

# 盐胁迫对小麦代换系渗透调节物质的影响及染色体效应

靖姣姣<sup>1,2</sup>, 张颖<sup>1,2</sup>, 白志英<sup>1,2</sup>, 李存东<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>河北农业大学生命科学学院, 保定 071000; <sup>2</sup>河北省作物生长调控实验室, 保定 071000)

**摘要:**以中国春-Synthetic 6x 小麦染色体代换系及其亲本为材料, 设置对照(0 mmol/L NaCl)和盐胁迫(150 mmol/L NaCl) 2 个处理, 通过测定不同盐处理条件下代换系幼苗渗透调节物质 Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup>、可溶性糖、可溶性蛋白及脯氨酸含量变化, 探讨盐胁迫对小麦代换系幼苗渗透调节物质的影响, 并对其调控相关特性的基因进行染色体定位。结果表明, 在盐胁迫条件下, 小麦代换系的无机渗透调节物质 Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup> 含量明显升高, 有机渗透调节物质可溶性糖、可溶性蛋白及脯氨酸含量显著增加。对相关性的染色体定位分析表明, Synthetic 6x 的 1A、2A、3B、7B、1D、4D 和 7D 染色体上存在抑制 Na<sup>+</sup> 含量升高的基因, 4A、7A 染色体上可能存在使 K<sup>+</sup> 含量升高的基因; 6A、7A 和 7D 染色体上可能存在使可溶性糖含量升高的基因, 1A、2A、4A 和 6A 染色体上可能存在使可溶性蛋白含量升高的基因, 7A、6D 染色体上可能存在使脯氨酸含量升高的基因。即 Synthetic 6x 的第 4、7 染色体(4A、4D; 7A、7D)上可能含有调控无机调节物质的基因, 第 6 染色体上(6A、6D)可能含有调控有机渗透调节物质的基因。

**关键词:**小麦代换系; 盐胁迫; 渗透调节; 染色体效应

## The Effects of Salt Stress on Osmoregulation Substance and Chromosome of Wheat Substitution Lines

JING Jiao-jiao<sup>1,2</sup>, ZHANG Ying<sup>1,2</sup>, BAI Zhi-ying<sup>1,2</sup>, LI Cun-dong<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>College of Life Sciences, Hebei Agricultural University, Baoding 071000;

<sup>2</sup>Crop Growth Regulation Lab of Hebei Province, Baoding 071000)

**Abstract:** Wheat substitution lines between Chinese Spring and Synthetic 6x under the treatments of control (0 mmol/L NaCl) and salt stress (150 mmol/L NaCl) were studied to research the effect of salt stress on the changes of Na<sup>+</sup> content, K<sup>+</sup> content, soluble sugar content, soluble protein content, proline content and to locate the genes controlling the relative characters. The results showed that contents of K<sup>+</sup> and Na<sup>+</sup> increased under salt treatment comparing to control. The organic osmotic substance of wheat substitution lines also increased significantly under salt tolerance. Chromosome location of relative characters showed that the genes inhibiting Na<sup>+</sup> content might be located on 1A, 2A, 3B, 7B, 1D, 4D and 7D chromosome and increasing K<sup>+</sup> content might be existed on 4A and 7A chromosome of Synthetic 6x, genes promoting soluble sugar content might be located on 6A, 7A, and 7D chromosome and increasing soluble protein content might be exist on 1A, 2A, 4A, and 6A chromosomes and the genes promoting proline content might be located on 7A and 6D chromosome of Synthetic 6x. In sum, the fourth and seventh chromosomes (4A, 4D; 7A, 7D) Synthetic 6x might contain the genes regulated inorganic substances and the sixth chromosome (6A, 6D) might contain organic osmotic regulation genes.

收稿日期: 2014-07-29 修回日期: 2014-09-11 网络出版日期: 2015-06-10

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20150610.1611.012.html>

基金项目: 河北省自然科学基金项目(C2011204016)

第一作者主要从事植物资源利用与开发研究。E-mail: 15230283706@163.com

通信作者: 白志英, 主要从事植物资源利用与开发研究。E-mail: zhiyingbai@126.com

李存东, 主要从事作物生理生态研究。E-mail: nxylcd@mail.hebau.edu.cn

**Key words:** substitution lines; salt stress; osmoregulation; chromosome effect

土壤盐渍化是影响农业生产、造成作物大幅度减产的主要因素之一。近年来,由于化肥的大量使用和不合理灌溉,土壤盐渍化程度正在日益加剧。小麦(*Triticum aestivum*)是世界重要的粮食作物之一,为满足日益增长的人口对粮食的需求,研究小麦的抗盐性以及筛选抗盐品种已成为当今国内外专家的研究热点。研究表明,盐胁迫主要通过渗透胁迫和离子胁迫以及由此引起的营养不均衡影响小麦的生长和发育,而渗透调节是小麦适应盐胁迫的重要方式,因此探讨盐胁迫对小麦渗透调节物质的影响具有重要的理论意义和实践价值<sup>[1]</sup>。所谓渗透调节,是指植物在渗透胁迫条件下,细胞中有活性且无毒害作用的溶质的主动增长,使得细胞浓度增大,渗透势降低,使其在低渗透势生境中仍能吸收水分,保证植物正常生长发育。植物渗透调节的方式有两种:一是在细胞中吸收和积累无机盐( $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$ );二是在细胞中合成有机溶质(可溶性蛋白质、可溶性糖、有机酸等),以调节细胞内的渗透势,维持水分平衡,还可以保护细胞内许多重要代谢活动所需的酶类活性<sup>[2]</sup>。无机调节物质( $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$ )参与渗透调节,主要通过选择性吸收钾而不是钠元素。研究表明,耐盐小麦品种保持较低的钠水平和较高的钾钠比<sup>[3-4]</sup>,小麦积累钾能力的强弱与其抗盐能力呈正相关<sup>[5]</sup>。在渗透调节过程中,除了无机离子参与渗透胁迫调节外,植物自身合成的有机渗透调节物质也起到了非常重要的作用。在盐胁迫条件下,可溶性糖能够避免小麦体内细胞渗透失衡,维持细胞膜稳定,积累的可溶性糖越多,其抗盐性就越强<sup>[6]</sup>。可溶性蛋白也是一种重要的渗透调节剂,盐胁迫同样会促进小麦体内蛋白质的合成,导致其含量增加,从而调节细胞内的渗透势,维持水分平衡<sup>[7]</sup>。脯氨酸是蛋白质的组分之一,主要以游离状态广泛存在于小麦中,具有较强的水合能力,其含量的积累与小麦的抗盐性密切相关,是小麦为了应对抗盐胁迫而采取的一种保护性措施<sup>[8-9]</sup>。

染色体代换系是一个物种或品种的个别染色体代换另一个物种或品种相应染色体所产生的品系,小麦全套品种间染色体代换系有21个成员,每个成员与受体之间仅有一条染色体差异,是研究个别染色体遗传调控效应的好材料。J. M. Mor-

gan<sup>[10]</sup>利用中国春-埃及红代换系,把渗透调节基因定位在7A染色体上。G. Galiba等<sup>[11]</sup>以缺少2A(CS)/2A(CD)、2B(CS)/2B(CD)的CS(recipient)/CappelleDesprese(donor)染色体代换系为材料,发现了第5同源群上促进精氨酸和脯氨酸积累的基因,并将其定位在5A、5D染色体上。中国春(CS)-Synthetic 6x的21个代换系是将供体品种Synthetic 6x的21条染色体导入受体品种中国春所产生的,父本Synthetic 6x与母本中国春存在较大的遗传差异,父本Synthetic 6x的A、B染色体来自四倍体小麦(硬粒小麦),D染色体来自粗山羊草,具有极其丰富的遗传多样性,蕴含着丰富的抗逆基因,在小麦遗传改良中具有良好的利用价值<sup>[12]</sup>。近年来,本课题组已利用该代换系开展了干旱和低磷胁迫对其生理性状、产量性状的影响及染色体效应研究<sup>[13-15]</sup>,而关于盐胁迫对该代换系渗透调节物质影响的研究还未见报道。因此,本试验以中国春-Synthetic 6x代换系为材料,研究盐胁迫对小麦代换系幼苗渗透调节物质的影响,并对调控相关性状的基因进行染色体定位,为耐盐基因型的选育和遗传改良提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料与处理

采用中国春-Synthetic 6x小麦染色体代换系及其亲本(由John Innes Centre, Norwich Research Park, Colney, Norwich NR4 7UH, U. K. 提供)为材料。

试验于2012-2013年在河北农业大学试验站进行,采用霍格兰营养液水培法。试验时首先选取饱满、均匀的小麦种子30粒,经0.11%升汞消毒10 min,用去离子水冲洗并浸泡24 h后,均匀摆放在铺有滤纸的培养皿中,置于光照培养箱中( $20 \pm 2$ ) °C下培养,每天用去离子水浇灌,培养幼苗7 d后,去掉胚乳,选择生长势一致的健壮幼苗,然后移入营养液中进行水培,水培容器为30 cm × 40 cm × 10 cm长方形聚乙烯塑料盆,每盆40株。每3 d通气1次,每7 d更换营养液1次。待幼苗2叶1心时进行盐处理。设置盐浓度为0(对照)的营养液和含有150 mmol/L NaCl的营养液(盐胁迫)2组,3次重复。4叶1心时取叶片进行生理指标测定。

## 1.2 测定项目与方法

$K^+$ 、 $Na^+$  含量采用火焰光度计<sup>[16]</sup>测定。可溶性糖含量采用蒽酮比色法<sup>[17]</sup>测定。可溶性蛋白含量采用考马斯亮蓝法<sup>[17]</sup>测定。脯氨酸含量采用磺基水杨酸法<sup>[17]</sup>测定。

## 1.3 数据分析

采用 Microsoft Excel 2010 和 SPSS v17.0 软件对数据进行统计分析,采用 Duncan's 新复极差法进行差异显著性检测。

## 2 结果与分析

### 2.1 基因型间的差异显著性检验

为了确定各代换系基因型之间是否具有真实差异性,利用 SPSS v17.0 统计软件进行方差分析。发现不同处理的各基因型之间以及区组内之间叶片的  $Na^+$ 、 $K^+$ 、可溶性糖、可溶性蛋白及脯氨酸含量均有极显著差异(表 1),表明可以利用该代换系进行  $Na^+$ 、 $K^+$ 、可溶性糖、可溶性蛋白及脯氨酸含量的染色体定位。

表 1 中国春-Synthetic 6x 小麦染色体代换系及其亲本叶片  $Na^+$ 、 $K^+$ 、可溶性糖、可溶性蛋白及脯氨酸含量的方差分析

Table 1 Variation analysis of  $Na^+$ ,  $K^+$ , soluble sugar, soluble protein and proline contents in leaves of cs-synthetic 6x substitution lines and their parents

项目 Item	变异来源 Variation source	自由度 df	均方(对照) MS( Control)	均方(盐胁迫) MS( Salt stress)	均方(相对值) MS( Ratio)
$Na^+$ 含量 $Na^+$ content	基因型 Genotype	22	0.003 **	0.017 **	700.549 **
	区组内 Intrablock	46	0.000 **	0.001 **	36.588 **
	总数 Total	68			
$K^+$ 含量 $K^+$ content	基因型 Genotype	22	6.278 **	9.800 **	1.836 **
	区组内 Intrablock	46	0.403 **	0.784 **	0.054 **
	总数 Total	68			
可溶性糖含量 Soluble sugar content	基因型 Genotype	22	27.658 **	555.543 **	0.965 **
	区组内 Intrablock	46	2.698 **	19.213 **	0.087 **
	总数 Total	68			
可溶性蛋白含量 Soluble protein content	基因型 Genotype	22	5.695 **	4.995 **	2.404 **
	区组内 Intrablock	46	0.068 **	0.104 **	0.125 **
	总数 Total	68			
脯氨酸含量 Proline content	基因型 Genotype	22	5.163 **	120.578 **	247.149 **
	区组内 Intrablock	46	0.013 **	0.762 **	60.961 **
	总数 Total	68			

\* 和 \*\* 分别表示 0.05 和 0.01 水平差异显著

\* and \*\* mean significant difference at 0.05 and 0.01 level, respectively

### 2.2 盐胁迫对小麦代换系 $Na^+$ 含量的影响及染色体效应

由 2 表可以看出,对照下各代换系钠离子含量较低且较为接近,其含量位于 0.0100(7A)~0.0567(2B)之间,各代换系与中国春相比无显著差异;父本 Synthetic 6x 含量较高,母本含量较低,二者无显著差异。而盐胁迫下  $Na^+$  含量明显升高,其含量位于 0.6017(7D)~0.8900(7A)之间。表明小麦代换系在盐胁迫下受到  $Na^+$  的毒害作用,从而导致细胞内积累了过多的  $Na^+$ 。盐胁迫下,不同代换系之间积累  $Na^+$

的含量各不相同,父本 Synthetic 6x 含量最低,母本含量较高,二者呈现显著差异。此外,父本 Synthetic 6x 的相对  $Na^+$  含量亦显著低于母本中国春,表明父本具有较高的抗盐性,而母本抗盐性较弱。与中国春相比而言,1A、2A、6A、3B、7B、1D、2D、3D、4D、5D 和 7D 代换系  $Na^+$  含量显著或极显著降低,1A、2A、5A、1B、2B、3B、5B、6B、7B、1D、4D 和 7D 代换系的相对  $Na^+$  含量显著或极显著降低。由此表明, Synthetic 6x 的 1A、2A、3B、7B、1D、4D 和 7D 染色体上可能存在盐胁迫下抑制  $Na^+$  含量增加的基因。

表 2 盐胁迫和对照条件下中国春-Synthetic 6x 代换系及其亲本 Na<sup>+</sup> 含量的变化Table 2 Na<sup>+</sup> content changes of Chinese Spring-Synthetic 6x substitution lines and their parents under salt stress and control conditions (mmg/g)

基因型 Genotypes	对照 Control	盐胁迫 Salt stress	相对值 Ratio	基因型 Genotypes	对照 Control	盐胁迫 Salt stress	相对值 Ratio
1A	0.0300 ± 0.005	0.6883 ± 0.021 <sup>-</sup>	22.9433 ± 4.182 <sup>--</sup>	6B	0.0400 ± 0.002	0.7400 ± 0.010	18.5000 ± 1.581 <sup>--</sup>
2A	0.0250 ± 0.002	0.6867 ± 0.023 <sup>-</sup>	27.468 ± 3.547 <sup>--</sup>	7B	0.0233 ± 0.001	0.6767 ± 0.026 <sup>-</sup>	29.0429 ± 1.088 <sup>--</sup>
3A	0.0183 ± 0.001	0.7500 ± 0.050	40.9836 ± 3.861	1D	0.0200 ± 0.002	0.6667 ± 0.020 <sup>-</sup>	33.3350 ± 1.024 <sup>--</sup>
4A	0.0183 ± 0.001	0.7550 ± 0.007	41.2568 ± 4.653	2D	0.0167 ± 0.001	0.6783 ± 0.039 <sup>-</sup>	40.6167 ± 4.314
5A	0.0250 ± 0.002	0.7000 ± 0.017	28.0000 ± 2.810 <sup>--</sup>	3D	0.0167 ± 0.001	0.6650 ± 0.021 <sup>--</sup>	39.8203 ± 4.096
6A	0.0117 ± 0.001	0.6867 ± 0.004 <sup>-</sup>	58.6923 ± 7.894	4D	0.0200 ± 0.003	0.6617 ± 0.021 <sup>--</sup>	33.0850 ± 1.063 <sup>--</sup>
7A	0.0100 ± 0.001	0.8900 ± 0.011	89.000 ± 1.1540	5D	0.0150 ± 0.001	0.6217 ± 0.018 <sup>--</sup>	41.4467 ± 1.222
1B	0.0200 ± 0.003	0.7117 ± 0.040	35.5850 ± 2.220 <sup>-</sup>	6D	0.0200 ± 0.002	0.7533 ± 0.008	37.6650 ± 1.594
2B	0.0567 ± 0.004	0.6933 ± 0.042	12.2275 ± 1.743 <sup>--</sup>	7D	0.0200 ± 0.002	0.6017 ± 0.008 <sup>--</sup>	30.0850 ± 4.976 <sup>--</sup>
3B	0.0250 ± 0.002	0.6033 ± 0.019 <sup>--</sup>	24.1320 ± 3.752 <sup>--</sup>	中国春(CS)	0.0150 ± 0.003	0.7550 ± 0.021	50.3333 ± 1.452
4B	0.0183 ± 0.001	0.7983 ± 0.016	43.6229 ± 4.856	Synthetic 6X	0.0200 ± 0.002	0.5533 ± 0.008 <sup>--</sup>	27.6650 ± 0.440 <sup>--</sup>
5B	0.0250 ± 0.001	0.8033 ± 0.016	32.1333 ± 0.656 <sup>--</sup>				

<sup>-</sup>和<sup>--</sup>分别表示 0.05 和 0.01 水平上显著低于中国春

<sup>-</sup> and <sup>--</sup> mean significantly lower than Chinese Spring at 0.05 and 0.01 level respectively

### 2.3 盐胁迫对小麦代换系 K<sup>+</sup> 含量的影响及染色体效应

K<sup>+</sup> 是植物生长所必需的 3 大营养元素之一,由表 3 可以看出,对照条件下各代换系 K<sup>+</sup> 含量较为接近,其含量位于 4.4000(7A) ~ 10.6333(2A) 之间,除 1A、2A、1B、3B、4B、5B、6B、7B、1D、4D、6D 代换系含量显著或极显著高于中国春外,其余代换系与中国春之间无显著差异;父本 Synthetic 6x 的 K<sup>+</sup> 含量与母本较为接近,二者无显著差异。而盐胁迫下 K<sup>+</sup> 含量明显高于对照,说明小麦代换系通过积累植物所必需的营养元素 K<sup>+</sup> 来调节细胞渗透压,降低细胞内的渗透势,缓解高盐对植物造成的生理干旱,同时 K<sup>+</sup> 的吸收既满足植物体对营养元素的需求又不会造成离子毒害。盐胁迫下,各代换系之间对 K<sup>+</sup> 的吸收存在差异,其含量位于 19.1333(1A) ~ 25.1000(4A) 之间。父本 Synthetic 6x 的 K<sup>+</sup> 含量最高,母本含量较低,二者呈现显著差异。此外,供体 Synthetic 6x 的相对 K<sup>+</sup> 含量亦极显著低于受体中国春。与中国春相比而言,4A、6A、7A、7B 代换系的 K<sup>+</sup> 含量显著或极显著增高,4A、7A 代换系的相对 K<sup>+</sup> 含量显著或极显著升高。由此表明,Synthetic 6x 的 4A、7A 染色体上可能存在盐胁迫下诱导 K<sup>+</sup> 含量

增加的基因。

### 2.4 盐胁迫对小麦代换系可溶性糖含量的影响及染色体效应

如表 4 所示,对照条件下各代换系可溶性糖含量较低,其含量位于 20.2477(6B) ~ 30.8671(4A) 之间,除 4A、4B、5B、5D 代换系可溶性糖含量显著或极显著高于中国春外,其余代换系与中国春之间无显著差异;父本 Synthetic 6x 的可溶性糖含量最高,而母本可溶性糖含量较低,二者呈现极显著差异。而盐胁迫下其可溶性糖含量显著高于对照,说明小麦代换系受到盐胁迫时,不仅积累了无机离子并且也积累了大量可溶性糖来降低细胞内渗透势,缓解高盐环境对其造成的渗透胁迫。盐胁迫下,各代换系之间可溶性糖含量存在差异,其含量位于 66.9825(1A) ~ 106.3206(7A) 之间。父本 Synthetic 6x 的可溶性糖含量最高,而母本可溶性糖含量较低,二者呈现极显著差异。与母本中国春相比,盐胁迫下 3A、5A、6A、7A、2B、7B、1D 和 7D 可溶性糖含量显著或极显著升高。6A、7A 和 7D 的相对可溶性糖含量显著或极显著升高,表明 6A、7A 和 7D 染色体上可能含有盐胁迫条件下诱导可溶性糖含量增加的基因。

表 3 盐胁迫和对照条件下中国春-Synthetic 6x 代换系及其亲本 K<sup>+</sup> 含量的变化Table 3 Changes of K<sup>+</sup> content of Chinese Spring-Synthetic 6x substitution lines and their parents under salt stress and control conditions (mmg/g)

基因型 Genotypes	对照 Control	盐胁迫 Salt stress	相对值 Ratio	基因型 Genotypes	对照 Control	盐胁迫 Salt stress	相对值 Ratio
1A	9.5000 ± 0.360 <sup>++</sup>	19.1333 ± 0.371	2.0140 ± 0.082	6B	9.3000 ± 0.346 <sup>++</sup>	20.4000 ± 0.346	2.1935 ± 0.103
2A	10.6333 ± 0.260 <sup>++</sup>	19.4667 ± 0.656	1.8307 ± 0.085	7B	9.2000 ± 0.378 <sup>++</sup>	24.5000 ± 0.057 <sup>++</sup>	2.6630 ± 0.114
3A	7.6667 ± 0.440	20.3333 ± 0.696	2.6521 ± 0.060	1D	8.40000.100 <sup>+</sup>	20.7000 ± 0.519	2.4642 ± 0.068
4A	5.9000 ± 0.230	25.1000 ± 0.519 <sup>++</sup>	4.2542 ± 0.255 <sup>++</sup>	2D	7.9333 ± 0.133	21.9000 ± 0.519	2.7605 ± 0.080
5A	7.1000 ± 0.440	21.3000 ± 0.404	3.0000 ± 0.146	3D	7.8000 ± 0.115	22.8000 ± 0.923	2.9230 ± 0.142
6A	7.5000 ± 0.264	24.2667 ± 0.352 <sup>++</sup>	3.2355 ± 0.150	4D	9.6333 ± 0.352 <sup>++</sup>	20.8667 ± 0.928	2.1661 ± 0.158
7A	4.4000 ± 0.115	23.6667 ± 0.066 <sup>++</sup>	5.3787 ± 0.155 <sup>++</sup>	5D	7.4667 ± 0.120	19.5333 ± 0.545	2.6160 ± 0.098
1B	8.4000 ± 0.378 <sup>+</sup>	21.7000 ± 0.866	2.5833 ± 0.127	6D	8.9667 ± 0.480 <sup>++</sup>	20.3000 ± 0.519	2.2639 ± 0.160
2B	7.8333 ± 0.437	22.0000 ± 0.115	2.8085 ± 0.148	7D	8.1667 ± 0.520	22.3000 ± 0.057	2.7306 ± 0.167
3B	9.7000 ± 0.838 <sup>++</sup>	22.2667 ± 0.176	2.2955 ± 0.205	中国春(CS)	7.1000 ± 0.208	21.1333 ± 0.405	2.9840 ± 0.131
4B	10.0333 ± 0.589 <sup>++</sup>	21.3333 ± 0.240	2.1262 ± 0.099	Synthetic 6X	7.2000 ± 0.057	25.6667 ± 1.923 <sup>++</sup>	3.5648 ± 0.060 <sup>++</sup>
5B	9.9667 ± 0.145 <sup>++</sup>	22.6667 ± 0.520	2.2742 ± 0.079				

<sup>+</sup> 和 <sup>++</sup> 分别表示 0.05 和 0.01 水平上显著高于中国春;下同

<sup>+</sup> and <sup>++</sup> mean significantly higher than Chinese Spring at 0.05 and 0.01 level respectively. The same as below

表 4 盐胁迫和对照条件下中国春-Synthetic 6x 代换系及其亲本可溶性糖含量的变化

Table 4 Changes of soluble sugar of Chinese Spring-Synthetic 6x substitution lines and their parents under salt stress and control conditions (μg/g)

基因型 Genotypes	对照 Control	盐胁迫 Salt stress	相对值 Ratio	基因型 Genotypes	对照 Control	盐胁迫 Salt stress	相对值 Ratio
1A	22.1117 ± 0.617	66.9825 ± 1.745	3.0292 ± 0.145	6B	20.2477 ± 0.427	80.3241 ± 3.562	3.9670 ± 0.201
2A	23.951 ± 0.848	89.7417 ± 3.058	3.7468 ± 0.256	7B	25.2754 ± 1.469	102.1268 ± 1.486 <sup>++</sup>	4.0405 ± 0.300
3A	26.8205 ± 0.795	101.8325 ± 1.656 <sup>++</sup>	3.7968 ± 0.118	1D	26.3545 ± 1.449	98.9631 ± 3.908 <sup>++</sup>	3.7550 ± 0.293
4A	30.8671 ± 0.467 <sup>++</sup>	90.5756 ± 2.641	2.9343 ± 0.106	2D	26.7101 ± 0.446	80.6429 ± 1.741	3.0191 ± 0.014
5A	26.0479 ± 0.148	95.3825 ± 0.049 <sup>+</sup>	3.6618 ± 0.022	3D	27.7401 ± 1.210	76.3511 ± 2.849	2.7523 ± 0.222
6A	20.8241 ± 0.658	97.9331 ± 1.359 <sup>+</sup>	4.7028 ± 0.126 <sup>++</sup>	4D	28.0712 ± 1.384	86.5535 ± 1.541	3.0834 ± 0.137
7A	25.6065 ± 0.615	106.3206 ± 0.254 <sup>++</sup>	4.1520 ± 0.095 <sup>+</sup>	5D	28.6108 ± 0.911 <sup>+</sup>	88.7116 ± 4.253	3.1006 ± 0.206
1B	23.8775 ± 0.431	77.7735 ± 2.086	3.2571 ± 0.099	6D	25.5697 ± 0.722	92.6357 ± 0.084	3.6231 ± 0.104
2B	25.6923 ± 1.172	103.3776 ± 0.339 <sup>++</sup>	4.0236 ± 0.188	7D	23.1908 ± 0.049	105.3887 ± 4.679 <sup>++</sup>	4.5444 ± 0.206 <sup>++</sup>
3B	24.5396 ± 1.529	83.2916 ± 1.401	3.3941 ± 0.156	中国春(CS)	24.9811 ± 1.571	87.1421 ± 0.546	3.4883 ± 0.203
4B	29.4201 ± 1.381 <sup>++</sup>	94.1071 ± 1.640	3.1987 ± 0.150	Synthetic 6x	32.9272 ± 0.828 <sup>++</sup>	128.3195 ± 4.800 <sup>++</sup>	3.8970 ± 0.100
5B	28.8806 ± 0.297 <sup>+</sup>	70.5141 ± 2.662	2.4416 ± 0.088				

## 2.5 盐胁迫对小麦代换系可溶性蛋白含量的影响及染色体效应

可溶性蛋白质是参与渗透调节的有机渗透调节

物质之一。由表 5 看出,对照条件下各代换系可溶性蛋白含量较低,其含量位于 1.3369(1A)~5.1043(5A)之间,除 3A、5A、7A、2D 代换系含量极显著高

于中国春外,其余代换系与中国春之间无显著差异;父本 Synthetic 6x 的可溶性蛋白含量较高,而母本可溶性蛋白含量较低,二者呈现极显著差异。盐胁迫下,多数代换系的可溶性蛋白质含量明显高于对照,表明盐胁迫下小麦幼苗通过升高可溶性蛋白质含量缓解高渗透压来抵御盐胁迫对其所造成的伤害。盐胁迫条件下,不同代换系间存在显著差异,其含量位于 3.8943(2B)~8.4647(5A) 之间。父本 Synthetic

6x 的可溶性蛋白含量较高,而母本可溶性蛋白含量较低,二者呈现极显著差异。与中国春相比,1A、2A、3A、4A、5A、6A、7A、1B、4B、7B、1D、2D、3D、4D、6D、7D 代换系的蛋白质含量显著或极显著增高,1A、2A、4A、6A 代换系的相对蛋白质含量显著或极显著增高。表明 Synthetic 6x 的 1A、2A、4A 和 6A 染色体上可能存在盐胁迫下诱导幼苗蛋白质含量升高的基因。

表 5 盐胁迫和对照条件下中国春-Synthetic 6x 代换系及其亲本可溶性蛋白含量的变化

Table 5 The change of soluble protein contents in seeding of CS-Synthetic 6x substitution lines and their parents under salt stress and control treatments ( $\mu\text{g/g}$ )

基因型 Genotypes	对照 Control	盐胁迫 salt stress	相对值 Ratio	基因型 Genotypes	对照 Control	盐胁迫 salt stress	相对值 Ratio
1A	1.3369 $\pm$ 0.189	7.2446 $\pm$ 0.017 **	5.4189 $\pm$ 0.797 **	6B	3.2705 $\pm$ 0.025	4.7051 $\pm$ 0.228	1.4386 $\pm$ 0.077
2A	2.6829 $\pm$ 0.287	6.6508 $\pm$ 0.166 **	2.4789 $\pm$ 0.330 **	7B	3.4951 $\pm$ 0.017	6.6807 $\pm$ 0.214 **	1.9114 $\pm$ 0.062
3A	4.4806 $\pm$ 0.098 **	7.3045 $\pm$ 0.267 **	1.6302 $\pm$ 0.360	1D	3.7982 $\pm$ 0.114	5.8865 $\pm$ 0.058 **	1.5498 $\pm$ 0.042
4A	3.4901 $\pm$ 0.109	7.5041 $\pm$ 0.281 **	2.1501 $\pm$ 0.070 +	2D	4.5704 $\pm$ 0.115 **	5.7431 $\pm$ 0.129 **	1.2565 $\pm$ 0.059
5A	5.1043 $\pm$ 0.084 **	8.4647 $\pm$ 0.168 **	1.6583 $\pm$ 0.047	3D	3.0909 $\pm$ 0.198	5.4861 $\pm$ 0.110 **	1.7749 $\pm$ 0.152
6A	3.6635 $\pm$ 0.045	8.1203 $\pm$ 0.384 **	2.2165 $\pm$ 0.093 +	4D	3.4277 $\pm$ 0.060	5.9688 $\pm$ 0.006 **	1.7413 $\pm$ 0.029
7A	4.1837 $\pm$ 0.138 **	7.7386 $\pm$ 0.129 **	1.8497 $\pm$ 0.083	5D	2.517 $\pm$ 0.114	4.9471 $\pm$ 0.142	1.9654 $\pm$ 0.129
1B	3.2855 $\pm$ 0.004	5.6383 $\pm$ 0.168 **	1.7161 $\pm$ 0.050	6D	3.9516 $\pm$ 0.069	5.9826 $\pm$ 0.017 **	1.5139 $\pm$ 0.022
2B	3.0759 $\pm$ 0.112	3.8943 $\pm$ 0.181	1.2660 $\pm$ 0.081	7D	2.885 $\pm$ 0.062	5.7256 $\pm$ 0.340 **	1.9846 $\pm$ 0.132
3B	2.9861 $\pm$ 0.095	4.7450 $\pm$ 0.125	1.5890 $\pm$ 0.046	中国春(CS)	3.4988 $\pm$ 0.062	4.5949 $\pm$ 0.198	1.3132 $\pm$ 0.033
4B	3.2006 $\pm$ 0.017	5.5048 $\pm$ 0.153 **	1.7199 $\pm$ 0.057	Synthetic 6x	5.5382 $\pm$ 0.043 **	7.9183 $\pm$ 0.086 **	0.8906 $\pm$ 0.012
5B	3.016 $\pm$ 0.479	4.6552 $\pm$ 0.108	1.5435 $\pm$ 0.309				

## 2.6 盐胁迫对小麦代换系脯氨酸含量的影响及染色体效应

由表 6 看出,对照条件下各代换系脯氨酸含量较低,其含量位于 0.1222(2D)~0.6524(4A) 之间,除 3A、4A、5A、3D 代换系脯氨酸含量显著或极显著高于中国春外,其余代换系与中国春之间无显著差异;供体 Synthetic 6x 的脯氨酸含量较高,中国春较低,二者之间具有极显著差异。盐胁迫下,多数代换系的脯氨酸含量有了明显升高,说明盐胁迫导致小麦代换系增加了自身脯氨酸含量来增大细胞内浓度降低渗透压,保证植物的吸水,抵御盐胁迫所造成的伤害。盐胁迫条件下,不同代换系间存在显著差异,其含量位于 4.1284(2D)~24.1474(7A) 之间,在盐胁迫下,父本 Synthetic 6x 的脯氨酸含量较高,而母本脯氨酸含量较低,但二者未呈现显著差异。与中国春相比,3A、5A、7A、2B、6D 代换系脯氨酸含量极

显著升高,7A、6D、7D 代换系的相对脯氨酸含量显著或极显著升高;由此表明,Synthetic 6x 的 7A、6D 染色体上可能存在盐胁迫下诱导幼苗脯氨酸含量增加的基因。

通过对以上相关性状进行染色体定位分析,发现在盐胁迫下,Synthetic 6x 的 1A、2A、3B、7B、1D、4D 和 7D 染色体上可能存在盐胁迫下抑制  $\text{Na}^+$  含量增加的基因,4A、7A 染色体上可能存在盐胁迫下诱导  $\text{K}^+$  含量增加的基因;Synthetic 6x 的 1A、2A、4A、6A 和 6A、7A、7D 染色体上分别含有使可溶性蛋白和可溶性糖含量增加的有利耐盐基因,而使脯氨酸含量升高的基因可能位于 7A、6D 染色体上。即 Synthetic 6x 的第 4、7 染色体(4A、4D; 7A、7D)上可能含有调控无机调节物质的基因,第 6 染色体上(6A、6D)可能含有调控有机渗透调节物质的基因。

表 6 盐胁迫和对照条件下中国春-Synthetic 6x 代换系及其亲本脯氨酸含量的变化

Table 6 The change of proline contents in seeding of CS-Synthetic 6x substitution lines and their parents under salt stress and control treatments

				( $\mu\text{g/g}$ )			
基因型	对照	盐胁迫	相对值	基因型	对照	盐胁迫	相对值
Genotypes	Control	Salt stress	Ratio	Genotypes	Control	Salt stress	Ratio
1A	0.2406 $\pm$ 0.004	4.5435 $\pm$ 0.375	18.8840 $\pm$ 0.185	6B	0.3703 $\pm$ 0.042	10.8306 $\pm$ 0.668	29.2481 $\pm$ 1.594
2A	0.3503 $\pm$ 0.010	13.3439 $\pm$ 0.344	38.0927 $\pm$ 0.817	7B	0.3935 $\pm$ 0.021	15.6854 $\pm$ 0.197	39.8612 $\pm$ 2.780
3A	0.5232 $\pm$ 0.029 <sup>+</sup>	17.9479 $\pm$ 0.204 <sup>++</sup>	34.3040 $\pm$ 0.313	1D	0.1860 $\pm$ 0.010	6.7444 $\pm$ 0.323	36.2602 $\pm$ 1.590
4A	0.6524 $\pm$ 0.008 <sup>++</sup>	5.7510 $\pm$ 0.764	8.8151 $\pm$ 0.175	2D	0.1222 $\pm$ 0.014	4.1284 $\pm$ 0.397	33.7839 $\pm$ 3.197
5A	0.6427 $\pm$ 0.012 <sup>++</sup>	21.2363 $\pm$ 0.237 <sup>++</sup>	33.0423 $\pm$ 0.949	3D	0.6313 $\pm$ 0.115 <sup>++</sup>	6.3823 $\pm$ 0.804	10.1097 $\pm$ 2.049
6A	0.4281 $\pm$ 0.014	14.0563 $\pm$ 0.142	32.8341 $\pm$ 2.899	4D	0.1741 $\pm$ 0.044	9.2599 $\pm$ 0.282	53.1872 $\pm$ 3.476
7A	0.1789 $\pm$ 0.021	24.1474 $\pm$ 0.333 <sup>++</sup>	134.9770 $\pm$ 7.441 <sup>++</sup>	5D	0.3849 $\pm$ 0.022	7.0006 $\pm$ 0.074	18.1881 $\pm$ 0.942
1B	0.4043 $\pm$ 0.059	4.4354 $\pm$ 0.225	10.9705 $\pm$ 2.075	6D	0.2692 $\pm$ 0.018	19.6051 $\pm$ 0.292 <sup>++</sup>	72.8272 $\pm$ 6.325 <sup>+</sup>
2B	0.4335 $\pm$ 0.018	23.1453 $\pm$ 0.281 <sup>++</sup>	53.3916 $\pm$ 2.973	7D	0.2400 $\pm$ 0.031	15.7843 $\pm$ 0.171	65.7679 $\pm$ 4.301 <sup>+</sup>
3B	0.3243 $\pm$ 0.020	9.5085 $\pm$ 0.717	29.3200 $\pm$ 1.374	中国春(CS)	0.2811 $\pm$ 0.014	15.9513 $\pm$ 0.018	56.7459 $\pm$ 3.027
4B	0.1952 $\pm$ 0.007	8.4113 $\pm$ 0.466	43.0906 $\pm$ 2.206	Synthetic 6x	0.6598 $\pm$ 0.273 <sup>++</sup>	16.1318 $\pm$ 0.083	24.4495 $\pm$ 0.860
5B	0.2649 $\pm$ 0.014	4.3478 $\pm$ 0.528	16.4129 $\pm$ 2.609				

### 3 讨论

土壤盐胁迫是重要的非生物胁迫因子,严重影响着小麦的代谢活动。盐胁迫通过渗透胁迫影响小麦的正常生长,使其减少水分和必需营养成分的吸收。为了使植物在渗透胁迫下保持细胞内水分,维持细胞内生理代谢的正常进行,小麦主要通过渗透调节(在细胞中吸收、积累无机盐和合成有机溶质两种方式)来适应盐胁迫<sup>[18]</sup>。

在盐胁迫条件下,高浓度的钠离子会对植物造成离子毒害,引起植物体营养缺乏,生长异常。钾离子作为植物体唯一的可以大量积累的必需元素,在植物体内的积累既不会对植物造成毒害作用又可以调节渗透,有利于植物对逆境的适应,其含量的多少与植物的耐盐性有密切联系。A. C. Tracey 等<sup>[19]</sup>认为在盐胁迫条件下,耐盐性好的小麦品种对  $\text{K}^+$  具有高的吸收作用,而对  $\text{Na}^+$  则具有排斥作用。刘强等<sup>[20]</sup>研究表明非盐生小麦地上部分  $\text{Na}^+$  质量分数与抗盐性呈负相关。本研究结果表明,在盐胁迫条件下,小麦代换系的  $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$  含量均明显升高,说明小麦代换系受到了高盐环境中  $\text{Na}^+$  的毒害但同时也增加了  $\text{K}^+$  含量来缓解渗透胁迫。

从渗透调节物质上看,植物可以通过贮存离子到液泡中来调节渗透,也可以通过细胞质里的可溶

性蛋白质、可溶性糖、有机酸等渗透物质积累来平衡液泡里高浓度盐分的胁迫。可溶性糖作为一种主要的渗透调节物参与植物的抗逆生理过程。研究表明,添加外源糖可以减缓盐胁迫对植物体光合系统的伤害<sup>[21]</sup>。盐胁迫一般会促进植物体内蛋白质的合成,蛋白质作为渗透调节物质来调节细胞的渗透势,减少细胞脱水,对植物抵抗逆境起到了重要作用。此外,脯氨酸是目前关注较多的一种重要的渗透性调节物,能在一定程度上避免植物过度失水,并作为呼吸作用的底物维持植物细胞膜的稳定<sup>[8]</sup>。王兰兰等<sup>[22]</sup>研究认为,小麦在盐胁迫造成的渗透胁迫下,可溶性糖含量普遍高于对照,并认为可溶性糖可能是盐胁迫下的一种主要渗透调节物。T. D. Colmer 等<sup>[23]</sup>用盐敏感小麦品种中国春作试材,在含盐(200 mmol/L NaCl)营养液中培养 18 d,结果发现中国春的叶中积累了较多游离脯氨酸。本研究结果显示,盐胁迫下,小麦代换系可溶性糖、可溶性蛋白及脯氨酸含量均有了显著增加,说明小麦代换系为了缓解渗透胁迫,通过合成有机物质来平衡渗透势,保证植物的吸水,维持正常的生理生长。

近年来,有关小麦代换系的抗盐性研究及耐盐基因的染色体定位已成为国内外专家的研究热点。苑泽宁等<sup>[24]</sup>以小麦-黑麦 5A/5R 二体代换系种子为材料,研究了在不同 NaCl 浓度胁迫下种子萌发与根

系的生长特性。J. Gorham 等<sup>[25]</sup>首次将盐胁迫下控制普通小麦植株地上部  $K^+ / Na^+$  判别性状的基因定位于 4D 染色体上。J. Dubcovsky 等<sup>[26]</sup>亦将控制  $K^+ / Na^+$  吸收比基因定位在小麦 4D 染色体长臂上。徐旗等<sup>[27]</sup>认为在盐胁迫下,长穗偃麦草 4E 染色体上载有耐盐功能较强的  $K^+ / Na^+$  判别基因。本研究结果表明, Synthetic 6x 的 1A、2A、3B、7B、1D、4D 和 7D 染色体上可能存在盐胁迫下抑制  $Na^+$  含量增加的基因; Synthetic 6x 的 4A、7A 染色体上可能存在盐胁迫下诱导  $K^+$  含量增加的基因,即 Synthetic 6x 第 4、7 染色体(4A、4D;7A、7D)上可能含有调控无机调节物质的基因,这与前人的研究结果部分一致。

研究表明,杨凯等<sup>[28]</sup>利用中国春-Hope 代换系和中国春-长穗偃麦草代换系为材料,证明了小麦 5A 和 5D 染色体上有干旱胁迫下促进脯氨酸积累的基因存在,6B 染色体上有抑制干旱胁迫下脯氨酸积累的基因存在。白志英等<sup>[29]</sup>研究了干旱胁迫对中国春-Synthetic 6x 代换系脯氨酸和蛋白质含量的影响,认为 Synthetic 6x 的 1D 和 5D 染色体上可能存在干旱胁迫下促进脯氨酸积累的基因,4A、4B、2D 和 6D 染色体上可能存在干旱胁迫下抑制蛋白质含量降低的基因。郑金凤等<sup>[30]</sup>研究低磷胁迫对中国春-Synthetic 6x 代换系可溶性糖和蛋白质含量的影响,发现 Synthetic 6x 的 2A、3A、5B、7D 染色体上可能存在低磷胁迫下促进可溶性糖含量增加的基因,3A 的染色体上可能存在低磷胁迫下诱导可溶性蛋白含量增加的基因。本研究结果表明, Synthetic 6x 的 1A、2A、4A、6A 和 6A、7A、7D 染色体上分别含有使可溶性蛋白和可溶性糖含量增加的有利耐盐基因,而使脯氨酸含量升高的基因可能位于 7A、6D 染色体上,即 Synthetic 6x 的第 6 染色体上(6A、6D)含有调控有机渗透调节物质的基因,这与前人的研究结果部分一致。

#### 参考文献

- [1] Bajji M, Lutts S, Kinetj M. Water deficit effect on solution contribution to osmotic adjustment as a function of leaf ageing in three durum wheat (*Triticum durum*) cultivars performing differently in arid conditions [J]. *Plant Sci*, 2001, 160: 669-681
- [2] Flowerst J. Improving crop salt tolerance [J]. *J Experiment Bot*, 2004, 55: 307-319
- [3] Chhipa B R, Lal P.  $Na^+ / K^+$  ratios as the basis of salt tolerance in wheat [J]. *Aust J Agric Res*, 1995, 46: 533-539
- [4] Rivelli A R, James R A, Munns R. Effect of salinity on water relations and growth of wheat genotypes with contrasting sodium uptake [J]. *Funct Plant Biol*, 2002, 29: 1065-1074
- [5] Zhu J K. Plant salt tolerance [J]. *Trends Plant Sci*, 2001, 6(2): 66-71
- [6] Flowers T J. Improving crop salt tolerance [J]. *J Exp Biol*, 2004, 55: 307-319
- [7] Zheng Y H, Xu X B, Wang M Y. Responses of salt-tolerant and intolerant wheat genotypes to sodium chloride: photosynthesis, antioxidants activities, and yield [J]. *Photosynthetica*, 2012, 47: 87-94
- [8] 杨颖丽, 张菁, 杨帆, 等. 盐胁迫对两种小麦渗透性调节物及脯氨酸代谢的影响 [J]. *西北师范大学学报: 自然科学版*, 2013, 49(1): 72-91
- [9] 马洪波, 曹月阳, 陈杰. 土壤盐胁迫对小麦养分和渗透调节物质的影响 [J]. *江苏农业学报*, 2012, 28(6): 1300-1305
- [10] Morgan J M. A gene controlling differences in osmoregulation in wheat [J]. *Aust J Plant Physiol*, 1992, 18: 249-257
- [11] Galiba G, Simon-Sarkadi L, Koesy G. Possible chromosomal location of genes determining the osmoregulation of wheat [J]. *Theor Appl Genet*, 1992, 85: 415-418
- [12] 贾继增, 张正斌, Devos K, 等. 小麦 21 条染色体 RFLP 作图位点遗传多样性分析 [J]. *中国科学*, 2001, 31(1): 13-21
- [13] 白志英, 李存东, 孙红春, 等. 小麦代换系抗旱性生理指标的主成分分析及综合评价 [J]. *中国农业科学*, 2008, 41(12): 4264-4272
- [14] 白志英, 李存东, 赵金锋, 等. 干旱胁迫对小麦代换系叶绿素荧光参数的影响及染色体效应初步分析 [J]. *中国农业科学*, 2011, 44(1): 47-57
- [15] 郑金凤, 米少艳, 婧姣姣, 等. 小麦代换系耐低磷相关性状的主成分分析及综合评价 [J]. *中国农业科学*, 2013, 46(10): 1984-1993
- [16] 鲍士旦. 土壤农化分析 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 263-300
- [17] 邹琦. 植物生理学实验指导 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 72-75
- [18] Munns R, James R A, Lauchli A. Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals [J]. *J Exp Biol*, 2006, 57: 1025-1043
- [19] Tracey A C, Stewart B, Remi C. A root's ability to retain  $K^+$  correlates with salt tolerance wheat [J]. *J Exp Biol*, 2008, 59: 2697-2706
- [20] 刘强, 王庆成, 王占武, 等. 渗透调节物质作为植物抗盐性评价指标的有效性 [J]. *东北林业大学学报*, 2014, 42(2): 78-82
- [21] 闰素芳, 于洋, 葛青. 外援蔗糖对小麦幼苗耐盐性的影响 [J]. *中国生态农业学报*, 2012, 20(2): 225-230
- [22] 王兰兰, 刘新, 刘贺楠, 等. 小麦幼苗对盐胁迫和水分胁迫的生理反应对比 [J]. *沈阳师范大学学报: 自然科学版*, 2013, 31(1): 120-123
- [23] Colmer T D, Epstein E, Dvork J. Differential solute regulation in leaf blades of various ages in salt-sensitive wheat and a salt-tolerant wheat  $\times$  *Lophopyrum elongatum* (Host) a love amphiploid [J]. *Plant Physiol*, 1995, 108(4): 1715-1724
- [24] 苑泽宁, 徐鑫成, 彭一良. 盐胁迫对小麦-黑麦 5A/5R 二体代换系种子萌发的影响 [J]. *哈尔滨师范大学: 自然科学学报*, 2011, 27(2): 72-75
- [25] Gorham J, Hardy C, Wyn Jones R G. Chromosomal location of a  $K^+ / Na^+$  discrimination character in the genome of wheat [J]. *TAG*, 1987, 74: 584-588
- [26] Dubcovsky J, Maria G S, Epstein E. Mapping of  $K^+ / Na^+$  discrimination locus in wheat [J]. *Theor Appl Genet*, 1996, 92: 448-454
- [27] 徐旗, 田增荣, 朱建峰. 长穗偃麦草 4E 染色体上的  $K^+ / Na^+$  判别性状基因研究 [J]. *西北植物学报*, 1998, 18(4): 504-507
- [28] 杨凯, 昌小平, 胡荣海, 等. 干旱胁迫下小麦脯氨酸积累相关基因的染色体定位 [J]. *作物学报*, 2001, 27(3): 263-266
- [29] 白志英, 李存东, 刘渊. 干旱胁迫下小麦叶片脯氨酸和蛋白质含量变化与染色体的关系 [J]. *植物遗传资源学报*, 2007, 8(3): 325-330
- [30] 郑金凤, 白志英, 李存东, 等. 低磷胁迫对小麦代换系可溶性糖和可溶性蛋白含量的影响及染色体效应 [J]. *华北农学报*, 2013, 28(1): 27-31