisic acid priming confers salt tolerance in maize seedlings by modulating osmotic adjustment, bond energies, ROS homeostasis, and organic acid metabolism[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2023, 202: 107980.

[15] BHARATH P, GAHIR S, RAGHAVENDRA A S. Abscisic acid-induced stomatal closure: an important component of plant defense against abiotic and biotic stress[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 615114.

[16] DASZKOWSKA-GOLEC A, SZAREJKO I. Open or close the gate-stomata action under the control of phytohormones in drought stress conditions[J]. Frontiers in Plant Science, 2013, 4: 138.

[17] GUO Q, TIAN X X, MAO P C, et al. Functional characterization of IlHMA2, a $P_{1B2}$-ATPase in *Iris lactea* response to Cd [J]. Environmental and Experimental Botany, 2019, 157: 131-139.

[18] 张浩，吴子龙，付伟，等. 外源脱落酸对 NaCl 盐胁迫下玉米幼苗生长、气孔特征及光合性能的影响[J]. 生态学杂志，2021，40(7)：2005-2015.
ZHANG H, WU Z L, FU W, et al. Effects of exogenous abscisic acid (ABA) on the growth, stomatal traits, and photosynthesis of maize seedlings under NaCl stress[J]. Chinese Journal of Ecology, 2021, 40(7): 2005-2015.

[19] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京：高等教育出版社，2006.
GAO J F. The guidance of plant physiology experiments[M]. Beijing: Higher Education Press, 2006.

[20] 华智锐. 外源甜菜碱对盐胁迫下千屈菜种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版)，2022，50(9)：119-126.
HUA R Z. Effects of exogenous glycine betaine on *Lythrum salicaria* seed germination and seedling growth under salt stress[J]. Journal of Northwest A&F University (Nat. Sci. Ed.), 2022, 50(9): 119-126.

[21] 朱义，谭贵娥，何池全，等. 盐胁迫对高羊茅(*Festuca arundinacea*)幼苗生长和离子分布的影响[J]. 生态学报，2007，27(12)：5447-5454.
ZHU Y, TAN G E, HE C Q, et al. Effect of salinization on growth and ion homeostasis in seedlings of *Festuca arundinacea*[J]. Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(12): 5447-5454.

[22] 刘谢香，常汝镇，关荣霞，等. 大豆出苗期耐盐性鉴定方法建

立及耐盐种质筛选[J]. 作物学报,2020,46(1):1-8.
LIU X X,CHANG R Z,GUAN R X,et al. Establishment of screening method for salt tolerant soybean at emergence stage and screening of tolerant germplasm[J]. Acta Agronomica Sinica,2020,46(1):1-8.

[23] 田小霞,许明爽,郑明利,等. 黄花草木樨苗期抗旱性鉴定及抗旱指标筛选[J]. 干旱区资源与环境,2021,35(10):120-127.
TIAN X X,XU M S,ZHENG M L,et al. Drought resistance identification and drought resistance indices screening for *Melilotus officinalis* resources at seedling stage[J]. Journal of Arid Land Resources and Environment,2021,35(10):120-127.

[24] SHABALA L,MACKAY A,TIAN Y,et al. Oxidative stress protection and stomatal patterning as components of salinity tolerance mechanism in quinoa (*Chenopodium quinoa*)[J]. Physiologia Plantarum,2012,146(1):26-38.

[25] 任安祥,王羽梅. 盐胁迫对三色苋叶片气孔分化及开闭的影响[J]. 园艺学报,2010,37(3):479-484.
REN A X,WANG Y M. Effects of salt stress on stomatal differentiation and movements of amaranth (*Amaranthus tricolor* L.) leaves[J]. Acta Horticulturae Sinica,2010,37(3):479-484.

[26] 郭丽丽,郝立华,贾慧慧,等. NaCl胁迫对2种番茄气孔特征、气体交换参数和生物量的影响[J]. 应用生态学报,2018,29(12):3949-3958.
GUO L L,HAO L H,JIA H H,et al. Effects of NaCl stress on stomatal traits,leaf gas exchange parameters,and biomass of two tomato cultivars[J]. Chinese Journal of Applied Ecology,2018,29(12):3949-3958.

[27] HETHERINGTON A M,WOODWARD F I. The role of stomata in sensing and driving environmental change[J]. Nature,2003,424(6951):901-908.

[28] LI X Y,WU Z H,XIAO S Y,et al. Characterization of abscisic acid (ABA) receptors and analysis of genes that regulate rutin biosynthesis in response to ABA in *Fagopyrum taricum*[J]. Plant Physiology and Biochemistry,2020,157:432-440.

[29] 李振华,刘容,张馨馨,等. 外源脱落酸增强高羊茅耐盐性的作用[J]. 北方园艺,2022(7):66-75.
LI Z H,LIU R,ZHANG X X,et al. Effects of exogenous abscisic acid on enhancing salt tolerance of *Festuca arundinacea*[J]. Northern Horticulture,2022(7):66-75.

[30] 刘小金,徐大平,杨曾奖,等. 脱落酸对檀香幼苗生长、光合及叶片抗氧化酶活性的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版),2016,40(3):57-62.
LIU X J,XU D P,YANG Z J,et al. Effects of abscisic acid on growth,photosynthesis and antioxidant enzyme activities of *Santalum album* seedlings[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition),2016,40(3):57-62.

[31] 张钰,陈慧,王改萍. 外源ABA对楸树幼苗NaCl胁迫的缓解效应及其生长生理响应特征[J]. 西北植物学报,2023,43(6):996-1005.
ZHANG Y,CHEN H,WANG G P. Alleviating effects of exogenous ABA on *Catalpa bungei* seedlings under NaCl stress and growth physiological response characteristics[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica,2023,43(6):996-1005.

[32] 汤日圣,唐现洪,钟雨,等. 生物源脱落酸(ABA)提高茄苗抗旱能力的效果及机理[J]. 江苏农业学报,2006,22(1):10-13.
TANG R S,TANG X H,ZHONG Y,et al. Effect of natural ABA on increasing drought resistance and its mechanism in eggplant seedling[J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences,2006,22(1):10-13.

[33] 肖强,王刚,衣艳君,等. 外源脱落酸增强甘薯幼苗耐盐性的作用[J]. 植物营养与肥料学报,2016,22(1):201-208.
XIAO Q,WANG G,YI Y J,et al. Enhancing the salt tolerance of sweet potato seedlings through exogenous abscisic acid[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizer,2016,22(1):201-208.

(责任编辑:李小平 裴阿卫)