

NaCl 胁迫对圆柏幼苗生长和离子吸收及分配的影响

唐晓倩^{1,2}, 刘广全^{1,3*}

(1 中国水利水电科学研究院, 北京 100038; 2 国家林业局盐碱地研究中心, 北京 100091; 3 国际泥沙研究培训中心, 北京 100048)

摘要:以当年生圆柏幼苗为实验材料, 采用温室调控盆栽土培法研究了不同浓度 NaCl (0、100、200、300 mmol · L⁻¹) 胁迫 21 d 对其生长情况及不同器官(根、茎、叶)中 K⁺、Na⁺、Ca²⁺ 和 Mg²⁺ 的吸收和分配的影响, 以探讨圆柏幼苗对盐环境的生长适应性及耐盐机制。结果表明: (1) 随着 NaCl 胁迫浓度的增加, 圆柏幼苗生长, 包括株高、地径、相对生长量以及生物量的积累均呈下降趋势, 而其根冠比却增加。 (2) 在各浓度 NaCl 胁迫处理下, 圆柏幼苗根、茎、叶中 Na⁺ 含量较对照均显著增加, 而且叶中 Na⁺ 含量显著高于茎和根, 叶中 Na⁺ 含量是根中的 5 倍。 (3) 随着 NaCl 胁迫浓度的升高, 圆柏幼苗各器官中 K⁺、Ca²⁺ 和 Mg²⁺ 含量以及 K⁺/Na⁺、Ca²⁺/Na⁺ 及 Mg²⁺/Na⁺ 比值均呈下降趋势。 (4) 在 NaCl 胁迫条件下, 圆柏幼苗根系离子吸收选择性系数 S_{K, Na}、S_{Ca, Na}、S_{Mg, Na} 显著提高, 茎、叶离子转运选择性系数 S_{Ca, Na}、S_{Mg, Na} 则逐渐降低, 叶中离子转运选择性系数 S_{K, Na} 则随着 NaCl 胁迫浓度的升高显著降低, 大量 Na⁺ 进入地上部, 减缓了盐胁迫对根系的伤害。研究认为, 圆柏幼苗的盐适应机制主要是通过根系的补偿生长效应及茎、叶对 Na⁺ 的聚积作用来实现的, 同时也与根对 K⁺、Ca²⁺、Mg²⁺ 的选择性运输能力增强和茎、叶稳定的 K⁺、Ca²⁺、Mg²⁺ 的选择性运输能力有关。

关键词: 圆柏; NaCl 胁迫; 幼苗生长; 离子平衡

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Effects of NaCl Stress on the Growth, Ion Absorption and Distribution of *Juniperus chinensis* Seedlings

TANG Xiaoqian^{1,2}, LIU Guangquan^{1,3*}

(1 China Institute of Water Resources and Hydropower Research, Beijing 100038, China; 2 Research Center of Saline and Alkali Land of State Forestry Administration, Beijing 100091, China; 3 International Research and Training Center on Erosion & Sedimentation, Beijing 100048, China)

Abstract: To understand the growth adaptability and salt tolerance mechanism of *Juniperus chinensis* seedlings under NaCl stress, we investigated the cationic absorption and distribution in different organs (such as roots, stems and needles) of the raw *J. chinensis* seedlings and its biomass accumulation under different levels of NaCl (0, 100, 200, and 300 mmol · L⁻¹) stress through potted soil culturing in greenhouse. The results showed that: (1) with the increase of NaCl concentration, the growth including plant height, ground diameter, relative height growth and biomass accumulation were declined, while the root/shoot ra-

收稿日期: 2017-02-26; 修改稿收到日期: 2017-06-06

基金项目: “十三五”国家重点研发计划课题(No. 2016YFC0501705, 2016YFC0501602); IWHR 成果转化专项(No. 沙 1003012016)

作者简介: 唐晓倩(1986—), 女, 在读博士研究生, 主要从事耐盐碱植物筛选研究。E-mail: txqcaf@163.com

* 通信作者: 刘广全, 博士(后), 教授, 博士生导师, 主要从事生态系统管理技术研究。E-mail: gquliu@iwhr.com

tio was increased, indicating that the growth was inhibited; (2) under the NaCl stress, the Na^+ concentrations in the roots, stems and needles of the *J. chinensis* seedlings were significantly increased compared with those of the contrast seedlings, and the Na^+ concentration in the needles was significantly higher than that in stems and roots, the Na^+ concentration in the needles was 5-fold higher in the roots; (3) with the increase of NaCl concentration, the K^+ , Ca^{2+} and Mg^{2+} contents, K^+/Na^+ , $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ and $\text{Mg}^{2+}/\text{Na}^+$ ratios in different organs of the seedlings were decreased; (4) under the NaCl stress, the K^+ - Na^+ selective transportation coefficients ($S_{\text{K}, \text{Na}}$), Ca^{2+} - Na^+ selective transportation coefficients ($S_{\text{Ca}, \text{Na}}$) and Mg^{2+} - Na^+ selective transportation coefficients ($S_{\text{Mg}, \text{Na}}$) of the roots were significantly decreased, but the $S_{\text{Ca}, \text{Na}}$ and $S_{\text{Mg}, \text{Na}}$ of the stems and needles were generally decreased, while $S_{\text{K}, \text{Na}}$ of the needles were significantly declined with the increase of NaCl concentration. And large amount of Na^+ was retained in shoots, which was advantageous for reducing the damage of salt stress to roots. In conclusion, our findings suggested that the salt-adaptation mechanism of *J. chinensis* seedlings were primarily implemented by root growth stimulation, stems and needles Na^+ accumulation, and are also correlated with a remarkably increased ability of K^+ , Ca^{2+} and Mg^{2+} selective transportation in roots and steadyability of K^+ , Ca^{2+} and Mg^{2+} selective transportation in stems and needles.

Key words: *Juniperus chinensis*; NaCl stress; seedling growth; ion homeostasis

盐害是自然界中主要的非生物胁迫之一,严重抑制植物的生长和限制农作物的产量,给全球农林业生产带来了严重的威胁^[1]。中国各类盐渍土地面积约 $1 \times 10^6 \text{ hm}^2$, 占全国可利用土地面积的 4.88%, 主要分布在西北、华北、东北及沿海地区^[2]。近年来,由于受气候、人口、工业、农业上化肥不合理使用以及不合理灌溉等影响^[3], 中国土壤盐渍化面积逐年增加, 现已成为制约中国农林业发展的重要因素。

盐胁迫对植物的伤害方式主要有渗透胁迫、离子毒害和营养不平衡, 这主要是由细胞内的 Na^+ (而不是 Cl^-) 引起的^[4-5], 它在植物体内积累极易造成特殊离子效应的单盐毒害, 同时植物体内 Na^+ 的增加也会对其他离子, 如 K^+ 、 Mg^{2+} 、 Ca^{2+} 等离子的吸收产生拮抗作用, 引起植株发生营养亏缺并且破坏植物体内的渗透平衡^[6]。 K^+/Na^+ 比降低是盐胁迫下植物细胞内离子平衡遭到破坏的一个典型指标^[7], K^+/Na^+ 已经成为植物耐盐性的重要指标之一。对植物的耐盐性从不同器官水平进行研究, 一方面可明确根系对土壤中离子的吸收及离子在植株各器官间的运移和分布情况, 深入理解植株有机整体的耐盐机理, 另一方面也为下一步在细胞水平上的深入研究提供参考。

圆柏 (*Juniperus chinensis* L.), 又名桧柏、刺柏, 为柏木科刺柏属 (*Juniperus*) 常绿乔木, 主要分布在中国西北、西部和西南高山地区, 具有较强的抗寒、耐旱和耐盐碱能力, 是中国重要的用材及庭院观赏树种, 也是西北地区水土保持和防风固沙树种。目前, 针对圆柏的抗逆性研究主要集中在抗旱^[8]、低

温^[9-11]、重金属胁迫^[12]等方面, 而对于耐盐方面的系统研究报道较少。为了解圆柏对 NaCl 胁迫的耐受机制, 本研究在温室土培条件下, 以当年生圆柏实生苗为材料, 考察了 NaCl 模拟盐胁迫下幼苗生长及根、茎、叶中 K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 离子的吸收、运移和积累情况, 以期从离子的积累和分配角度探讨圆柏的耐盐生理机制, 为其开发利用和盐碱地区造林树种选择提供参考。

1 材料和方法

1.1 材料培养及处理

供试的圆柏(原变种)种子采自四川巴中市。整个实验在中国林业科学研究院科研温室内进行。圆柏种子用温水浸泡 24 h 后, 与湿沙混合催芽。2016 年 4 月中旬, 将催芽并萌动露白的圆柏种子播种至营养钵中, 每钵 2 粒, 于温室中育苗。待幼苗生长 2 个月后, 移栽至直径、高度均为 30 cm 的带托盘的塑料盆中。每个塑料盆中加入等量的基质 ($1\ 000 \text{ g} \pm 50 \text{ g}$), 基质成分为蛭石和珍珠岩, 按照 3:1 (体积比) 混合, 装盆前用多菌灵将栽培基质进行全面消毒处理。缓苗 1 个月后, 选取长势基本一致的苗木进行盐胁迫处理。

试验采用单因素完全随机设计, 设置 4 个处理水平, NaCl 含量依次为 0 (CK)、100、200、300 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, 每个处理水平重复 3 次, 每个重复 9 株幼苗, 参试幼苗共 108 株。参照杨升等^[13] 分别以含 0、100、200 和 300 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 的 1/2 Hoagland 营养液浇灌幼苗, 并采取多次施盐、逐级递增的方式。达到预期设定 NaCl 浓度后, 根据蒸发情况浇

营养液,以平衡蒸发量。花盆下垫塑料托盘,以便后期浇营养液时将流出的溶液及时倒回花盆内,防止盐分流失。NaCl 胁迫处理 21 d 后采样用于各项指标测定。

1.2 指标测定

1.2.1 生长性状 各处理随机选取定向培育的圆柏幼苗 5 株,分别测定 NaCl 胁迫处理前的苗木地径、株高 H_1 和 NaCl 胁迫处理后株高 H_2 ,并计算株高绝对生长量 $H_0(H_2-H_1)$ 和株高相对生长量($H_0/H_1 \times 100\%$)。

1.2.2 生物量的积累和分配 NaCl 处理 21 d 后,各处理随机选取 3 株圆柏幼苗,用自来水冲洗去除植株表面的杂质,用去离子水冲洗幼苗 4~6 遍,吸干水分,分别将根、茎、叶编号装入信封放入烘箱中,105 ℃杀青 30 min,后于 70 ℃下烘至恒重,自然冷却后分别称取器官干质量(DW),并计算相关生物量。冠层生物量=茎生物量+叶生物量;全株生物量=根生物量+冠层生物量;根冠比=根生物量/冠层生物量。

1.2.3 矿质离子含量 各处理圆柏干样经磨碎,过筛,参照刘正祥等^[14]的矿质离子含量测定方法,用 $HNO_3:HClO_4=10:1$ (V/V) 消煮,采用电感耦合等离子体光谱仪(ICP-OES)测定 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 及 Mg^{2+} 含量。

1.2.4 离子选择性运输能力的计算 按照下式计算不同器官对离子吸收和运输的选择性系数($S_{X,Na}$)^[15]:根系离子吸收 $S_{X,Na} = 根(X/Na^+)/介质(X/Na^+)$;茎叶离子运输 $S_{X,Na} = 库器官(X/Na^+)/源器官(X/Na^+)$ 。式中,X 代表 K^+ 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 的浓度。

1.3 数据处理与分析

采用 Microsoft Excel 2007 和 SPSS 16.0 软件

进行数据整理、统计分析和图表制作^[14]。

2 结果与分析

2.1 NaCl 胁迫对圆柏幼苗生长的影响

表 1 显示,圆柏幼苗株高、地径和株高相对生长量随着 NaCl 胁迫浓度的升高而逐渐下降,株高、地径仅在 300 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫下降幅达到显著水平,而株高相对生长量在各浓度下均降低,但各 NaCl 胁迫处理水平间无显著差异。其中,与对照(CK)相比,圆柏幼苗株高、地径和株高相对生长量在 300 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫下分别显著下降了 24.8%、23.0%和 42.94%。这说明 NaCl 胁迫对圆柏幼苗的生长具有抑制作用,并存在剂量效应。

2.2 NaCl 胁迫对圆柏植株生物量积累与分配的影响

由表 2 可以看出,随着 NaCl 胁迫浓度的升高,圆柏幼苗根、茎、叶、冠层及全株的生物量积累均呈逐渐下降趋势;与对照(CK)相比,幼苗叶、冠层及全株生物量的降幅在各 NaCl 胁迫浓度下均达到显著水平,茎和根生物量的降幅分别在 200 和 300 mmol · L⁻¹ NaCl 浓度下达到显著水平。其中,在 300 mmol · L⁻¹ NaCl 浓度胁迫下,圆柏幼苗根、茎、叶、冠层及全株的生物量分别比相应对照显著降低 10.8%、7.3%、28.7%、24.4%、22.4%。同时,圆柏幼苗的根冠比值却随着 NaCl 浓度的升高呈现出增加的趋势,但总体变化幅度比较小,仅 300 mmol · L⁻¹ 浓度下与对照差异达到显著水平,增幅为 15.8%。可见,NaCl 胁迫抑制了圆柏幼苗各器官以及植株生物量的积累,且叶片、冠层的反应更敏感,致使其根冠比增加,并在高浓度盐胁迫下表现得更明显。

表 1 不同浓度 NaCl 胁迫下圆柏幼苗生长指标的变化

Table 1 The growth of *J. chinensis* seedlings with different NaCl concentrations

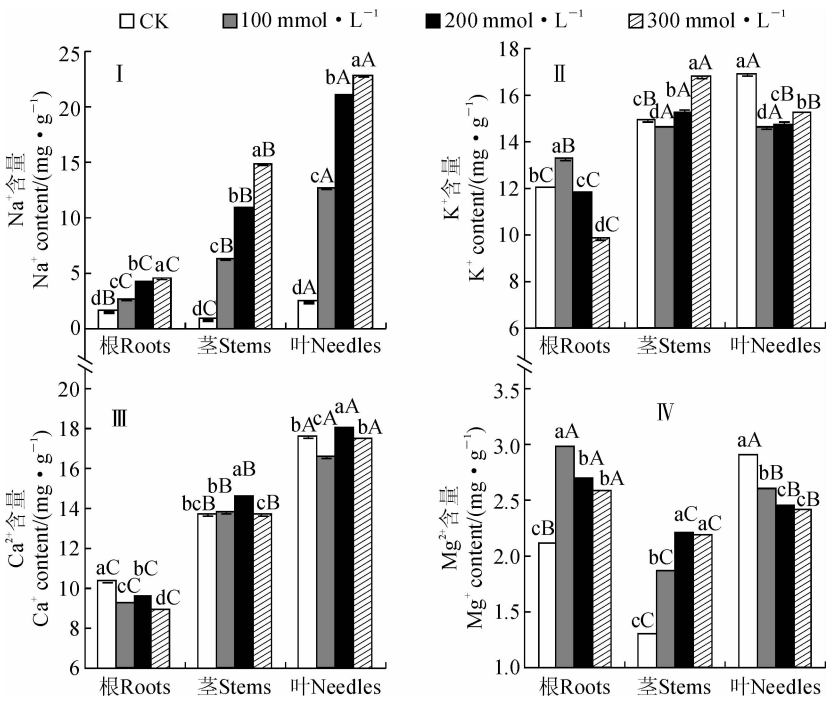
NaCl 浓度 NaCl concentration/(mmol · L ⁻¹)	株高 Plant height /cm	地径 Ground diameter/mm	株高相对生长量 Relative height growth/%
CK	11.858±0.647a	0.864±0.063a	24.513±1.084a
100	11.242±0.747a	0.842±0.05a	17.632±1.187b
200	11.125±0.628a	0.802±0.088ab	15.818±1.859b
300	8.917±0.441b	0.652±0.035b	13.987±3.091b

注:同列数据后不同小写字母表示处理间在 0.05 水平存在显著性差异($P<0.05$);下同
Note: Different normal letters in the same column indicate significant difference among treatments at 0.05 level ($P < 0.05$); The same as below

表 2 不同浓度 NaCl 胁迫下圆柏幼苗不同器官生物量积累及根冠比值的变化

Table 2 The biomass accumulation and root/shoot ratio in different organs of *J. chinensis* seedlings under different NaCl concentrations

NaCl 浓度 NaCl concentration /(mmol · L ⁻¹)	生物量积累 Biomass accumulation/(g · plant ⁻¹)					根冠比值 Roots/shoots ratio
	根 Root	茎 Stem	叶 Needle	冠层 Shoot	全株 Whole plant	
CK	0.167±0.023a	0.177±0.015a	0.691±0.015a	0.869±0.003a	1.039±0.013a	0.196±0.004a
100	0.168±0.013a	0.172±0.021ab	0.669±0.014b	0.842±0.012b	1.010±0.031b	0.2±0.004a
200	0.158±0.015ab	0.163±0.014b	0.589±0.004c	0.751±0.011c	0.91±0.004c	0.211±0.007ab
300	0.149±0.015b	0.164±0.022b	0.493±0.024d	0.657±0.012d	0.806±0.013d	0.227±0.008b



图中误差棒为平均值的标准误(n=3),不同小写字母表示相同器官内不同 NaCl 处理间具有显著差异,而不同大写字母则表示相同 NaCl 处理内不同器官间具有显著差异($P<0.05$)

图 1 不同浓度 NaCl 胁迫下圆柏幼苗各器官 K⁺、Na⁺、Ca²⁺、Mg²⁺ 含量的变化

The error bars represent standard error (SE) of mean of three replications; Different normal letters within same organs represent significant difference among different NaCl concentrations at 0.05 level, while different capital letters within same NaCl concentration represent significant difference among organs at 0.05 level

Fig. 1 The K⁺, Na⁺, Ca²⁺ and Mg²⁺ contents in different organs of *J. chinensis* seedlings under different NaCl concentrations

2.3 NaCl 胁迫对圆柏幼苗不同器官离子含量的影响

2.3.1 Na⁺ 含量 圆柏当年生幼苗根、茎、叶中 Na⁺ 含量均随着处理 NaCl 浓度的升高而表现出逐渐增加的变化趋势,且各浓度处理间差异均达到显著水平(图 1, I)。其中,圆柏幼苗根、茎、叶内 Na⁺ 含量在 100 mmol · L⁻¹ 浓度下分别为对照的 1.70、8.10、5.32 倍,在 200 mmol · L⁻¹ 浓度下分别为

2.74、14.07、8.90 倍,在 300 mmol · L⁻¹ 浓度下分别为 2.98、19.27、9.61 倍;各器官间相比,圆柏幼苗中 Na⁺ 含量在相同浓度处理中均表现为叶>茎>根,如 300 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫下叶和茎中 Na⁺ 含量分别为根中的 5.07 和 3.29 倍。可见,NaCl 胁迫处理下,圆柏幼苗各器官均吸收积累了大量 Na⁺,各器官中 Na⁺ 含量的绝对值在相同浓度下均表现为叶片中最高,茎中次之,根系中最低,而含量

的增幅则表现为茎>叶>根。

2.3.2 K⁺ 含量 圆柏幼苗根、茎、叶中 K⁺ 含量随 NaCl 浓度的升高变化趋势各异(图 1, II)。其中,根中 K⁺ 含量在 100 mmol · L⁻¹ 浓度时比对照显著上升,后随浓度升高而比对照显著下降;茎和叶中 K⁺ 的含量随着 NaCl 浓度增加呈先降低后升高的变化趋势,茎中 K⁺ 含量在 100 mmol · L⁻¹ 浓度时比对照显著下降,在其余浓度下比对照显著上升,而叶中 K⁺ 含量在各浓度 NaCl 处理下均显著低于对照水平。在 300 mmol · L⁻¹ 浓度下,圆柏幼苗根、叶中 K⁺ 含量分别比对照显著降低 18.30%和9.59%,而茎中 K⁺ 含量则比对照显著升高 12.45%。器官间相比较,在相同 NaCl 浓度下,根系中 K⁺ 含量均显著低于相应的茎和叶片;茎中含量在 100 mmol · L⁻¹ 浓度时与叶中无显著差异,而在其余浓度下显著低于叶片。

2.3.3 Ca²⁺ 含量 不同 NaCl 胁迫浓度处理的圆柏幼苗各器官中 Ca²⁺ 的含量变化趋势均为叶>茎>根,且差异达到显著水平(图 1, III)。与对照相比,根中 Ca²⁺ 含量在各浓度下均显著降低;茎中 Ca²⁺ 含量仅在 200 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下显著降低,其余浓度下无显著变化;叶中 Ca²⁺ 含量在 100 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下显著降低,在 200 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下显著升高,而在 300 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下无显著变化。可见,茎和叶中 Ca²⁺ 含量降幅均低于根中,这可能是由于圆柏幼苗在高浓度 NaCl 胁迫下对 Na⁺ 的吸收增加而抑制了对 Ca²⁺ 的吸收,并因此造成茎和叶片内 Ca²⁺ 含量的减少。

2.3.4 Mg²⁺ 含量 在各浓度 NaCl 胁迫下,圆柏幼苗中 Mg²⁺ 含量均以根系最高,其次是叶片,茎中最低,并且相同浓度处理器官之间差异均达到显著水平(图 1, IV)。随着 NaCl 胁迫浓度升高,圆柏幼苗各器官中 Mg²⁺ 含量变化趋势各异。其中,根和茎中 Mg²⁺ 含量在各浓度 NaCl 胁迫处理下均比对照显著上升,只有根中含量增幅随胁迫浓度增加而降低,而茎中 Mg²⁺ 含量增幅随着 NaCl 浓度的升高而上升;叶中 Mg²⁺ 含量则随着 NaCl 浓度的升高呈显著下降趋势,并在 100、200 和 300 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下较对照分别显著下降了 10.73%、15.94%和 16.95%。

2.4 NaCl 胁迫对圆柏幼苗不同器官 K⁺/Na⁺、Ca²⁺/Na⁺、Mg²⁺/Na⁺ 的影响

随着 NaCl 胁迫浓度的增加,圆柏幼苗根、茎、叶中 K⁺/Na⁺、Ca²⁺/Na⁺、Mg²⁺/Na⁺ 总体上均呈

下降趋势(图 2)。其中,在 200 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫下,根、茎、叶的 K⁺/Na⁺ 比相应对照分别下降了 64.32%、92.71%、90.17%,Ca²⁺/Na⁺ 分别下降了 66.25%、92.46%、88.50%,Mg²⁺/Na⁺ 分别下降了 53.47%、87.92%、90.55%;当 NaCl 浓度增加至 300 mmol · L⁻¹ 时,茎和叶的 K⁺/Na⁺、Ca²⁺/Na⁺ 及叶的 Mg²⁺/Na⁺ 比 200 mmol · L⁻¹ 处理下降幅度均较小,而根部各比值下降较为明显。另外,器官间比较,叶片 K⁺/Na⁺、Ca²⁺/Na⁺、Mg²⁺/Na⁺ 在各浓度 NaCl 胁迫下均低于相应根和茎,而茎又低于相应根。

2.5 NaCl 胁迫对圆柏幼苗阳离子选择性吸收和运输的影响

从表 3 可知,圆柏幼苗根系的离子吸收选择性系数 S_{K, Na}、S_{Ca, Na}、S_{Mg, Na} 均随着 NaCl 浓度的增加逐渐显著增大。这表明 NaCl 胁迫处理下圆柏幼苗根

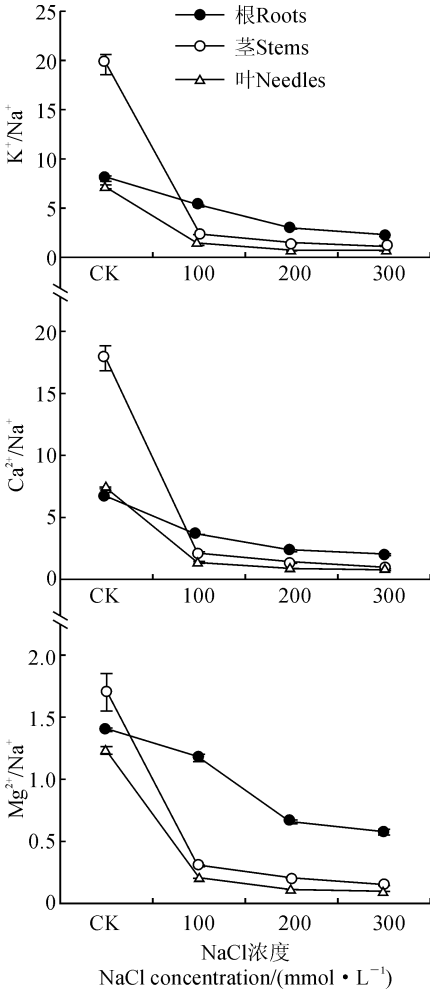


图 2 不同浓度 NaCl 胁迫下圆柏幼苗各器官 K⁺/Na⁺、Ca²⁺/Na⁺、Mg²⁺/Na⁺ 比值的变化
Fig. 2 The K⁺/Na⁺, Ca²⁺/Na⁺ and Mg²⁺/Na⁺ ratios in different organs of *J. chinensis* seedlings under different NaCl concentrations

表 3 不同浓度 NaCl 胁迫下圆柏幼苗各器官 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 选择性吸收和运输的变化

Table 3 The selective absorption-transportion of K^+ , Ca^{2+} and Mg^{2+} in different organs of *J. chinensis* seedlings under different NaCl concentrations

选择性系数 Selective transportation coefficients	NaCl 浓度 NaCl concentration /(mmol · L ⁻¹)	根 Root	茎 Steam	叶 Needle
$S_{K, Na}$	CK	0.006±0.000dC	2.454±0.207aA	0.892±0.008aB
	100	174.490±2.507cA	0.454±0.011bB	0.222±0.003dB
	200	191.201±1.921bA	0.497±0.009bB	0.246±0.003cB
	300	220.335±1.393aA	0.519±0.004bB	0.306±0.002bB
$S_{Ca, Na}$	CK	0.008±0.000dC	2.642±0.240aA	1.09±0.017aB
	100	180.971±2.731cA	0.614±0.016bB	0.363±0.004bB
	200	230.089±0.273bA	0.585±0.002bB	0.371±0.000bB
	300	297.471±4.600aA	0.465±0.008bB	0.389±0.006bB
$S_{Mg, Na}$	CK	0.002±0.000dC	1.217±0.121aA	0.879±0.014aB
	100	58.844±1.686cA	0.258±0.013bB	0.176±0.001bB
	200	65.637±1.533bA	0.314±0.015bB	0.178±0.009bB
	300	87.207±2.747aA	0.256±0.015bB	0.184±0.003bB

注:同一列不同小写字母表示盐处理之间在 0.05 水平存在显著性差异,而同一行不同大写字母表示在不同器官间在 0.05 水平存在显著性差异

Note: Different normal letters within same column represent significant difference among salt concentrations at 0.05 level, while different capital letters within same row represent significant difference among different organs at 0.05 level

系具有较强的 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 选择性运输能力,且随着根内 Na^+ 浓度的升高持续增大。同时,就离子转运选择性系数而言,茎中 $S_{K, Na}$ 、茎和叶中的 $S_{Ca, Na}$ 、 $S_{Mg, Na}$ 在 100、200 和 300 mmol · L⁻¹ NaCl 浓度胁迫下均显著低于对照,而各处理浓度间均无显著差异,但 300 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫幼苗茎 $S_{Ca, Na}$ 、 $S_{Mg, Na}$ 反而稍低于 100 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫幼苗植株。即茎和叶对 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 选择性运输能力随 NaCl 胁迫浓度的升高而逐渐降低,但变化不显著,而叶中 $S_{K, Na}$ 则随着 NaCl 胁迫浓度的升高显著降低,说明地上部(茎和叶)大量积累 Na^+ 对地上部 K^+ 的选择性运输的抑制效应要大于 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 。另外,从表 3 还可以看出, $S_{K, Na}$ 、 $S_{Ca, Na}$ 、 $S_{Mg, Na}$ 在圆柏幼苗不同器官之间具有较大差异。其中,在对照条件下,圆柏幼苗 $S_{K, Na}$ 、 $S_{Ca, Na}$ 、 $S_{Mg, Na}$ 均表现为茎>叶>根;而在 100~300 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫条件下,圆柏幼苗 $S_{K, Na}$ 和 $S_{Ca, Na}$ 均表现为根>茎>叶,幼苗根系继而成为离子选择性运输能力最强的组织。

3 讨论与结论

3.1 圆柏幼苗生长和生物量积累对 NaCl 胁迫的响应

生长受到抑制是甜土植物对盐渍生境最常见的

生理响应机制^[4,16-17]。一方面,植物通过减缓生长、改变形态特征、重新构建生物量分配格局来适应盐渍生境;另一方面,植物在应对盐渍生境时需要消耗大量的能量,使其用于生长的能量减少^[10-12]。本研究中 NaCl 胁迫浓度的增加导致圆柏幼苗株高、地径、株高相对生长量的下降,各器官生物量减少;同时,随着 NaCl 胁迫浓度的增加根冠比增大,特别是 300 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫处理下根冠比显著高于对照。表明 NaCl 胁迫对圆柏幼苗地上部分生长的抑制作用略大于根系,特别是高盐胁迫下(>300 mmol · L⁻¹ NaCl)对地上部的抑制作用显著大于根系,这与前人在高羊茅(*Festuca arundinacea*)^[18]、大麦(*Hordeum vulgare* L. CM 72)^[19]等植物上的研究结果一致。

3.2 圆柏幼苗离子平衡对 NaCl 胁迫的响应

将离子区隔到不同组织和细胞的能力是植物耐盐的关键机制,同时也是植物维持体内离子平衡的主要途径之一^[20-22]。研究发现不同植物的离子区域化方式有所不同,例如,碟果虫实^[23]、赖草^[24]、沙枣^[14]、弗吉尼亚栎^[25]等优先将 Na^+ 积累在根中;耐盐性陆地棉^[22]、四季竹^[26]、古巴牛乳树^[27]等优先在叶片中积累;小型西瓜主要在根部和茎部积累^[21]。

本研究表明,圆柏幼苗根、茎和叶中 Na^+ 含量随着 NaCl 胁迫浓度的增加而增加,叶中 Na^+ 的绝对量显著高于茎和根中的,说明 NaCl 胁迫下,圆柏大量吸收 Na^+ 并将其贮存在叶片中,以维持圆柏根和茎相对较低的 Na^+ 浓度。叶中 Na^+ 含量的提高降低了叶片的渗透势,有利于水分向地上部的运输。同时,本研究还发现 200 和 300 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫 1 周时,圆柏幼苗叶片呈现出叶尖或叶缘发黄的典型盐害症状,这说明圆柏幼苗将吸收到体内的大部分盐离子转移到叶片中,然后通过叶片脱落的方式将盐离子排出体外,维持体内离子的相对平衡及减轻盐离子的毒害作用。因此,在低盐浓度($\leq 100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl)下,圆柏对 NaCl 胁迫具有一定的耐受性,但随着 NaCl 胁迫浓度的升高,圆柏的盐适应机制趋向于“避盐”。这种盐适应方式与四季竹(*Oligostachyum lubricum*)^[26]把大量吸收的盐离子聚集到叶片然后通过叶片脱落的途径排出体外的避盐方式相似。

土壤中盐离子大量进入植物体内不仅会造成离子毒害,还会与营养元素的吸收产生竞争,引起植株离子比例失衡和营养亏缺^[28]。NaCl 胁迫下过量的 Na^+ 进入植物体内,会引起植株体内各器官中 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 等营养离子含量的下降,并导致 K^+/Na^+ 、 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 、 $\text{Mg}^{2+}/\text{Na}^+$ 比值下降,这在青钱柳(*Cyclocarya paliurus*)^[29]、弗吉尼亚栎(*Quercus virginiana*)^[25]等植物的研究中得到验证。本研究中,随着 NaCl 胁迫浓度的增加,圆柏幼苗各器官 K^+ 、 Ca^{2+} 、 K^+/Na^+ 、 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 、 $\text{Mg}^{2+}/\text{Na}^+$ 及叶中 Mg^{2+} 含量降低,尤其是 NaCl 胁迫浓度达到 200 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,根系 K^+/Na^+ 、 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 、 $\text{Mg}^{2+}/\text{Na}^+$ 比值均下降了 53% 以上,而同时茎和叶 K^+/Na^+ 、 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 、 $\text{Mg}^{2+}/\text{Na}^+$ 比值均下降了 87% 以上,这说明 NaCl 胁迫下, Na^+ 含量的增加不同程度地抑制了各器官 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 等营养离子的吸收,特别是在 NaCl 胁迫浓度 $\geq 200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,圆柏幼苗体内的离子平衡遭到严重破坏,对幼苗生长具有较大的伤害作用。值得注意的是,圆柏叶片中 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 含量显著高于其根和茎中,这可能是圆柏幼苗通过提高叶片中营养离子的含量来降低单一盐离子的相对浓度,这不仅可以减弱离子毒害,而且有助于维持光合器官的生理功能和保持叶

片中的离子平衡。

$S_{\text{K, Na}}$ 、 $S_{\text{Ca, Na}}$ 、 $S_{\text{Mg, Na}}$ 值表示植物器官选择性吸收(或运输) K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 的能力,盐胁迫下离子选择性运输系数值越大,表示植株选择性运输营养离子和抑制 Na^+ 向上运输的能力越强。本研究结果显示,随着 NaCl 胁迫浓度的升高,圆柏幼苗根系 $S_{\text{K, Na}}$ 值显著升高,这说明 NaCl 胁迫下圆柏幼苗根系加强了对 K^+ 的选择性吸收,但由于 K^+ 和 Na^+ 具有相似的水合半径, Na^+ 竞争细胞膜上 K^+ 吸收位点和活性位点,致使 Na^+ 对 K^+ 的吸收产生拮抗作用^[30],同时由于 NaCl 胁迫下叶中 $S_{\text{K, Na}}$ 的升高,最终导致根系中 K^+ 含量的减少。相对于根系,NaCl 胁迫下圆柏幼苗茎和叶对 K^+ 仍具有相对稳定的选择性吸收能力,即使在高盐($\geq 300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl)胁迫下仍能保持地上部较高的 K^+ 含量,与生化检测中地上部 K^+ 含量高于根中相一致,从而维持了植株地上部(茎和叶)营养平衡,降低地上部的盐离子毒害作用。圆柏幼苗根系 $S_{\text{Ca, Na}}$ 、 $S_{\text{Mg, Na}}$ 值随着 NaCl 胁迫浓度的增加而显著升高,茎和叶中 $S_{\text{Ca, Na}}$ 、 $S_{\text{Mg, Na}}$ 在 NaCl 胁迫下逐渐降低,说明随着 NaCl 胁迫程度的加剧,圆柏幼苗为避免生理代谢受阻,通过加强根系对 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 的选择性吸收,保持相对平稳的从根向地上部的选择性运输,以尽量降低地上部营养离子缺乏造成的不利影响,维持地上部(茎和叶)相对稳定的 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 、 $\text{Mg}^{2+}/\text{Na}^+$ 。因此,营养离子的选择性运输能力影响着营养元素在各器官中的运输和积累,从而影响植物体内的离子平衡,对植物的耐盐性具有重要影响。

3.3 圆柏幼苗对 NaCl 胁迫的适应机制

综合本研究结果认为,圆柏对 NaCl 胁迫具有一定的适应性,虽然在 NaCl 胁迫下圆柏幼苗株高和地径生长受到明显的抑制,但其能通过提高根冠比来扩大根系的吸收面积,进而提高根系对水分吸收来稀释植株体内盐离子,从而降低盐胁迫对植株造成伤害;同时,圆柏幼苗能通过离子区域化作用,优先将 Na^+ 积累在茎和叶中,以维持根系相对较高的 K^+/Na^+ 、 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 、 $\text{Mg}^{2+}/\text{Na}^+$ 值,同时提高根部选择吸收 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 的能力及茎和叶相对稳定的选择性运输 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 的能力,以提高渗透调节能力,缓解 Na^+ 毒害作用,并保证地上部对矿质元素的需求,维持植株正常生理活动。

参考文献:

[1] SHABALA S, BOSE J R, HEDRICH R. Salt bladders: do they matter? [J]. *Trends in Plant Science*, 2014, **19**(11): 687-691.

[2] 杨劲松. 中国盐渍土研究的发展历程与展望[J]. 土壤学报, 2008, **45**(5):837-845.

YANG J S. Development and prospect of the research on salt-affected soils in China[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2008, **45**(5): 837-845.

[3] FENG Z T, DENG Y Q, FAN H, *et al.* Effects of NaCl stress on the growth and photosynthetic characteristics of *Ulmus pumila* L. seedlings in sand culture[J]. *Photosynthetica*, 2014, **52**(2): 313-320.

[4] MUNNS R, TESTER M. Mechanisms of salinity tolerance [J]. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2008, 59: 651-681.

[5] TEAKLE N L, TYERMAN S D. Mechanisms of Cl⁻ transport contributing to salt tolerance[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2010, **33**(4): 566-589.

[6] ALAM S M. Nutrient uptake by plants under stress conditions [J]. *Handbook of Plant and Crop Stress*, 1999, 2: 285-313.

[7] TAHAL R, MILLS D, HEIMER Y, *et al.* The relation between low K⁺/Na⁺ ratio and salt-tolerance in the wild tomato species *Lycopersicon pennellii* [J]. *Journal of Physiology*, 2000, **157**(1): 59-64.

[8] 罗大庆, 郭其强, 王贞红, 等. 西藏半干旱区 3 种柏树对于旱胁迫的生理响应特征[J]. 西北植物学报, 2011, **31**(8): 1 611-1 617.

LUO D Q, GUO Q Q, WANG Z H, *et al.* Physiological response of three cypress species to drought stress in semi-arid region of Tibet[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2011, **31**(8):1 611-1 617.

[9] 陈银萍, 陈 拓, 张满效, 等. 圆柏属常绿木本植物叶片水分, 渗透调节物质的季节变化与抗冷冻性的关系[J]. 植物研究, 2008, **28**(3): 336-341.

CHEN Y P, CHEN T, ZHANG M X, *et al.* The relation of seasonal changes in water and organic osmotica to freezing tolerance in the needles of *Sabina*[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2008,**28**(3): 336-341.

[10] 于 飞. 低温胁迫下圆柏属植物抗氧化系统在叶片中的亚细胞定位研究[D]. 兰州: 兰州交通大学. 2013.

[11] 陈银萍, 张满效, 陈 拓, 等. 圆柏属常绿木本植物叶片抗氧化系统季节变化与抗冷冻的关系[J]. 生态学杂志, 2006, **25**(11): 1 318-1 322.

CHEN Y P, ZHANG M X, CHEN T, *et al.* Seasonal change of leaf anti-oxidative system in *Sabina* and their relations to freezing tolerance[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2006,**25**(11): 1 318-1 322.

[12] 曾 鹏, 曹 霞, 郭朝晖, 等. Cd 污染土壤景观修复植物筛选研究[J]. 农业环境科学学报, 2016, **35**(4): 691-698.

CAO P, CAO X, GUO Z H. *et al.* Potential of ornamental plants for remediating soil polluted with cadmium[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2016,**35**(4): 691-698.

[13] 杨 升, 刘正祥, 张华新, 等. 3 个树种苗期耐盐性综合评价及指标筛选[J]. 林业科学, 2013, **49**(1): 91-98.

YANG S, LIU Z X, ZHANG H X. *et al.* Comprehensive evaluation of salt tolerance and screening identification indexes for three tree species[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2013, **49**(1): 91-98.

[14] 刘正祥, 张华新, 杨秀艳, 等. NaCl 胁迫下沙枣幼苗生长和阳离子吸收, 运输与分配特性[J]. 生态学报, 2014, **34**(2): 326-336.

LIU Z X, ZHANG H X, YANG X Y, *et al.* Growth, and cationic absorption, transportation and allocation of *Elaeagnus angustifolia* seedlings under NaCl stress[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, **34**(2): 326-336.

[15] 郑青松, 王仁雷, 刘友良. 钙对盐胁迫下棉苗离子吸收分配的影响[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2001, **27**(4): 325-330.

ZHENG Q S, WANG R L, LIU Y L. Effects of Ca²⁺ on absorption and distribution of ions in salt-treated cotton seedlings[J]. *Acta Phytophysiological Sinica*, 2001, **27**(4): 325-330.

[16] GRUNDMANN O, NAKAJIMA J I, SEO S, *et al.* Anti-anxiety effects of *Apocynum venetum* L. in the elevated plus maze test[J]. *Journal of Ethnopharmacology*, 2007, **110**(3): 406-411.

[17] GROTKOPP E, REJMÁNEK M, ROST T L. Toward a causal explanation of plant invasiveness: seedling growth and life-history strategies of 29 pine (*Pinus*) species[J]. *The American Naturalist*, 2002, **159**(4): 396-419.

[18] 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): 5 447-5 454.

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): 5 447-5 454.

[19] CRAMER G R, EPSTEIN E, LÄUCHLI A. Effects of sodium, potassium and calcium on salt-stressed barley(II). Elemental analysis[J]. *Physiologia Plantarum*, 1991, **81**(2): 197-202.

[20] YANG S H, JI J, WANG G. Effects of salt stress on plants and the mechanism of salt tolerance[J]. *World Science-Tech-*

nology Rearch & Development , 2006 , **28**(4) : 70-76.

[21] 韩志平, 郭世荣, 郑瑞娜, 等. 盐胁迫对小型西瓜幼苗体内离子分布的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2013, **19**(4): 908-917.

HAN Z P, GUO S R, ZHENG R N, *et al.* Effect of salinity on distribution of ions on mini-watermelon seedlings[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 2013, **19**(4): 908-917.

[22] PENG Z, HE S P, SUN J L, *et al.* Na⁺ compartmentalization related to salinity stress tolerance in upland cotton (*Gossypium hirsutum*) seedlings[J]. *Scientific Reports*, 2016, **6**: 1-14.

[23] 杨小菊, 赵 昕, 石 勇, 等. 碟果虫实(*Corispermum patelliforme*)离子吸收与分配对盐胁迫的响应[J]. 中国沙漠, 2013, **33**(6): 1 735-1 742.

YANG X J, ZHAO X, SHI Y, *et al.* Response of ionic absorption and distribution in different organs of *Corispermum patelliforme* to NaCl stress[J]. *Journal of Desert Research*, 2013, **33**(6): 1 735-1 742.

[24] 杜利霞, 朱慧森, 董宽虎, 等. 盐胁迫对赖草离子吸收和运输的影响[J]. 草地学报, 2015, **23**(3): 510-516.

DU L X, ZHU H S, DONG K H, *et al.* Effect of salt stress on the ions uptake and transport of *Leymus secalinus* seedling [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2015, **23**(3): 510-516.

[25] 王树凤, 胡韵雪, 李志兰, 等. 盐胁迫对弗吉尼亚栎生长及矿质离子吸收, 运输和分配的影响[J]. 生态学报, 2010, **30**(17): 4 609-4 616.

WANG S F, HU Y X, LI Z L, *et al.* Effect of NaCl stress on growth and mineral ion uptake, transportation and distribution of *Quercus virginiana* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, **30**(17): 4 609-4 616.

[26] 顾大形, 陈双林, 顾李俭, 等. 盐胁迫对四季竹细胞膜透性和矿质离子吸收, 运输和分配的影响[J]. 生态学杂志, 2011, **30**(7): 1 417-1 422.

GU D X, CHEN S L, GU L J, *et al.* Impacts of NaCl stress on *Oligostachyum lubricum* cell membrane permeability and mineral ion uptake, transportation and allocation[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2011, **30**(7): 1 417-1 422.

[27] 刘育梅, 宋志瑜, 卢昌义. NaCl 胁迫对古巴牛乳树矿质离子吸收的影响[J]. 热带作物学报, 2013, **34**(9): 1 646-1 649.

LIU Y M. SONG Z Y, LU C Y. The effect of NaCl stress on the ion absorbtion of *Mabilkara roxburghiana* (Wight) dubard[J], *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2013, **34**(9): 1 646-1 649.

[28] ZHU J K. Regulation of ion homeostasis under salt stress[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2003, **6**(5): 441-445.

[29] YAO R L. FANG S Z. Effect of NaCl stress on ion distribution in root and growth of *Cyclocarya paliurus* seedlings[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2008, **6**: 014.

[30] MAATHUIS F J, AMTMANN A. K⁺ nutrition and Na⁺ toxicity: the basis of cellular K⁺/Na⁺ ratios[J]. *Annals of Botany*, 1999, **84**(2): 123-133.

(编辑:裴阿卫)