

嫁接对盐胁迫下西瓜幼苗体内离子和 内源激素含量与分布的影响

阳燕娟^{1,2}, 郭世荣^{1*}, 于文进²

(1 南京农业大学 园艺学院, 农业部南方蔬菜遗传改良重点开放实验室, 南京 210095; 2 广西大学 农学院, 南宁 530004)

摘要:以小型西瓜‘秀丽’为接穗、耐盐砧木瓠瓜‘超丰抗生王’为砧木,以自根嫁接苗为参照,分析了砧木嫁接对NaCl胁迫下西瓜幼苗根、茎、叶中离子和内源激素含量的影响。结果表明:(1)盐胁迫下,自根嫁接苗Na⁺主要积累在地上部,K⁺含量和K⁺/Na⁺比下降幅度大;砧木嫁接苗大部分Na⁺积累在根系中,K⁺含量和K⁺/Na⁺比下降幅度小且在不同部位皆高于自根嫁接苗。(2)盐胁迫下,自根嫁接苗吲哚-3-乙酸(IAA)以及玉米素和玉米核苷的总量(Z+ZR)在根系和接穗茎中显著增加,在叶片中明显下降,赤霉素(GA₃)含量在不同部位保持不变或明显增加;而砧木嫁接苗不同部位IAA和(Z+ZR)的含量均显著增加,GA₃含量在不同部位保持不变或明显下降。(3)盐胁迫下,两种嫁接组合根系和茎中脱落酸(ABA)含量均明显下降,叶片中ABA含量则显著增加。(4)盐胁迫下,自根嫁接苗和砧木嫁接苗根系和接穗茎中IAA/(Z+ZR)的比值均明显上升,叶片中明显下降,但砧木嫁接苗上升和下降幅度均远大于自根嫁接苗。研究表明,瓠瓜根系对进入根系的Na⁺具有截留作用;采用瓠瓜砧木嫁接可有效防止Na⁺在西瓜接穗地上部尤其是在叶片中的大量累积,从而防止离子毒害的发生;瓠瓜砧木嫁接植株体内具有较高的K⁺含量和K⁺/Na⁺比,可有效维持盐胁迫下西瓜嫁接植株体内的离子稳态;瓠瓜砧木嫁接植株体内具有较高的IAA和(Z+ZR)含量,IAA/(Z+ZR)比值较高,对提高西瓜嫁接植株盐胁迫耐性起到了积极的作用。

关键词:西瓜;砧木嫁接苗;盐胁迫;离子稳态;内源激素

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Effect of Rootstock-grafting on the Contents and Distributions of Ions and Endogenous Hormones in Watermelon Seedlings under NaCl Stress

YANG Yanjuan^{1,2}, GUO Shirong^{1*}, YU Wenjin²

(1 Key Laboratory of Southern Vegetable Crop Genetic Improvement in Ministry of Agriculture, College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 2 College of Agriculture, Guangxi University, Nanning 530004, China)

Abstract: To study the effects of bottle gourd rootstock-grafting on the contents of ions and endogenous hormones in different parts of watermelon seedlings under NaCl stress, we used the salt-sensitive watermelon cultivar ‘Xiuli’ as the scion, the salt-tolerant bottle gourd cultivar ‘Chaofeng Kangshengwang’ as the rootstock in this study. The self-grafted watermelon seedlings were used to be the references to avoid the procedural errors induced by grafting. Results showed that: (1) Most Na⁺ was accumulated in the shoots of self-grafted seedlings while most of Na⁺ was stored in the roots of bottle gourd in rootstock-grafted seedling under NaCl stress. The contents of K⁺ and the ratio of K⁺/Na⁺ were significantly decreased

收稿日期: 2014-10-07; 修改稿收到日期: 2015-02-04

基金项目: 国家重点基础研究发展计划(2009CB119000); 江苏省农业三三工程项目(SXGC[2013]331, SXGC[2014]256); 江苏高校优势学科建设工程(PAPD); 现代农业产业技术体系建设专项(CARS-25-C-03); 广西科学研究与技术开发项目(桂科合 1347004-10, 1347006-12, 14123001-11); 广西自然科学基金(2014GXNSFBA118082)

作者简介: 阳燕娟(1985—), 女, 博士, 讲师, 主要从事嫁接蔬菜逆境生理生化和分子生物学的研究工作。E-mail: yjyang85@126.com

* 通信作者: 郭世荣, 博士, 教授, 博士生导师, 主要从事设施园艺与蔬菜栽培方面的研究工作。E-mail: srguo@njau.edu.cn

under salt stress in both self-grafted and rootstock-grafted seedlings. However, rootstock-grafted seedling had much higher K^+ contents and the ratio of K^+/Na^+ as compared with self-grafted seedling under salt stress. (2) The content of indole-3-acetic acid (IAA) and the total contents of zeatin and zeatin riboside ($Z+ZR$) were significantly increased in the roots and the shoots of the scion, while they were significantly decreased in the leaves of self-grafted seedlings under salt stress. The content of gibberellins (GA_3) was kept in the same level or enhanced by salt stress in self-grafted seedlings under salt stress. As regard to the rootstock-grafted seedlings, the contents of IAA and ($Z+ZR$) were increased under salt stress in all the organs while the content of GA_3 was reduced under salt stress in all the organs except the leaves. (3) The content of abscisic acid (ABA) was significantly decreased in the roots and shoots while it was remarkable increased in the leaves of self-grafted and rootstock-grafted seedling under salt stress. (4) The ratio of IAA/ ($Z+ZR$) in the roots and the shoots of the scions were significantly increased while it was decreased in the leaves in both self-grafted and rootstock-grafted seedlings under salt stress. However, the increased and decreased extents induced by salt stress in rootstock-grafted seedling were much higher than those in the self-grafted seedlings. These results described above demonstrated that the roots of bottle gourd could play a role of trapping the Na^+ under salt stress and then stopped the most Na^+ flowing into the shoots, especially in the leaves of the watermelon scions. This might play an important role in stopping from the occurrence of the ion toxic in the rootstock-grafted seedlings under NaCl stress. On the other hand, the bottle gourd rootstock-grafted seedlings could maintain a much higher content of K^+ and a higher ratio of K^+/Na^+ in all the organs as compared with self-grafted seedlings. This could do the favor to maintain the ion homeostasis for a plant exposed to the salt stress. Furthermore, bottle gourd rootstock-grafted seedlings had much higher contents of IAA and ($Z+ZR$) and a much higher ratio of IAA/ ($Z+ZR$) in all the organs than those of self-grafted seedling under salt stress. This might also take part in the salt adaptation of grafted-watermelon seedlings under NaCl stress.

Key words: watermelon; rootstock-grafting; salt stress; ion homeostasis; endogenous hormone

盐胁迫是影响植物生长和发育的主要非生物胁迫之一^[1]。离子毒害是盐胁迫对植物的主要伤害之一。盐胁迫下,大量 Na^+ 和 Cl^- 进入植物细胞,破坏了植物体内的离子稳态,影响根系对其他离子的吸收以及在植株体内的运输和分布^[2]。甜土植物的耐盐性往往取决于植物根系对离子的选择性吸收和盐离子在器官、组织和亚细胞的区域化分布状况。耐盐的植物可将过量的盐离子阻隔在植物的不同组织中,如根系和茎,或者是将进入植物叶片的盐离子聚集在液泡中,从而降低叶片细胞质的盐浓度,维持光合作用,保护植物正常的生理代谢活动^[3]。目前,耐盐砧木嫁接已经成为植物避免离子毒害,减少作物产量损失的有效手段之一。研究表明,耐盐性较强的嫁接植株叶片累积的 Na^+ 和 Cl^- 也较少^[4]。

植物内源激素主要包括生长素(主要是吲哚-3-乙酸, IAA)、细胞分裂素(CKs)、赤霉素(GA_3)和脱落酸(ABA),不仅参与了植物嫁接体砧穗愈合过程的信号传导与交流,影响嫁接植株的生长发育、开花结果和产量形成,也与嫁接植株对逆境环境的适应性密切相关^[5]。目前,已有许多研究探讨了 NaCl 胁迫下砧木对嫁接植物体内离子含量的影响^[6-8],然

而,很少有研究涉及胁迫条件下嫁接对植物体内不同部位离子的分布和内源激素含量的影响。我们之前的研究表明,采用耐盐瓠瓜砧木‘超丰抗生王’嫁接,可显著促进盐敏感西瓜品种‘秀丽’的生长,提高其耐盐性^[9-10]。本研究拟在前面研究的基础上,进一步探讨瓠瓜砧木嫁接对 NaCl 胁迫下西瓜植株不同部位的离子和内源激素含量的影响,以期从离子、激素在不同部位的分布变化以及它们之间互作的角度探明瓠瓜砧木嫁接提高西瓜幼苗耐盐性的生理调节机制,为盐渍土壤利用提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料 with 处理

试验于 2012 年 4~11 月在南京农业大学玻璃温室内进行。以耐盐砧木‘超丰抗生王’(*Lagenaria siceraria* Standl. 郑州果树所培育)为砧木,盐敏感小型西瓜‘秀丽’[*Citrullus lanatus* (Thunb.) Mansf.], 安徽农科院园艺所)为接穗^[9-10],为避免嫁接操作带来的实验误差,以‘秀丽’自根嫁接苗为参照。

选取饱满、整齐一致的瓠瓜种子和西瓜种子,经消毒、浸种、催芽后,播于装有石英砂的小营养钵中,

昼/夜温度 25~30 °C/15~18 °C。种子出苗后浇灌 1/2 Hoagland 营养液,待瓠瓜和西瓜种子“破土”出苗时播种西瓜接穗种子。砧木第 1 片真叶刚展开、接穗 2 片子叶展平时,插接法进行嫁接,然后置于塑料小拱棚中,前 3 d 遮光保温保湿,昼/夜温度 25~30 °C/18~20 °C,湿度 95%以上,3 d 后逐渐通风见光,7~10 d 嫁接成活后按正常苗管理。

幼苗 3 叶 1 心时,挑选整齐一致的嫁接植株定植于装有 1/2 Hoagland 营养液的 65 L 水槽内进行预培养,每水槽 36 株。调节营养液 pH(6.5±0.1),EC 值为 2.0~2.2 mS·cm⁻¹,气泵间歇通气(40 min·h⁻¹)。缓苗 5 d 后开始进行如下处理:(1)1/2 Hoagland 营养液栽培自根嫁接苗(SG_c);(2)1/2 Hoagland 营养液栽培自根嫁接苗,同时用 100 mmol/L NaCl 处理(SG_s);(3)1/2 Hoagland 营养液栽培瓠瓜砧木嫁接苗(RG_c);(4)1/2 Hoagland 营养液栽培瓠瓜砧木嫁接苗,同时用 100 mmol/L NaCl 处理(RG_s)。

为防止盐刺激,营养液中 NaCl 浓度分 2 d 添加,每天递增 50 mmol/L。试验重复 3 次。处理第 3 天时测定嫁接植株根系(R)、砧木的茎(S_{Rs})、接穗的茎(S_{Sc})和叶片(L)的离子含量和激素含量。其中,S_{Rs}指的是从嫁接口以下、根系以上部位,为便于比较,上述部位在自根嫁接苗中也称为砧木的茎;S_{Sc}指的是接穗子叶以上到生长点的部位;叶片指的是从接穗生长点往下数第 3 片完全展开功能叶。

1.2 测定指标及方法

1.2.1 离子含量 处理第 3 天取西瓜自根苗和嫁接苗不同部位用去离子水冲洗 3 次,再用干净的吸水纸吸干水分,置于烘箱中 105 °C 杀青 15 min,再于 75 °C 下烘干至恒重。分别取不同部位烘干样品 50 mg 进行测定。Na⁺ 和 K⁺ 的含量测定参照 Hunt 等^[11]的方法进行。Cl⁻ 含量的测定采用硝酸银(AgNO₃)滴定法。

1.2.2 内源激素含量 吲哚-3-乙酸(IAA)、玉米素和玉米核苷的总和(Z+ZR)、赤霉素(GA₃)和脱落酸(ABA)样品提取和测定采用 Bollmark 等^[12]和 He^[13]的方法,略加修改。取 0.1 g 冷冻样品,加入 4 mL 样品提取液(80%的甲醇,内含 1 mmol/L 二叔丁对甲苯酚),冰浴研磨,所得匀浆摇匀后,在 4 °C 下提取 4 h,然后在相同温度下 3 500 r/min 离心 8 min,取上清,沉淀加入 1 mL 提取液摇匀,置于 4 °C 下再次离心,合并两次离心所得上清液,过 C-18 固相萃取柱。过柱后样品用氮气吹干,除去提取液中

的甲醇,用样品稀释液[pH 7.5 的磷酸盐缓冲液,内含 0.1%(V/V)的 Tween-20,0.1%(W/V)明胶]定容至 0.2 mL,用于酶联免疫(ELISA)分析。ELISA 分析所用试剂盒由中国农业大学提供,参照 Zhao 等^[14]的方法进行,每处理 3 次重复。

1.3 数据统计与分析

试验数据均采用 SAS 8.2 软件(SAS Institute Incorporation,美国)Duncan's 多重比较法进行统计分析($P<0.05$)。

2 结果与分析

2.1 嫁接对盐胁迫下西瓜植株不同部位离子含量的影响

由图 1 可知,在对照条件下,砧木嫁接苗与自根嫁接苗不同部位离子分布表现出相同的趋势:即 Na⁺ 含量均在根系和砧木的茎中含量较高,接穗的茎和叶片中含量较低;K⁺ 含量和 K⁺/Na⁺ 则在接穗的茎中含量最高,叶片中含量最低;Cl⁻ 含量则在 4 个不同部位的含量均相同。

在盐胁迫条件下,自根嫁接苗植株体内 Na⁺ 含量显著上升,并在接穗的茎中出现峰值(1.98 mmol·g⁻¹),是自根嫁接苗对照的 11.6 倍;其根系、砧木的茎和叶片中也累积了较多的 Na⁺,分别为自根嫁接苗对照根系、茎和叶片的 2.6、3.3 和 3.7 倍。同时,除根系外,盐胁迫下自根嫁接苗不同组织中 Cl⁻ 含量的累积也呈现出类似 Na⁺ 的趋势,其砧木的茎、接穗的茎和叶片中 Cl⁻ 含量分别是自根嫁接苗对照的 2.2、4.7 和 2.4 倍。另外,随着 Na⁺ 含量的提高,盐胁迫下自根嫁接苗植株中 K⁺ 含量明显下降,其根系、砧木的茎、接穗的茎和叶片中分别比自根嫁接苗对照下降了 81.4%、23.3%、35.8% 和 13.1%。随着 K⁺ 含量的大幅下降和 Na⁺ 含量的显著增加,盐胁迫下自根嫁接苗不同部位 K⁺/Na⁺ 也显著下降,其根系、砧木的茎、接穗的茎和叶片分别比对照下降了 93.0%、78.1%、94.6% 和 76.6%。

与自根嫁接苗不同,盐胁迫下 Na⁺ 在砧木嫁接苗根系中累积得最多,其值(1.11 mmol·g⁻¹)为砧木嫁接苗对照的 4.6 倍;Na⁺ 在砧木嫁接苗的茎中累积幅度较小,其砧木的茎和接穗茎中的 Na⁺ 含量分别为砧木嫁接苗对照对应部位的 1.6 和 2.2 倍。值得注意的是,盐胁迫下砧木嫁接苗叶片中的 Na⁺ 含量没有发生明显变化,与砧木嫁接苗对照叶片中 Na⁺ 含量处于同一水平。这暗示着盐胁迫下砧木嫁接苗能有效地将 Na⁺ 隔离在叶片之外,防止离子毒

害的发生。同时,盐胁迫条件下,砧木嫁接苗植株体内也累积了较多的 Cl^- ,其根系、砧木的茎、接穗的茎和叶片中的 Cl^- 含量分别为砧木嫁接苗对照相应部位的 3.2、2.2、3.2 和 2.8 倍。另外,盐胁迫下砧木嫁接苗叶片中 K^+ 含量和 K^+/Na^+ 没有发生明显变化,其他部位 K^+ 含量和 K^+/Na^+ 明显下降,但下降幅度均小于自根嫁接苗;与砧木嫁接苗对照相比,其根系、砧木的茎和接穗的茎中 K^+ 含量分别下降 39.6%、26.6% 和 10.5%,其 K^+/Na^+ 则分别下降了 86.9%、53.6% 和 55.3%。然而,盐胁迫下,砧木嫁接苗植株不同部位 K^+ 含量和 K^+/Na^+ 仍然显著高于自根嫁接苗。

以上结果说明自根嫁接苗的根系对 Na^+ 无截留作用,大量 Na^+ 进入到自根嫁接苗地上部,接穗叶片 Na^+ 出现大量累积, K^+ 含量和 K^+/Na^+ 显著下降,可能引发离子毒害。瓠瓜根系阻止了 Na^+ 向接穗地上部的大量运输,能够维持砧木嫁接植株体内较高的 K^+ 含量和 K^+/Na^+ ,防止了离子毒害的发生,增强了嫁接西瓜植株的耐盐性。

2.2 嫁接对盐胁迫下西瓜植株不同部位内源激素含量的影响

如图 2 所示,在对照条件下,自根嫁接苗 IAA 含量在根系中最高,在叶片中含量最低;(Z+ZR) 含量在根系、砧木的茎和接穗的茎中含量处于相同水平,在叶片中含量较低; GA_3 含量在接穗的茎中含量最高,在根系中含量最低;ABA 含量在根系和接穗的茎中含量较高,在叶片中含量最低。对照条件下,砧木嫁接苗 IAA、 GA_3 和 ABA 含量均在根系中含量最高,在砧木的茎中含量最低;(Z+ZR) 含量则在根系和砧木的茎中含量较高,在接穗的茎和叶片中含量较低。

在盐胁迫条件下,与自根嫁接苗对照相比,IAA 和 (Z+ZR) 的含量在自根嫁接苗根系和接穗茎中明显增加,在叶片中则明显下降; GA_3 含量除在接穗的茎中含量不变外,其在根系、砧木的茎和叶片中均明显增加,并在砧木的茎中含量达到最高。同时,与砧木嫁接苗对照相比,IAA 和 (Z+ZR) 含量在盐胁迫砧木嫁接苗不同部位均明显增加; GA_3 含量在根

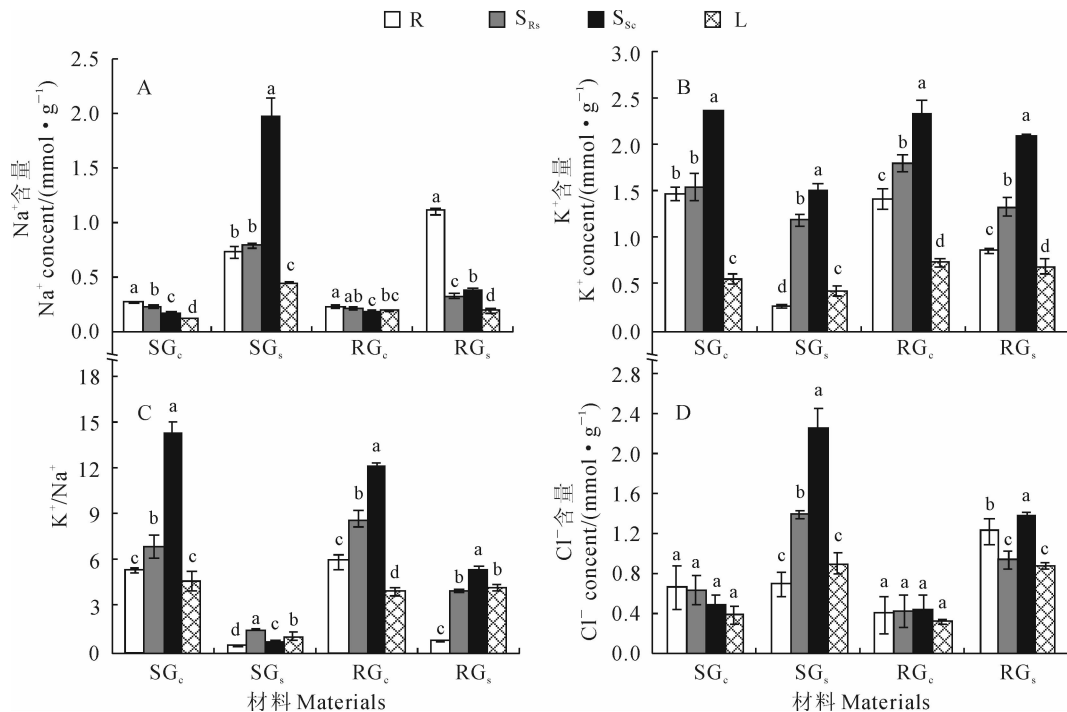


图 1 嫁接对盐胁迫下西瓜植株不同部位 Na^+ 、 K^+ 、 K^+/Na^+ 和 Cl^- 含量的影响

SG_c. 对照自根嫁接苗;SG_s. 盐胁迫自根嫁接苗;RG_c. 对照砧木嫁接苗;RG_s. 盐胁迫砧木嫁接苗;R. 根系;S_{Rs}. 砧木的茎;S_{Sc}. 接穗的茎;L. 叶片;同种处理材料中不同字母表示各部位间在 0.05 水平存在显著性差异;下同

Fig. 1 Effects of grafting on the values of Na^+ , K^+ , K^+/Na^+ and Cl^- in different organs of watermelon seedlings under salt stress

SG_c. Self-grafted seedling of control;SG_s. Self-grafted seedling under salt stress;RG_c. Rootstock-grafted seedlings of control;RG_s. Rootstock-grafted seedlings under salt stress;R. Root;S_{Rs}. The shoot of rootstock;S_{Sc}. The shoot of scion;L. Leaf.

The different normal letters within the same treatment material indicate significant difference among parts of plants;The same as below

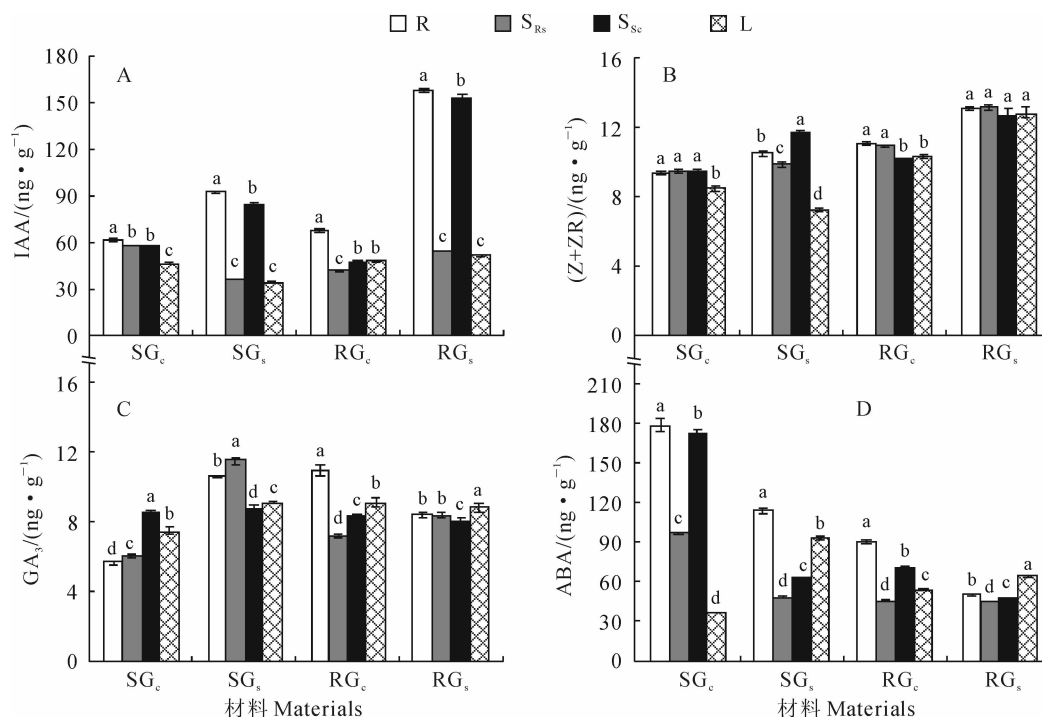


图2 嫁接对盐胁迫下西瓜植株不同部位内源激素含量的影响

Fig. 2 Effects of grafting on the endogenous hormone contents in different organs of watermelon seedlings under salt stress

系、接穗的茎和叶片中均明显下降,而在砧木的茎中则没有明显变化。另外,盐胁迫条件下,自根嫁接苗和砧木嫁接苗 ABA 含量在根系、砧木的茎和接穗的茎中均大幅下降,在叶片中则显著增加,且自根嫁接苗不同部位 ABA 含量的变化幅度均明显大于砧木嫁接苗。

以上结果说明对照条件下,瓠瓜砧木嫁接显著改变了接穗体内不同部位的激素含量;盐胁迫下,砧木嫁接苗不同部位各激素对盐胁迫的响应与自根嫁接苗相比有明显差异,这一点在叶片上表现得尤其显著。

2.3 嫁接对盐胁迫下西瓜植株不同部位 IAA 与 (Z+ZR) 比值的影响

如图3所示,在对照条件下,西瓜自根嫁接苗 IAA/(Z+ZR) 在根系中最高,在叶片中最低;而砧木嫁接苗 IAA/(Z+ZR) 也在根系中最高,却在砧木的茎中最低。盐胁迫条件下,2种嫁接组合幼苗根系和接穗的茎中 IAA/(Z+ZR) 均比相应对照幼苗明显提高,但砧木嫁接苗根系和接穗茎中该比值增加的幅度远高于自根嫁接苗;2种嫁接组合叶片中 IAA/(Z+ZR) 均比相应对照幼苗明显下降,但砧木嫁接苗叶片中 IAA/(Z+ZR) 下降幅度较小。以上结果说明无论在对照条件下还是在盐胁迫条件下,

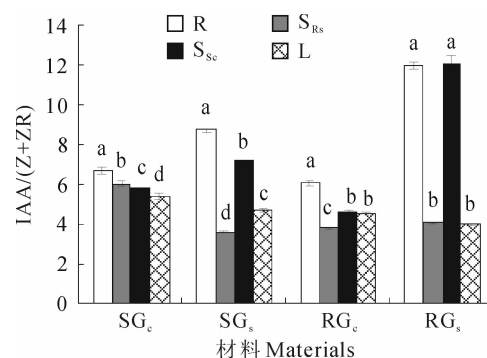


图3 嫁接对盐胁迫下西瓜植株不同部位 IAA/(Z+ZR) 的影响

Fig. 3 Effects of grafting on the ratios of IAA and (Z+ZR) in different organs of watermelon seedlings under salt stress

瓠瓜砧木显著改变了嫁接西瓜植株体内不同部位 IAA 和 (Z+ZR) 的比例,对于提高嫁接西瓜幼苗植株对逆境环境的抗性起到了重要的作用。

3 讨论

3.1 离子分布与离子稳态

Na⁺ 是 NaCl 胁迫对植物产生毒害的主要离子,非盐生植物的耐盐性主要取决于根系对盐离子选择性吸收的能力以及控制进入根系的盐离子向地

上部转运的能力。耐盐植物在高盐浓度下可通过排斥和移动 Na^+ , 利用离子区域化作用, 将 Na^+ 优先积累在根系和茎中, 防止 Na^+ 在叶片尤其是新叶中大量累积, 从而阻止离子毒害的发生^[15]。本研究结果表明, 盐胁迫条件下, 尽管自根嫁接苗在根系和茎中累积了大量 Na^+ , 但部分 Na^+ 仍然进入接穗叶片中。大量 Na^+ 累积在叶片中可能引发自根嫁接苗发生离子毒害。盐胁迫下, 砧木嫁接苗大部分 Na^+ 累积在根系中, Na^+ 仅在地上部的茎中有小幅度的上升, 叶片 Na^+ 含量几乎没有变化。这说明砧木嫁接植株可将大部分 Na^+ 隔离在根系中, 有效阻止 Na^+ 向地上部尤其是 Na^+ 向叶片的运输, 减轻了盐胁迫伤害。朱士农等^[16] 利用扫描电镜 X-ray 的观察结果表明, 瓠瓜根系的凯氏带可限制 Na^+ 从根系外皮层向中柱导管的运输, 从而限制了 Na^+ 向地上部的转运。这可能是瓠瓜砧木嫁接西瓜植株耐盐的根本原因。

K^+ 与 Na^+ 具有相同的水合半径和水合能, 植物组织和细胞内的 K^+/Na^+ 已被作为一个公认的耐盐指标。盐胁迫下, Na^+ 在植物中的积累会导致 K^+ 含量的明显下降, 植物体内较高的 K^+/Na^+ 有利于维持细胞生理代谢所需酶类在高 Na^+ 环境下发挥正常功能^[8]。本研究结果表明, 盐胁迫砧木嫁接苗不同部位中 K^+ 含量和 K^+/Na^+ 下降幅度较小且远高于自根嫁接苗。高含量的 K^+ 不但可以作为无机渗透调节物质来维持高 Na^+ 环境下的渗透平衡, 还能使得大部分需要 K^+ 参与的代谢酶类功能正常, 从而提高了西瓜幼苗的耐盐性。

3.2 内源激素含量变化与离子分布的互作

在盐胁迫条件下, 西瓜自根嫁接苗和砧木嫁接苗不同部位内源激素含量的变化明显不同: 自根嫁接苗 IAA 和 (Z+ZR) 含量在根系和接穗茎中显著增加, 在叶片中则明显下降, 而砧木嫁接苗不同部位 IAA 和 (Z+ZR) 的含量均显著增加。已有许多研究表明, 植物对盐胁迫的响应会引起 IAA 含量增加^[17-18]。此外, IAA 可不受转录水平的参与, 快速活化质膜上已存在的 H^+ -ATPase, 或者通过诱导第二信使编码 H^+ -ATPase 基因的表达, 合成新的 H^+ -ATPase, 间接参与盐渍环境下植物体内 Na^+ 的排斥和 K^+ 的选择性吸收^[19]。高含量的 ZR 可直接或间接清除活性氧, 减少膜脂过氧化作用, 改变膜脂过氧化产物和膜脂肪酸组成的比例, 从而保护细胞膜。研究显示, Z 和 ZR 可能介导了盐胁迫下植物体内的离子稳态平衡。Albacete 等^[20] 将栽培种番

茄嫁接到耐盐的番茄砧木 (*Solanum lycopersicum* × *Solanum cheesmaniae*) 上, 发现嫁接植株体内 K^+ 含量和 K^+/Na^+ 与木质部中 Z 和 Z/ZR 的含量呈显著正相关, 并认为 K^+ 与 CKs 的互作介导了砧木嫁接番茄植株的耐盐性。因此, 盐胁迫下, 本研究中西瓜砧木嫁接苗不同部位 IAA 和 (Z+ZR) 含量的显著提高, 可能部分参与了盐胁迫下砧木嫁接苗 Na^+ 和 K^+ 的吸收和转运。尤其是 IAA, 其在砧木嫁接苗中的分布与 Na^+ 的分布表现出高度的一致性: 盐胁迫下, 砧木嫁接植株体内不同部位 IAA 含量在根系和接穗的茎中含量最高, 而砧木嫁接苗这 2 个部位 Na^+ 含量也最多, 这可能是砧木嫁接苗植株体内 IAA 对盐渍环境的一种应激响应, 对维持盐胁迫下砧木嫁接苗体内离子平衡, 提高砧木嫁接苗的耐盐性起到了积极的作用。

本试验中, 自根嫁接苗和砧木嫁接植株不同部位中 GA_3 的含量对盐胁迫的响应不一致: 盐胁迫下, 自根嫁接苗 GA_3 含量在接穗的茎中含量无明显变化, 在其他部位均明显增加; 而砧木嫁接苗 GA_3 含量除在砧木的茎中保持不变外, 其余部位均明显下降。这个结果也暗示了不同植物种类内源 GAs 在响应盐胁迫上的复杂性。研究显示, 逆境胁迫下, 内源 GAs 调节植物生长的信号转导与植物的源库平衡有关^[21]。盐胁迫抑制了库点酶的活性, 引起植物叶片中蔗糖含量增加, 对植物的胁迫反应产生负反馈调节^[22]。此外, GA_3 对植物耐盐性的启动效应可能还与体内其他内源激素的稳态平衡以及离子在地下部和地上部的分配有关^[23]。因此, 本试验中盐胁迫下 2 种不同嫁接组合 GA_3 对盐胁迫的不同响应及其在盐胁迫下起到的作用还需要进一步深入研究。

ABA 在植物响应各种非生物胁迫的过程中起到了重要的作用^[24]。渗透胁迫下, 短期内 ABA 可在细胞中大量累积, 促进气孔关闭, 调节各种保护剂或者胁迫应答基因的表达^[25]。此外, 一些研究表明, ABA 信号分子与保卫细胞内阴阳离子通道的互作调节了因细胞失水导致的气孔关闭^[22]; ABA 信号途径关键成分与离子转运体的互作直接参与了渗透胁迫下胞内离子稳态的平衡^[26]。本试验中, 盐胁迫自根嫁接苗和砧木嫁接苗根系和茎 (包括砧木和接穗) 中 ABA 含量均明显下降, 叶片中 ABA 含量则显著增加。这暗示着盐胁迫下, 两种嫁接组合西瓜幼苗根系和茎中 ABA 合成速率下降了, 或者是其合成没有受到影响, 但是根系中的 ABA 被转运

到了叶片中,引起西瓜叶片气孔的扩张速度下降,可降低气孔导度,减轻因蒸腾作用的水分散失,提高西瓜植株耐盐性。本研究还发现,自根嫁接苗根系和茎中 ABA 下降幅度远大于砧木嫁接苗,其叶片中 ABA 增加幅度也远大于砧木嫁接苗,这个结果与前人关于耐盐性强的物种 ABA 含量较稳定的结论是一致的^[27]。

3.3 内源激素的互作

我们之前的研究表明,在对照条件下,瓠瓜砧木嫁接苗地上部干重、鲜重,以及单株干重、鲜重均明显高于自根嫁接苗;而盐胁迫下,瓠瓜砧木嫁接苗以上 4 个生长指标的下降幅度以及根系生长受到的抑制程度均小于自根嫁接苗^[9,10,28]。这表明与自根嫁接苗相比,无论是对照条件下还是盐胁迫下,瓠瓜砧木嫁接苗均具有较高的生长速率,表现出较强的生长势。研究表明,生长素和 CKs 的比率能够决定植物根系和地上部分的相对生长率,高比率可促进根的形成,低比率则促进芽的形成^[29]。本试验结果表明,对照条件下,瓠瓜砧木嫁接能够明显降低西瓜幼苗体内 IAA/(Z+ZR) 的比值,这可能对砧木嫁接苗

地上部的生长发育起到了促进作用,因而表现出较强的生长势。盐胁迫条件下,两种嫁接组合的 IAA/(Z+ZR) 比值在不同部位变化相同:即在根系和接穗茎中比值均显著增加,在叶片中比值则明显下降;但是比较总的 IAA/(Z+ZR) 比例,自根嫁接苗体内没有什么明显的变化,砧木嫁接苗体内却明显增加,其数值是砧木嫁接苗对照的 2.01 倍。这些结果表明,盐胁迫下,砧木嫁接可通过提高生长素和细胞分裂素的总比例,在逆境环境下仍使根系保持较高的生长速率,增强根系对盐胁迫的耐受性,可保持较高的水分和营养物质的吸收速率,从而维持地上部的生长,增强西瓜嫁接植株对盐胁迫的抗性。

综上所述,在盐胁迫条件下,瓠瓜砧木嫁接可将大部分进入根系的 Na^+ 截留在根系中,并通过维持嫁接植株体内较高的 K^+ 含量和 K^+/Na^+ 比来防止离子毒害的发生;同时,盐胁迫砧木嫁接植株体内 IAA、(Z+ZR) 含量以及 IAA/(Z+ZR) 的比值较高,对增强嫁接植株的耐盐性起到了积极的促进作用。

参考文献:

- [1] MUNNS R, TESTER M. Mechanisms of salinity tolerance[J]. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2008, 59: 651—681.
- [2] RAMOLIYA P J, PATEL H M, PANDEY A N. Effect of salinization of soil on growth and macro-and micro-nutrient accumulation in seedlings of *Salvadora persica* (Savadoraceae)[J]. *Forest Ecol. Manag.*, 2004, 202(1—3): 181—193.
- [3] ZHU J K. Regulation of ion homeostasis under salt stress[J]. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2003, 6(5): 441—445.
- [4] COLLA G, ROUPHAEL Y, LEONARDI C, *et al.* Role of grafting in vegetable crops grown under saline conditions[J]. *Sci. Horti.*, 2010, 127: 147—155.
- [5] ALONI B, COHEN R, KAMI L, *et al.* Hormonal signaling in rootstock-scion interactions[J]. *Sci. Horti.*, 2010, 127: 119—126.
- [6] WEI G P(魏国平), ZHU Y L(朱月林), LIU ZH L(刘正鲁), *et al.* Growth and ionic distribution of grafted eggplant seedlings with NaCl stress[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2007, 27(6): 1 172—1 178(in Chinese).
- [7] ZHU J, BIE Z L, HUANG Y, *et al.* Effect of grafting on the growth and ion concentrations of cucumber seedlings under NaCl stress[J]. *Soil Sci. Plant Nutri.*, 2008, 54(6): 895—902.
- [8] HUANG Y, BIE Z L, LIU P, *et al.* Reciprocal grafting between cucumber and pumpkin demonstrates the roles of the rootstock in the determination of cucumber salt tolerance and sodium accumulation[J]. *Sci. Horti.*, 2012, 13: 47—54.
- [9] YANG Y J, LU X M, YAN B, *et al.* Bottle gourd rootstock-grafting affects nitrogen metabolism in NaCl-stressed watermelon leaves and enhances short-term salt tolerance[J]. *J. Plant Physiol.*, 2013, 170: 653—661.
- [10] YANG Y J, WANG L P, TIAN J, *et al.* Proteomic study participating the enhancement of growth and salt tolerance of bottle gourd rootstock-grafted watermelon seedlings[J]. *Plant Physiol. Biochem.*, 2012, 58: 54—65.
- [11] HUNT J. Dilute hydrochloric acid extraction of plant material for routine cation analysis[J]. *Commun. Soi. Sci. Plant Ann.*, 1982, 13(1): 49—55.
- [12] BOLLMARK M, KUBAT B, ELASSON L. Variations in endogenous cytokinin content during adventitious root formation in pea cuttings[J]. *J. Plant Physiol.*, 1988, 132: 262—265.

- [13] HE Z. Guidance to experiment on chemical control in crop plants[M]//HE Z P. Guidance to experiment on chemical control in crop plant. Beijing:Beijing Agricultural University Publishers,1993,60—68.
- [14] ZHAO J,LI G,YI G X,*et al.* Comparison between conventional indirect competitive enzyme-linked immunosorbent assay (icELISA) and simplified icELISA for small molecules[J]. *Analytica Chimica Acta*,2006,**571**(1):79—85.
- [15] LOUPASSAKI M H,CHARTZOULAKIS K S,DIGALAKI N B,*et al.* Effects of salt stress on concentration of nitrogen,phosphorus,potassium,calcium,magnesium and sodium in leaves,shoots and roots of six olive cultivars[J]. *J. Plant Nutr.*,2002,**25**(11):2 457—2 482.
- [16] ZHU SH N(朱士农),GUO SH R(郭世荣). Effects of grafting on K^+ , Na^+ contents and distribution of watermelon (*Citrullus vulgaris* Schrad.) seedling under NaCl stress[J]. *Acta Horticulturae Sinica* (园艺学报),2009,**36**(6):814—820(in Chinese).
- [17] SUN F F,ZHANG W S,Hu H Z,*et al.* Salt modulates gravity signaling pathway to regulate growth direction of primary roots in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plant Physiol.*,2008,146:178—188.
- [18] WANG H,GU M,CUI J,*et al.* Effects of light quality on CO_2 assimilation,chlorophyll-fluorescence quenching,expression of Calvin cycle genes and carbohydrate accumulation in *Cucumis sativus*[J]. *J. Photochem. Photo. B: Biology*,2009,**96**(1):30—37.
- [19] CAMONI L,MARRA M,GARUFI A,*et al.* The maize root plasma membrane H^+ -ATPase is regulated by a sugar-induced transduction pathway[J]. *Plant Cell Physiol.*,2006,**47**(6):743—747.
- [20] ALBACETE A,MAETÍNEZ-ANDÚJAR C,GHANEM M E,*et al.* Rootstock-mediated changes in xylem ionic and hormonal status are correlated with delayed leaf senescence,and increased leaf area and crop productivity in salinized tomato[J]. *Plant Cell Environ.*,2009,**32**(7):928—938.
- [21] IQBAL N,NAZAR R,KHAN M I R,*et al.* Role of gibberellins in regulation of source-sink relations under optimal and limiting environmental conditions[J]. *Curr. Sci.*,2011,100:110.
- [22] GOLLDACK D,LI C,MOHAN H,*et al.* Gibberellins and abscisic acid signal crosstalk:living and developing under unfavorable conditions[J]. *Plant Cell Rep.*,2013,**32**(7):1 007—1 016.
- [23] IQBAL M,ASHRAF M,JAMILA,*et al.* Does seed priming induce changes in the levels of some endogenous plant hormones in hexaploid wheat plants under salt stress?[J]. *J. Integr Plant Biol.*,2006,**48**(2):181—189.
- [24] KEMPA S,KRASENSKY J,DAL SANTO S,*et al.* A Central role of abscisic acid in stress-regulated carbohydrate metabolism[J]. *PLoS Clin Trials*,2008,**3**(12):3 935—3 943.
- [25] EYIDOĞAN F,OZ M T,YUCEL M,*et al.* Chapter 1 Signal transduction of phytohormones under abiotic stresses[M]//KHAN N A,*et al.* Phytohormones and abiotic stress tolerance in plants. Berlin:Springer,2012:1—48.
- [26] OSAKABE Y,ARINAGA N,UMEZAWA T,*et al.* Osmotic stress responses and plant growth controlled by potassium transporters in *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell*,2013,**25**(2):609—624.
- [27] LI Q Y(李青云),GE H B(葛会波),HU SH M(胡淑明),*et al.* Endogenous hormone regulation with exogenous calcium under salt stress in strawberry[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报),2008,**28**(3):517—522(in Chinese).
- [28] ZHU SH N(朱士农),GUO SH R(郭世荣),ZHANG A H(张爱慧),*et al.* Activities of antioxidant enzymes and photosynthetic characteristics in grafted watermelon seedlings under NaCl stress[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报),2008,**28**(11):2 285—2 291(in Chinese).
- [29] MÜLLER D,LEYSER O. Review:Part of a special issue on the plant cell cycle:Auxin,cytokinin and the control of shoot branching[J]. *Ann. Bot.*,2011,**4**(18):1—10.

(编辑:裴阿卫)