

文章编号:1001-7380(2017)05-0006-08

NaCl胁迫对不同种源海州常山生长及离子吸收、分配与运输的影响

李 娅,李 喻,杨秀莲,岳远征,王良桂*

(南京林业大学 风景园林学院/风景园林江苏省重点实验室,江苏 南京 210037)

摘要:以江西萍乡、山东平度、江苏盐城3个种源地的海州常山组织培养苗为材料,采用不同浓度NaCl进行胁迫处理,分析其对海州常山生长、离子选择吸收和运输的影响,探讨不同种源海州常山的耐盐差异和耐盐机理。结果表明:(1)NaCl胁迫下,海州常山生物量下降,含水量降低,生长受到抑制;(2)随着NaCl浓度上升,Na⁺的吸收为先升后降,高浓度NaCl胁迫下,江西萍乡种源Na⁺主要集中在叶柄中,而山东平度种源Na⁺主要集中在茎部;K⁺含量随着NaCl胁迫的增加呈下降的趋势,在叶片中含量较高;K⁺/Na⁺随NaCl浓度的增加呈下降趋势;(3)随着NaCl浓度增加,根系选择吸收系数SA_{K,Na}、离子运输系数ST_{K,Na}先增后降(山东平度茎秆运输除外),总体而言,盐城种源SA_{K,Na},ST_{K,Na}的值大于其他种源,根抑制Na⁺、促进K⁺向地上部运输的能力也较其他种源强。综合分析表明:高浓度的盐胁迫对不同种源均产生不利影响,造成植物体内盐离子积累,但盐城种源保持体内离子平衡能力和耐盐性高于其他种源。

关键词:NaCl;胁迫;种源;海州常山;离子平衡

中图分类号:Q945.12; S793.9

文献标志码:A

doi:10.3969/j.issn.1001-7380.2017.05.002

Effects of NaCl stress on seedling growth and mineral ion uptake, distribution and transportation from different provenances of *Clerodendrum trichotomum*

LI Ya, LI Yu, YANG Xiu-lian, YUE Yuan-zheng, WANG Liang-gui*

(College of Landscape Architecture, Key Laboratory of Landscape Architecture of Jiangsu Province, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China)

Abstract: To understand the salt tolerance mechanisms, we studied the seedling growth and the absorption, distribution and translocation of mineral nutrients including Na⁺, K⁺ and K⁺/Na⁺ in different organs of *Clerodendrum trichotomum* plantlets from three provenances (Pingxiang provenance from Jiangxi, Pingdu provenance from Shandong, and Yancheng provenance from Jiangsu) at different levels of NaCl stress. The results showed that under salt stress: (1) The growth of seedlings of the three provenances was significantly inhibited, and the biomass were restrained by salt stress. The water content and fresh weigh were decreased as the salt stress increased. (2) With salt stress increased, absorption of Na⁺ increased at first then decreased from the three provenances seedlings at high concentrations of salt from 160—200 mmol/L, with the content of Na⁺ in Pingxiang higher than those in others, and Na⁺ in Pingxiang and Yancheng was concentrated in the petiole while that in Pingdu mainly in the stem; The K⁺ content was different from Na⁺ content, absorption of K⁺ decreased in the organs of

收稿日期:2017-09-15;修回日期:2017-10-08

基金项目:江苏省农业科技自主创新资金项目“耐盐碱海州常山种质资源与创新利用”[CX(14)2031];林业公益性行业科研专项“耐盐碱观赏海州常山种质资源收集和良种选育”(201404109)

作者简介:李 娅(1992-),女,四川达州人,硕士研究生。主要从事园林植物遗传育种研究工作。

* **通信作者:**王良桂(1963-),男,安徽寿县人,教授,博士。主要从事植物栽培与应用、园林工程管理工作。

C. trichotomum, but K^+ content in the leaves had remained a higher level; K^+/Na^+ in the organs of three provenances were decreased with the increase of salt concentration. (3) The $SA_{K, Na}$ and $ST_{K, Na}$ values from *C. trichotomum* were increased at first, then decreased with the increasing salt stress except $ST_{K, Na}$ of stem from Pingdu. Yancheng had more great selective transport capability of K^+ in root while Na^+ was inhibited from being transported to stem. For these reasons, the significant difference of salt tolerance occurred in three provenances. Comprehensive analysis showed that the seedlings of *C. trichotomum* from three provenances were adversely affected by severe salt stress, resulting in the accumulation of salt ions in plants, but the ability of Yancheng to keep balance of ion in the plant was higher than those of Pingdu and Pingxiang, and the former also had stronger ability than the latters in salt tolerance.

Key words: NaCl; Stress; Provenance; *Clerodendrum trichotomum*; Ion homeostasis

土壤盐渍化是制约植物生长的主要非生物胁迫因素,全球盐渍土面积约 9.5 亿 hm^2 , 占总耕地面积的 10%; 我国土壤盐渍化也日趋严峻,其总面积约为 670 万 hm^2 , 占我国可耕地总面积的 10% 左右^[1]。目前,我国 80% 以上的盐渍土未得到有效的利用,面对亟待解决的环境问题,充分开发和利用盐碱土壤显得尤为重要。植物在细胞和器官水平上能对低盐处理表现出各种适应性,例如气孔调节、离子稳态、激素平衡、抗氧化防御系统的活化等,但高浓度盐分会抑制代谢,导致植物组织受损,生长缓慢^[2]。目前,有关耐盐植物的研究主要集中在农作物^[3]、果树^[4]、林木^[5]、草坪草等^[6],并取得了显著的成效,但对观赏园艺植物的相关研究较少。盐胁迫能够改变 Na^+ 和 K^+ 在细胞中的分配,破坏植物细胞中离子动态平衡,产生离子毒害作用^[7]。盐胁迫过程相当复杂,涉及多个调节机制:盐生植物是通过根吸收 Na^+ , 然后从植物的茎和叶中排出,或者螯合 Na^+ 进入液泡;但有些植物的根系从土壤中吸收 Na^+ 后,可通过盐腺外泄将其排出^[8];一些多汁的盐生植物还可利用 Na^+ 作为渗透调节物质,保持细胞内外的离子稳态和膨压。

海州常山 (*Clerodendrum trichotomum*) 是马鞭草科 (Verbenaceae) 大青属落叶灌木或乔木^[9]。海州常山花果鲜艳,集白花、红萼、蓝果观赏于一体,3 种颜色交相辉映,观赏期长达半年,是即可观花又可观果的优良园林绿化树种^[10]。海州常山作为我国荒地和盐碱地的生态修复树种,尚未广泛应用于盐碱地的改良和治理。为了对海州常山进行优选,本研究以 3 个不同种源海州常山组织培养幼苗为试验材料,研究不同浓度 NaCl 对组织培养苗各器官中 Na^+ , K^+ 的吸收、分配和运输的影响,探究不同种源海州常山对盐胁迫的适应机制,旨在为进一步选育耐盐碱的海州常山在我国盐碱地的适生栽植区域生长奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料选用南京林业大学白马教研基地种质资源圃引种栽培生长正常的 3 个种源地 (江苏盐城、山东平度、江西萍乡) 的海州常山。供试海州常山无菌苗于 2016 年 3 月中旬天气晴朗的上午 10 时采集,每个种源于 30 株不同母株上采集茎段,确保其所采集的样本能代表该种源的遗传特性。

1.2 海州常山组织培养苗培育

将采集的海州常山枝条先用洗洁精浸泡 20 min, 然后清水冲洗 2 h; 于超净工作台上用 75% 的乙醇浸泡 30 s, 经无菌水清洗 3 次; 0.1% 的升汞消毒 7 min, 无菌水清洗 5 次; 滤纸充分吸干水分后, 将其接种于启动培养基 $MS+0.2 \text{ mg/L } 6\text{-BA}+0.1 \text{ mg/L IAA}$ 。丛生芽的诱导培养基为 $MS+1.0 \text{ mg/L } 6\text{-BA}+0.2 \text{ mg/L ZT}$ 。通过上述培养方式, 每个茎段可获得丛生芽 10—13 个, 待丛生芽长至约 2 cm 时, 剪取较壮的单芽接种于 $MS+1.2 \text{ mg/L IBA}+1.0 \text{ mg/L}$ 活性炭的培养基上进行生根培养, 培养期间继代 1 次, 待苗高长至 4 cm 左右时对其进行盐胁迫处理。

1.3 盐胁迫处理

选择长势良好、生长一致的海州常山组织培养苗接种到含 (0, 40, 80, 120, 160, 200 mmol/L) NaCl 的 MS 培养基中, 每处理 30 瓶, 每瓶 2 株, 设置重复 3 个。上述培养基中均添加 3% 蔗糖和 0.65% 琼脂, pH 为 5.8 (启动培养 pH 为 6.0)。培养室条件为 $(25\pm 2)^\circ\text{C}$, 光照强度为 $55 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 光照时间为 14 h/d。盐胁迫后至 30 d 取样测定相关指标。

1.4 指标测定及方法

1.4.1 幼苗生长测定 盐胁迫处理 30 d 后, 统计植株的死亡株数, 植株死亡率 = (死亡株数/总株数) $\times 100\%$ 。

生物量测定: 每处理随机选定 9 株, 每 3 株为 1

个重复,挖取整株植株,在根部剪断,将植株分为根、茎 2 部分,冲洗干净,再将植株置烘箱内 105 ℃ 杀青 15 min,然后于 90 ℃ 恒温烘干至恒重,最终的重量即为干重。

1.4.2 离子含量测定 离子含量测定采用火焰分光光度计法^[11]。矿质离子 X(K⁺)的选择吸收和运输系数的计算参考陆嘉慧等^[12]方法,其中根系离子吸收系数 $SA_{x,Na} = ([X]_{\text{根系}}/[Na^+]_{\text{根系}})/([X]_{\text{介质}}/[Na^+]_{\text{介质}})$;离子运输系数 $ST_{x,Na} = ([X]_{\text{库器官}}/[Na^+]_{\text{库器官}})/([X]_{\text{源器官}}/[Na^+]_{\text{源器官}})$ 。

1.5 分析方法

采用 Excel 2003 软件处理数据,SPSS 19.0 软件进行方差分析及 Duncans 新复极差法进行显著性差异检验。

2 结果与分析

2.1 NaCl 对不同种源海州常山幼苗生长的影响

盐胁迫下植物最敏感的生理响应为生长受抑制。由表 1 可知:胁迫 30 d 后,低浓度(40 mmol/L)的 NaCl 对江苏盐城种源的生长影响较小,其成活率达到了 100%;在 80 mmol/L 盐浓度下,江苏盐城种源的成活率高达 90%,而其他种源均低于 80%;在高浓度(120—200 mmol/L) NaCl 胁迫下,不同种源幼苗成活率差异较大;200 mmol/L 的 NaCl 胁迫时,盐城种源成活率为萍乡种源的 2.27 倍;从幼苗的成活率来判断其耐盐能力依次为苏盐城种源>山东平度种源>江西萍乡种源。

生物量的积累是植物耐盐的综合表现,通常植株在高浓度盐分胁迫下,植物生物量会急剧下降。盐胁迫对不同种源海州常山的生物量的影响如表 1 所示:与对照组相比,随着 NaCl 浓度的增加,海州常山的生物量均呈下降的趋势;但在 40 mmol/L 浓度处理下,江苏盐城种源生物量略高于对照组。说明 NaCl 胁迫抑制了海州常山幼苗的生长,且抑制效果与盐浓度呈正相关。江西萍乡种源处理组 40 mmol/L 与处理组 80 mmol/L 之间差异不显著,与高浓度(160—200 mmol/L)处理组差异极显著。山东平度种源各处理组分别比对照下降 7.56%,37.78%,50.66%,60.06%,65.15%。

随着 NaCl 浓度的升高,海州常山的总含水量减少。由表 1 可知:在低浓度盐分胁迫下,植物总含水量变化较小;高浓度处理后,其含水量下降差异极显著。以上表明:海州常山能抵御较低浓度的盐胁迫

但,但浓度过高会导致植物生理干旱,引起植物缺水,不利于植物的生长,严重时甚至会导致植株死亡。经 NaCl 处理后,海州常山总含水量与对照差异显著(山东平度种源处理组 40 mmol/L 除外);江苏盐城种源根系含水量较其他 2 个种源高,江西萍乡种源根系含水量下降幅度最大,该种源根系较其他种源更敏感。植物在遭受盐胁迫后,叶片代谢速度加快,是植物最敏感的组织。随着 NaCl 浓度的增加,不同种源海州常山幼苗叶片含水量降低。

以上结果表明:随着盐胁迫的加重,不同种源海州常山幼苗的生长均受到不同程度的抑制作用,但总体而言,江苏盐城种源对盐渍环境的适应性要强于江西萍乡种源。

2.2 NaCl 胁迫对不同种源海州常山幼苗不同器官中 Na⁺, K⁺ 含量的影响

不同种源海州常山在盐胁迫下的离子含量的变化如表 2 所示。与对照相比,当 NaCl 浓度增加时,各种源海州常山幼苗器官中的 Na⁺ 浓度均增加,但不同器官的增加幅度不同。江西萍乡种源在 160 mmol/L 的 NaCl 处理下,根系中 Na⁺ 含量达到峰值,茎、叶、叶柄则均在 120 mmol/L 时达到最大值,叶片中 Na⁺ 含量较高,这可能与 Na⁺ 区隔在叶片中的液泡中有关,从而减少盐胁迫带来的损伤;茎中 K⁺ 含量随 NaCl 浓度的增加而降低,叶和叶柄的变化趋势不同,为先增加后减少。在低浓度的 NaCl 处理下, K⁺ 主要聚集在海州常山的根茎中;高浓度 NaCl 处理时,叶中含量较高。山东平度种源幼苗各器官的 Na⁺ 含量的变化趋势为先增后减,在 160—200 mmol/L NaCl 处理下,茎和叶中积累的 Na⁺ 含量较根和叶柄中多,且与对照相比,差异极显著; K⁺ 含量均随着 NaCl 浓度的增加而减少,且叶和茎的减少幅度较大,但 40 mmol/L 的 NaCl 对 K⁺ 的吸收有轻微的促进作用。总体来看, K⁺ 在茎和叶中的分布含量较高,在根和叶柄中分布较少。江苏盐城种源幼苗各器官 Na⁺ 含量的变化趋势与上述其他种源相似,经方差分析知:其不同器官 Na⁺ 含量为叶>叶柄>茎>根,经 NaCl 胁迫后,茎和叶中 K⁺ 的变化幅度大于根和叶柄,表明茎和叶柄 2 器官对 NaCl 的敏感性强于根和叶柄。

综上所述,从种源的变化来看,在相同 NaCl 浓度处理下,不同种源海州常山幼苗中的 Na⁺, K⁺ 含量差异显著,以江苏盐城种源最高,山东平度种源最低。其中,在 120 mmol/L 的 NaCl 处理下,江苏盐城

表 1 NaCl 胁迫对不同种源海州常山幼苗成活率、含水量的影响						
种源	NaCl 浓度/(mmol/L)	死亡率/%	鲜重/mg	总含水量/%	根含水量/%	叶片含水量/%
江西萍乡	0	0	173.33±39.94 Aa	91.57±3.32 Aa	81.47±0.73 Aa	94.05±2.68 Aa
	40	15	159.65±16.49 Aab	79.43±5.03 ABb	75.98±2.61 ABab	81.50±3.06 Bb
	80	35	101.65±17.17 Babc	75.88±3.04 Bc	73.63±1.60 ABbc	77.26±2.64 Bb
	120	48	93.64±6.58 Bbc	56.46±4.13 Cd	58.10±2.78 Bc	58.21±5.42 Cc
	160	59	77.80±11.28 Bc	45.62±7.60 CDe	43.08±3.12 Cd	44.36±2.10 Dd
	200	85	52.80±4.90 Bc	33.62±4.37 De	27.12±4.37 De	30.97±1.05 Ee
山东平度	0	0	200.20±20.16 Aa	87.84±5.55 Aa	79.56±1.09 Aa	89.60±2.78 Aa
	40	10	185.06±23.26 Aa	79.67±4.02 Aab	74.37±0.93 ABab	81.05±4.57 Aab
	80	28	124.57±14.41 Bb	77.77±5.92 Ab	68.50±7.13 Bb	79.04±3.28 Ab
	120	52	98.75±9.11 BCbc	59.93±6.97 Bc	51.45±2.42 Cc	61.51±5.17 Bc
	160	62	74.96±4.10 CDe	39.14±0.99 Cd	37.01±2.89 Dd	41.09±0.32 BCd
	200	72	52.77±11.50 De	32.04±4.02 Cd	26.81±3.35 Ee	34.26±2.04 Cd
江苏盐城	0	0	201.51±10.44 Aa	89.29±3.18 Aa	81.12±1.30 Aa	88.74±2.63 Aab
	40	0	227.22±14.47 Bb	86.74±2.63 Aab	77.53±3.62 Aa	93.29±3.18 Aa
	80	10	133.39±16.00 Cc	81.77±5.95 ABb	63.10±5.79 Bb	83.16±3.65 ABb
	120	25	102.57±7.21 CDcd	72.92±3.83 Bc	58.78±1.28 Bb	76.05±2.13 Bc
	160	48	85.56±4.89 DEcd	51.11±4.08 Cd	41.88±3.26 Cc	53.38±3.61 Cd
	200	66	64.69±5.60 Ee	34.29±3.44 Ce	28.97±4.84 Dd	35.09±2.54 Ce

表中的数据为平均值±标准误;不同大、小写字母分别代表用 Duncan 新复极差法测验的相同种源不同 NaCl 浓度处理间在 0.01 水平上、在 0.05 水平上存在显著性差异。

表 2 盐胁迫对江苏盐城种源海州常山组织培养苗器官中离子浓度的变化						
种源	离子含量	NaCl 浓度/ (mmol/L)	器官			
			根系	茎秆	叶片	叶柄
江西萍乡	Na ⁺	0	1.47±0.44 Aa	0.85±0.12 Aa	0.37±0.16 Aa	0.34±0.06 Aa
		40	1.99±0.42 Ab	1.88±0.26 Bb	2.69±0.15 Bb	2.95±0.75 Bb
		80	4.18±0.55 Bc	4.31±1.99 BCbc	6.96±1.17 Bb	4.78±0.31 Bb
		120	4.49±0.64 Bc	7.95±1.53 BCc	7.26±0.41 Bb	8.40±2.32 Bb
		160	6.87±0.45 Bc	5.52±0.39 BCc	6.42±0.96 Bb	7.68±0.66 Bb
		200	5.16±0.91 Bc	4.93±0.54 Ce	4.22±0.63 Bb	6.87±0.44 Bb
	K ⁺	0	14.88±2.87Aa	12.91±1.53 Aa	6.16±1.23 Aa	4.25±0.25 Aa
		40	12.56±2.21 Bb	10.15±2.42 Bb	7.79±0.69 Bb	6.76±2.74 Bb
		80	8.44±0.64 Bb	8.89±1.08 Bb	13.80±1.52 Bb	11.31±1.68 Cc
		120	7.77±1.18 Bb	7.36±0.51 Bb	16.10±1.09 Bb	6.81±0.51 Cc
		160	6.75±2.12 Bb	4.73±1.30 BBb	9.41±1.78 Bb	5.23±0.98 Cc
		200	5.00±0.63 Bb	3.01±0.44 Bb	5.76±0.74 Bb	3.70±0.83 Cc
山东平度	Na ⁺	0	0.25±0.03 Aa	0.27±0.12 Aa	0.30±0.06 Aa	0.23±0.10 Aa
		40	1.84±0.35 ABb	1.18±0.56 Bb	0.70±0.07 Bb	1.81±0.21 Bb
		80	1.70±0.30 Bb	1.85±0.74 Cc	3.16±0.93 Bb	2.17±0.25 Bb
		120	3.14±0.77 Bb	1.91±0.66 Cd	5.28±0.34 Bb	2.89±0.40 Bb
		160	2.56±0.16 Bb	3.69±0.34 Cd	2.88±0.56 Bb	1.78±0.46 Bb
		200	1.91±0.97 Bb	2.62±0.58 Cd	2.38±1.23 Bb	2.18±0.46 Bb
		0	7.13±0.64 Aa	6.06±1.00 Aa	6.80±0.94 Aa	8.78±0.59 Aa

续表						
种源	离子含量	NaCl 浓度/ (mmol/L)	器官			
			根系	茎秆	叶片	叶柄
	K ⁺	40	6.01±0.37 Ab	4.21±1.01 Bb	4.84±0.72 Bb	9.41±0.58 Bb
		80	4.37±0.19 Bc	3.28±0.66 BCbc	3.69±0.73 Bb	6.04±1.10 Bb
		120	3.83±0.63 Bc	2.83±0.33 BCc	3.00±0.95 Bb	4.30±0.41 Bb
		160	3.23±0.28 Bc	1.87±0.23 BCc	2.60±0.42 Bb	4.38±0.23 Bb
		200	0.30±0.60 Bc	1.47±0.42 Cc	1.90±0.26 Bb	2.17±0.25 Bb
	Na ⁺	0	1.51±0.99 Aa	0.77±0.19 Aa	0.70±0.16 Aa	1.49±0.86 Aa
		40	3.02±0.22 Bb	3.50±0.83 Bb	3.69±1.33 Bb	4.60±0.29 Bb
		80	3.41±0.30 Bb	3.82±0.19 Bb	3.85±0.81 Bb	7.27±1.31 Cc
		120	3.59±0.33 Bb	7.29±1.45 Bb	9.93±1.94 Bb	5.92±1.20 Cc
		160	4.31±0.86 Bb	5.45±0.97 BBb	5.25±0.98 Bb	5.07±0.98 Cc
		200	3.49±0.36 Bb	4.39±0.38 Bb	3.13±0.52 Bb	4.83±0.72 Cc
江苏盐城	K ⁺	0	13.48±1.14 Aa	20.91±1.60 Aa	17.88±1.05 Aa	13.36±1.68 Aa
		40	10.48±1.49 ABb	16.30±1.12 Bb	15.06±1.48 Bb	9.36±1.04 Bb
		80	8.04±0.82 Bb	10.89±0.62 Cc	13.21±2.14 Bb	6.09±1.12 Bb
		120	3.91±0.43 Bb	11.64±3.14 Cd	9.04±1.75 Bb	4.12±1.25 Bb
		160	2.51±0.20 Bb	7.53±2.14 Cd	6.47±0.47 Bb	3.43±0.69 Bb
		200	1.51±0.30 Bb	5.56±0.57 Cd	5.42±0.36 Bb	2.03±0.81 Bb

表中的数据为平均值±标准误;不同大、小写字母分别代表用 Duncan 新复极差法测验的相同种源不同 NaCl 浓度处理间在 0.01 水平上、在 0.05 水平上存在显著性差异。

种源叶片中 Na⁺ 的浓度分别比江西萍乡、山东平度种源高 26.91%, 46.80%; K⁺ 的浓度分别高 36.76%, 75.68%。NaCl 胁迫下, Na⁺ 在根和叶中积累的较多, 而在叶柄中较少, 叶中 K⁺ 含量的变化最大。这是由于盐胁迫改变了植物组织的渗透势, 破坏了离子的平衡。此外, Na⁺ 和 K⁺ 有相同的结合位点, 随着 NaCl 浓度的增加, 介质中大量的 Na⁺ 进入植物各器官中, 竞争 K⁺ 的结合位点, 导致植物吸收 K⁺ 能力下降, 影响 K⁺/Na⁺ 值。可见江苏盐城种源幼苗的耐盐性较其他种源强。不同种源间各器官的离子含量分布差异很大, 除受盐胁迫的影响外, 可能还与种源间的遗传差异性有关。

2.3 NaCl 胁迫对不同种源海州常山幼苗不同器官中 K⁺/Na⁺ 的影响

如表 3 所示: 各种源地海州常山的不同器官中 K⁺/Na⁺ 比值随着 NaCl 浓度的增加而下降。在 NaCl 胁迫下, 不同种源间海州常山幼苗各器官中的 K⁺/Na⁺ 比值与对照组相比差异极显著, 其中, 在 40 mmol/L 的 NaCl 胁迫下, 江西萍乡根茎中 K⁺/Na⁺ 比值最大, 江苏盐城次之。其 K⁺/Na⁺ 比值分别为

6.40, 3.47; 但在茎秆和叶片器官中, 江苏盐城的 K⁺/Na⁺ 比值最高, 茎秆中的 K⁺/Na⁺ 分别是江西萍乡、山东盐城的 5.14, 3.01 倍, 在叶片中分别是江西萍乡、山东盐城的 1.56, 1.75 倍。

不同种源海州常山的同一器官中 K⁺/Na⁺ 值的变化幅度因盐浓度而异。在根系中, 山东平度种源变化幅度最大, 江西萍乡种源变化幅度最小。总体来看: 各种源的叶片中 K⁺/Na⁺ 值较根、茎秆、叶柄高。以上结果表明: 低浓度盐胁迫下, 叶片中 K⁺/Na⁺ 值大, 这可能是由于叶片是光合作用的场所, 叶片代谢旺盛, 是盐胁迫下植物最敏感的器官^[13]。因此, 叶片能积累较多的 K⁺。叶片中的 K⁺/Na⁺ 高于根和茎, 说明当培养基中 NaCl 浓度较低时, 海州常山幼苗能够通过离子平衡让绿叶维持一个较高的 K⁺/Na⁺, 尽量保证光合器官和幼嫩组织少受盐害。而当培养基中 NaCl 浓度较高时, 这种调节离子平衡的能力被破坏, 叶片开始表现出明显的盐害^[14]。

2.4 NaCl 胁迫下根系离子选择性吸收能力的变化

SA_{x,Na} 值表明其植株抑制 Na⁺ 吸收、促进其他矿质元素吸收的能力。值越大, X 向地上部分运输的

选择性吸收积累越高,留在根中的 Na^+ 越多,则植物抗盐胁迫的能力越强,所受盐害越小^[12]。由表 4 知:各种源地海州常山根系从介质中选择吸收 $S_{\text{K}^+/\text{Na}^+}$ 值随着 NaCl 浓度的增加呈现先增后减的趋势。其中,在 80 mmol/L 的 NaCl 处理下,江西萍乡种源、江苏盐城种源从介质到根系选择吸收 $S_{\text{K}^+/\text{Na}^+}$

值的最大值,而山东平度是在 120 mmol/L 的 NaCl 出现峰值。不同种源海州常山的根系选择吸收 $S_{\text{K}^+/\text{Na}^+}$ 值的大小为江西萍乡种源($S_{\text{K}^+/\text{Na}^+}$)>江苏盐城种源($S_{\text{K}^+/\text{Na}^+}$)>山东平度种源($S_{\text{K}^+/\text{Na}^+}$),表明了江苏盐城种源的抗盐性强于其他种源。

表 3 不同盐处理水平下不同种源海州常山幼苗器官中 K^+/Na^+ 比值的差异分析

种源	NaCl 浓度/(mmol/L)	器官			
		根系	茎秆	叶片	叶柄
江西萍乡	0	10.12 ± 3.56 Aa	15.19 ± 3.57 Aa	16.65 ± 6.30 Aa	12.50 ± 1.70 Aa
	40	6.31 ± 1.07 Ab	5.40 ± 1.52 Bb	2.90 ± 0.49 Bb	2.29 ± 0.48 Bb
	80	2.02 ± 0.34 Bc	2.06 ± 0.83 BCbc	1.98 ± 0.07 Bb	2.37 ± 0.37 Bb
	120	1.73 ± 0.50 Bc	0.93 ± 0.26 BCc	2.22 ± 0.19 Bb	0.81 ± 0.27 Bb
	160	0.98 ± 0.36 Bc	0.86 ± 0.28 BCc	1.47 ± 0.18 Bb	0.68 ± 0.16 Bb
	200	0.97 ± 0.06 Bc	0.61 ± 0.14 Cc	1.36 ± 0.06 Bb	0.54 ± 0.12 Bb
山东平度	0	28.52 ± 6.61 Aa	22.44 ± 4.78 Aa	22.67 ± 8.59 Aa	38.17 ± 1.88 Aa
	40	3.27 ± 0.67 Bb	3.57 ± 1.30 Bb	6.91 ± 0.62 Bb	5.20 ± 0.78 Bb
	80	2.57 ± 0.60 Bb	1.77 ± 0.60 Bb	1.17 ± 0.27 Bb	2.78 ± 0.82 Cc
	120	1.22 ± 0.57 Bb	1.48 ± 0.07 Bb	0.57 ± 0.20 Bb	1.49 ± 0.32 Cc
	160	1.26 ± 0.19 Bb	0.51 ± 0.11 BBb	0.90 ± 0.12 Bb	2.46 ± 0.79 Cc
	200	0.16 ± 0.35 Bb	0.56 ± 0.04 Bb	0.80 ± 0.19 Bb	1.00 ± 0.15 Cc
江苏盐城	0	8.93 ± 3.99 Aa	27.16 ± 0.69 Aa	25.54 ± 6.39 Aa	8.97 ± 3.09 Aa
	40	3.47 ± 0.32 ABb	4.66 ± 1.40 Bb	4.08 ± 1.04 Bb	2.03 ± 0.35 Bb
	80	2.36 ± 0.34 Bb	2.85 ± 0.03 Cc	3.43 ± 0.18 Bb	0.84 ± 0.02 Bb
	120	1.09 ± 0.20 Bb	1.60 ± 0.19 Cd	0.91 ± 0.05Bb	0.70 ± 0.34 Bb
	160	0.58 ± 0.13 Bb	1.38 ± 0.36 Cd	1.23 ± 0.03 Bb	0.68 ± 0.25 Bb
	200	0.43 ± 0.08 Bb	1.27 ± 0.10 Cd	1.73 ± 0.08 Bb	0.42 ± 0.22 Bb

表中的数据为平均值±标准误;不同大、小写字母分别代表用 Duncan 新复极差法测验的相同种源不同 NaCl 浓度处理间在 0.01 水平上、在 0.05 水平上存在显著性差异。

2.5 NaCl 胁迫下海州常山幼苗地上器官 $S_{\text{K}^+/\text{Na}^+}$ 选择性运输的变化

$ST_{\text{x,Na}}$ 值越大,表示源器官控制 Na^+ ,促进营养元素 X 向库器官运输的能力越强^[12]。由表 4 可知:在 NaCl 处理下,不同种源海州常山的根系向茎秆选择性运输 K^+ 能力不同。江西萍乡种源随着 NaCl 胁迫浓度的增加,其根系向茎秆选择性运输 K^+ 能力下降,而另外 2 个种源呈现波动的变化趋势。随着盐胁迫的加强,不同种源海州常山的茎秆向叶柄选择性运输 K^+ 的变化趋势较复杂。江苏盐城种源的变化趋势较平缓,其 $S_{\text{K}^+/\text{Na}^+}$ 值的变化范围为 0.29—0.49;山东平度、江西萍乡种源先下降后上升。不同种源海州常山叶柄向叶片选择性运输 K^+ 能力的变化趋势相似,均为先增加后减少。综上所述,供试 3

个种源中,江苏盐城种源海州常山地上部分选择性运输 $S_{\text{K}^+/\text{Na}^+}$ 值的变化幅度较大。以上结果表明,江西萍乡、山东平度种源在 NaCl 胁迫下,幼苗本身的调节能力和离子区隔化能力比江苏盐城种源弱。因此,3 个种源地的海州常山应以江苏盐城种源的耐盐性较强。

3 讨论

3.1 NaCl 胁迫下海州常山幼苗生长的变化

植株的成活率能反映植物耐盐性的强弱,土壤中的盐分积累过多,易引起渗透胁迫;盐胁迫会损坏植物膜系统的结构和功能,造成细胞代谢紊乱;单株植物的有效光合叶面积减少,抑制植物光合作用,影响其生长,最终死亡。本试验中,在 NaCl 的处

表 4 不同盐处理对不同种源海州常山的介质到根系及地上器官的 S_{K^+/Na^+} 的差异分析

种源	NaCl 浓度/(mmol/L)	S_{K^+/Na^+} 运输能力			
		根系运输	茎秆运输	叶柄运输	叶片运输
江西萍乡	0	0.27 ± 0.05 Ed	1.50 ± 0.71 Aa	0.82 ± 0.17 Bb	1.33 ± 0.02 Ccd
	40	2.3 ± 0.3B Cbd	0.86 ± 0.08 Bb	0.42 ± 0.15 Cc	1.27 ± 0.01 Cd
	80	3.59 ± 0.23 Aa	1.02 ± 0.02 Bb	1.15 ± 0.66 Aa	0.84 ± 0.02 Cd
	120	2.56 ± 0.23 Bb	0.54 ± 0.03 Bb	0.87 ± 0.13 Bb	2.74 ± 0.20 Aa
	160	1.85 ± 0.08 CDd	0.88 ± 0.02 Bb	0.79 ± 0.18 BCbc	2.16 ± 0.26 BCc
	200	1.62 ± 0.09 Dc	0.63 ± 0.03 Bb	0.89 ± 0.19 Bb	2.52 ± 0.21 ABb
山东平度	0	0.28 ± 0.02 Ee	0.79 ± 0.26 BCDed	1.70 ± 0.10 BCc	0.59 ± 0.02 Bb
	40	1.35 ± 0.24 Dd	1.09 ± 0.12 Bb	1.46 ± 0.62 Cd	1.33 ± 0.02 Aa
	80	2.46 ± 0.12 Bb	0.69 ± 0.02 CDde	1.57 ± 1.10 Cd	0.42 ± 0.04 Bb
	120	3.26 ± 0.25 Aa	1.21 ± 0.02 Bb	1.01 ± 1.26 De	0.38 ± 0.03 Bb
	160	1.59 ± 0.05 CDd	0.40 ± 0.04 De	2.82 ± 0.53 Aa	0.37 ± 0.03 Bb
	200	1.90 ± 0.13 Cc	1.50 ± 0.02 Aa	1.79 ± 0.30 Bc	0.80 ± 0.10 Bb
江苏盐城	0	0.25 ± 0.07 Ee	3.04 ± 1.22 Aa	0.33 ± 0.07 Bb	2.85 ± 0.09 Bb
	40	0.82 ± 0.21 Dd	1.34 ± 0.29 Bb	0.44 ± 0.23 Bb	2.01 ± 0.24 Bb
	80	3.26 ± 0.30 Aa	1.21 ± 0.03 Bb	0.29 ± 0.24 Bb	4.08 ± 0.03 Aa
	120	2.86 ± 0.13 ABb	1.47 ± 0.02 Bb	0.44 ± 0.08 Bb	4.12 ± 0.12 Aa
	160	2.69 ± 0.10 Bb	2.38 ± 0.02 Bb	0.49 ± 1.45 Aa	1.81 ± 0.18 Bb
	200	1.75 ± 0.08 Cc	2.95 ± 0.02 Bb	0.33 ± 0.18 ABb	1.30 ± 0.20 Bb

表中的数据为平均值±标准误;不同大、小写字母分别代表用 Duncan 新复极差法测验的相同种源不同 NaCl 浓度处理间在 0.01 水平上、在 0.05 水平上存在显著性差异。

理下,不同种源海州常山首先表现的症状均是叶尖和叶缘失绿、叶片焦枯、凋落;随着盐害的持续,幼苗茎干枯,整株死亡。研究表明,NaCl 浓度在 40 mmol/L 时,不同种源海州常山的死亡率增加,总鲜重减少(江苏盐城种源除外)。随着 NaCl 浓度增加,不同种源海州常山组织培养幼苗的鲜重急剧下降,其对不同源海州常山受影响的程度不一。以上表明:高浓度的 NaCl 对海州常山的影响较大,与其直观的生长状况相吻合。这与王海英等^[14]研究盐胁迫对苹果(*Malus pumila*)组织培养苗的影响得出的结论一致:低浓度 NaCl 促进其生长;高浓度胁迫反之。此外,Tang 等^[15]在研究矮松(*Pinus virginiana*)组织培养苗的盐胁迫时也发现类似的结果;Zhang 等^[16]研究胡杨表明,50 mmol/L 的 NaCl 促进胡杨的生长,但高浓度(100—250 mmol/L)的 NaCl 起显著的抑制作用。生物量是植物对盐胁迫的综合反映,也是植物耐盐性的直观指标,依据试验末期植物死亡率、总鲜重的变化幅度,可以认为江苏盐城种源海州常山的耐盐性要强于江西萍乡种源。植物的各项生理活动均需要水的参与,因此,含水量能客观反映植物体内各项生理功能^[17]。本试验

中,随着 NaCl 浓度的增加,供试海州常山幼苗叶片含水量减少,这与杨文翔^[18]研究 NaCl 对不同海棠品种得出的结论一致;随着 NaCl 浓度的增加,山荆子(*Malus baccata*)、湖北海棠(*M. hupehensis*)、台湾林檎(*M. doumeri*)3 个不同品种的海棠的含水量减少。

3.2 NaCl 胁迫下海州常山幼苗不同营养器官的离子含量变化

盐胁迫下,植物中盐离子含量及离子在器官中的分布影响着植物的抗盐性^[19-20]。本试验中,当 NaCl 浓度增加时,不同种源海州常山根、茎、叶片、叶柄中的 Na⁺ 含量均显著增加,表明海州常山幼苗的离子平衡遭到破坏,江苏盐城种源在各胁迫水平下,Na⁺ 的绝对含量较其他种源低,且江苏盐城种源各器官间的 Na⁺ 分配相对均衡,茎中较高,这有利于减轻 Na⁺ 对植物叶片的毒害。植物的茎秆主要承担疏导和支撑作用,且茎的代谢活动较根系和叶片弱,因此,盐胁迫下,若离子在植物茎中的大量累积,这有利于减轻离子对植物功能器官的毒害作用^[21]。研究表明:植物体内适量的 Na⁺ 含量能维持植物的离子动态平衡^[22],但在盐

胁迫下,植物各组织中积累大量的 Na^+ 会破坏植物膜的选择渗透性,导致植物质膜透性增大,电解质外渗,破坏离子的动态平衡,引起矿质营养元素缺乏,并进一步破坏类囊体的结构^[23]。本试验中,海州常山根、茎、叶片和叶柄中 K^+ 浓度随着 NaCl 浓度的增加,其总体变化趋势下降。植物因其生活类型有差异,其对 Na^+ 吸收也存在差异。大多数植物在受到盐胁迫后,首先植物根系会吸收大量的 Na^+ ,然后将其运送至地上部分,再将吸收的 Na^+ 隔离在叶片的液泡之中^[24]。本试验中,盐胁迫后,海州常山幼苗叶中 Na^+ 含量较高,其次是叶柄,根中含量较少,此结论与王家源^[25] 研究苦楝得出的结论一致。这表明海州常山通过大量吸收并区隔 Na^+ ,提高其耐盐性。 K^+ 对维持植物正常代谢和生长发育至关重要,在植物细胞中含量较高,参与调节离子平衡、渗透平衡、植物光合作用等生理过程^[26]。本试验在供试 NaCl 浓度范围内,海州常山幼苗各器官中仍保持较高 K^+ 含量,且在高浓度盐分处理下,不同种源海州常山叶片器官中 K^+ 含量下降幅度小于根系中的 K^+ 下降幅度,表明海州常山在 NaCl 处理下,其根系在吸收 Na^+ 同时,也选择性吸收 K^+ ,这对缓解海州常山幼苗叶片中高浓度的 Na^+ 毒害发挥了一定的作用。

3.3 NaCl 胁迫下海州常山幼苗不同营养器官的离子分配

植物细胞质中较高的 K^+/Na^+ 比反映了植物的耐盐性,因为 Na^+ 和 K^+ 具有相似的物理和化学性质,并且可竞争其中 K^+ 用于细胞质中酶上的结合位点。因此保持相对恒定胞质 K^+/Na^+ 比率是对盐胁迫的适应。研究表明:耐盐植物与盐敏感植物相比,大多数耐盐植物可表现选择性的吸收 K^+ ,而对 Na^+ 的吸收较少, K^+ 向地上部分运输的能力较强^[27]。植物各器官中离子的选择性运输系数 ($S_{\text{K}^+/\text{Na}^+}$) 能较好的反映其离子的运输能力, $S_{\text{K}^+/\text{Na}^+}$ 越大,表明了植物对 K^+ 的吸收强^[28]。江苏盐城种源与其他种源相比,其幼苗茎秆、叶片运输的 $S_{\text{K}^+/\text{Na}^+}$ 值大,表明江苏盐城种源海州常山幼苗的根系对 Na^+ 的截留作用较其他种源强,说明盐城种源海州常山将 K^+ 选择运输至叶中积累,提高其对盐胁迫的适应性。

参考文献:

[1] 王遵亲.中国盐渍土[M].北京:科学出版社,1993:5-12.

- [2] FAROOQ M, HUSSAIN M, WAKEEL A, et al. Salt stress in maize: effects, resistance mechanisms, and management. A review [J]. *Agronomy for Sustainable Development*, 2015, 35 (2): 461-481.
- [3] SHALATA A, TAL M. The effect of salt stress on lipid peroxidation and antioxidants in the leaf of the cultivated tomato and its wild salt-tolerant relative *Lycopersicon pennellii* [J]. *Physiologia Plantarum*, 1998, 104(2): 169-174.
- [4] 姜卫兵,高光林,戴美松,等.盐胁迫对不同砧穗组合梨幼树光合日变化的影响[J].*园艺学报*, 2003, 30(6): 653-657.
- [5] 陈颖,徐彩平,汪南阳,等.盐胁迫下水杨酸对南林 895 杨组培苗抗氧化系统的影响[J].*南京林业大学学报(自然科学版)*, 2012, 36(6): 17-22.
- [6] 刘一明.四种暖季型草坪草抗盐生理及根系蛋白表达差异研究[D].上海:上海交通大学, 2011.
- [7] 牛东玲,王启基.盐碱地治理研究进展[J].*土壤通报*, 2002, 33(6): 449-455.
- [8] SHABALA S. Learning from halophytes: physiological basis and strategies to improve abiotic stress tolerance in crops [J]. *Annals of Botany*, 2013, 112(7): 1209-1221.
- [9] 闫世才,田瑄.海州常山叶挥发性化学成分研究[J].*兰州大学学报*, 2003, 39(3): 105-106.
- [10] 中国科学院中国植物志委员会.中国植物志.第六十五卷.第一分册,被子植物门,双子叶植物纲,马鞭草科[M].北京:科学出版社, 1982, 30-36.
- [11] 林业部科技司.林业标准汇编.四[M].北京:中国林业出版社, 1992, 281-283.
- [12] 陆嘉惠,吕新,梁永超,等.新疆胀果甘草幼苗耐盐性及对 NaCl 胁迫的离子响应[J].*植物生态学报*, 2013, 37(9): 839-850.
- [13] ALI A, TUCKER T C, THOMPSON T L, et al. Effects of salinity and mixed ammonium and nitrate nutrition on the growth and nitrogen utilization of barley [J]. *Journal of Agronomy & Crop Science*, 2001, 186(4): 223-228.
- [14] 王海英,孙建设,马宝盘,等.苹果砧木组培苗耐盐筛选技术研究[J].*果树学报*, 2000, 17(3): 164-169.
- [15] TANG W, NEWTON R J. Polyamines reduce salt-induced oxidative damage by increasing the activities of antioxidant enzymes and decreasing lipid peroxidation in Virginia pine [J]. *Plant Growth Regulation*, 2005, 46(1): 31-43.
- [16] ZHANG F, YANG Y L, HE W L, et al. Effects of salinity on growth and compatible solutes of callus induced from *Populus euphratica* [J]. *In Vitro Cellular & Developmental Biology Plant*, 2004, 40(5): 491-494.
- [17] 张雪.盐胁迫对柽柳和白刺种子发芽及幼苗生长的影响[D].北京:北京林业大学, 2016.
- [18] 杨文翔.盐胁迫对三个海棠砧木品种生理及生长的影响[D].南京:南京林业大学, 2011.
- [19] 张玉鑫,刘芳,康恩祥,等.NaCl 胁迫下甜瓜幼苗离子吸收特性研究[J].*植物营养与肥料学报*, 2008, 14(3): 533-539.

(下转第 34 页)

以根据香樟的生长情况,采取适度修剪、疏枝作业措施,既起到预防日本壶链蚧和香樟煤污病大发生的功效,又可以保持香樟树冠的生态功能^[11]。

2.2.3 保护、利用天敌 注意保护日本壶链蚧的天敌,如七星瓢虫、红点唇瓢虫、异色瓢虫、大草蛉、球蚧跳小蜂等,并与科研单位和院校合作探索日本壶链蚧的生物防治方法,开发有效的天敌繁育和应用技术^[10]。

2.2.4 化学防治 在开展园艺树木修剪防治煤污病同时,应在日本壶链蚧、煤污病严重发生的林分进行化学防治。重点应做好日本壶链蚧的防治工作,可以使用40%速扑杀乳油、40%杀扑磷乳油、2%阿维菌素乳油等叶面喷雾,日本壶链蚧卵的孵化期为最佳喷药期^[10-11]。在日本壶链蚧危害较轻的林分不宜进行叶面喷雾,防止杀害天敌昆虫。使用国光蚧必治500倍液、50%甲胺磷乳油、一针净进行树干注射,可以有效节约防治费用,降低对环境的污染^[12]。防治日本壶链蚧的同时,在每年的5、9月和10月煤污病的发病盛期使用50%可湿性粉剂甲基托布津1000倍液进行叶面喷雾,防治煤污病。

3 结论与讨论

无锡地区香樟上日本壶链蚧和煤污病的危害情况,在2012—2014年之间呈现先增后减的趋势,在2014年危害最轻。3a间虹桥路上的香樟进行园艺养护,这2种病虫害的危害降低。而未经过树木修剪或药物防治的路段,香樟树上日本壶链蚧数量在2014年急剧减少,推测和2013年7、8月连续45

d 35℃以上的高温有关,此阶段正是日本壶链蚧在寄主定位后的生长发育盛期。本次试验发现煤污病的危害情况随日本壶链蚧的危害加重而加剧,2者之间呈正相关关系,与前人的研究相应证^[5]。因此,香樟煤污病防治要走“预防为主,综合治理”和“防病先治虫,虫病一起治”的道路。

参考文献:

- [1] 陈有民.园林树木学[M].北京:中国林业出版社,1990.
- [2] 郭秉左,孙晓鹏,徐 琤.无锡香樟种群百年来变化的调查分析[J].中国城市林业,2015,13(1):27-32.
- [3] 秦 霞.香樟的功用及主要栽培技术[J].中国林副特产,2001(3):18-18.
- [4] 吴跃开.园林植物煤污病研究报告[J].贵州林业科技,2005,33(4):51-55.
- [5] 方中达.中国农业百科全书:植物病理学卷[M].北京:农业出版社,1996:689.
- [6] 王 焱.上海林业病虫[M].上海:上海科学技术出版社,2007:341.
- [7] 章一巧,王玮珍,丁志平,等.三种药剂防治香樟煤污病的药效试验[J].中国森林病虫,2014,33(3):34-37.
- [8] 吴跃开.园林植物煤污病研究报告[J].贵州林业科技,2005,33(4):51-55.
- [9] 李思思,兰 杰,李传仁.日本壶链蚧在樟树上的发生特点[J].湖北植保,2015(1):43-44.
- [10] 惠兴茂,薛小娟,刘丽娟,等.日本壶链蚧的发生及综合防治[J].现代园艺,2011(19):43-44.
- [11] 李枷霖,毛安元,蔡 平.日本壶链蚧发生及防治技术研究进展[J].安徽农业科学,2013,41(4):1521-1523.
- [12] 杨 意,刘 波,唐尚杰,等.树干打孔注药防治危害广玉兰的日本壶链蚧[J].中国森林病虫,2006,25(2):34-37.
- [20] 夏 阳,梁慧敏,束怀瑞,等.几种肥料根际施用对盐胁迫下苹果矿质营养平衡的影响[J].园艺学报,2005,32(1):6-10.
- [21] 王素平,郭世荣,胡晓辉,等.NaCl胁迫对黄瓜幼苗体内K⁺、Na⁺和Cl⁻分布的影响[J].生态学杂志,2007,26(3):348-354.
- [22] KHAN M S A, HAMID A, SALAHUDDIN A B M, et al. Effect of sodium chloride on growth, photosynthesis and mineral ions accumulation of different types of Rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Journal of Agronomy & Crop Science, 2008,179(3):149-161.
- [23] ZOU B J, CANG M R. Distribution of soil zinc, iron, copper and manganese fractions and its relationship with plant availability[J]. Pedosphere, 1995,5(1):35-44.
- [24] ASHRAF M. Some important physiological selection criteria for salt tolerance in plants[J]. Flora, 2004,199(5):361-376.
- [25] 王家源.苦楝种苗耐盐胁迫的生理响应机制研究[D].南京:南京林业大学,2013.
- [26] 王明香,聂俊华,张华芳.钾素营养研究进展[J].云南农业大学学报,2000,15(4):356-358.
- [27] BARTELS D, SUNKAR R. Drought and salt tolerance in plants [J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2005,24(1):23-58.
- [28] 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报,2001,27(4):325-330.

(上接第13页)