

盐胁迫下八棱海棠株系的离子吸收、运输与分配

胡爱双^{1,2,3}, 张小栋^{1,3}, 郭文静^{1,3}, 孙宇^{1,3,*}, 王文成^{1,3}, 李凯超^{1,3}

¹河北省农林科学院滨海农业研究所, 河北唐山063299

²国家林业和草原局盐碱地研究中心, 北京100091

³河北省盐碱地绿化技术创新中心, 河北唐山063299

*通信作者(13703381235@163.com)

摘要: 为探究八棱海棠耐盐的离子响应机制, 以耐盐海棠无性系(编号NY)和普通海棠无性系(编号PT)为试材, 经不同浓度NaCl溶液(0、2、4、6、8、10 g·L⁻¹)处理后, 统计植株受害情况, 测定并分析不同器官中矿质离子(Na⁺、K⁺、Ca²⁺、Mg²⁺)积累、运输和分布情况。结果表明: NaCl浓度高于6 g·L⁻¹时, 两个株系均出现了盐害症状, NY株系盐害指数和死亡率低于PT株系; 盐胁迫促进了两个株系不同器官中Na⁺及NY株系叶K⁺含量的积累, 抑制了NY株系根和PT株系根、茎、叶K⁺的积累, NaCl浓度高于2 g·L⁻¹时, NY株系根中Na⁺含量高于PT株系, 茎、叶中Na⁺含量低于PT株系; 盐胁迫下, 两个株系根、茎、叶中的K⁺/Na⁺、Ca²⁺/Na⁺和Mg²⁺/Na⁺比值呈现不同程度下降, 各处理下, NY株系茎和叶中各比值高于PT株系; 随着盐浓度的增加, NY株系由根向地上部选择性运输离子的能力先升高后降低, PT株系则逐渐下降, 各处理下, NY株系向地上部选择性运输离子的能力高于PT株系。推测NY株系较PT株系具有较强耐盐性的离子原因为: 盐胁迫下NY株系较少积累Na⁺并将吸收的Na⁺较多截留在根中, 增加营养离子向地上部运输, 维持了叶片相对离子平衡。

关键词: 盐胁迫; 八棱海棠; 离子平衡; 离子吸收与运输

Ion absorption, transportation and distribution of *Malus micromalus* strains under salt stress

HU Aishuang^{1,2,3}, ZHANG Xiaodong^{1,3}, GUO Wenjing^{1,3}, SUN Yu^{1,3,*}, WANG Wencheng^{1,3}, LI Kaichao^{1,3}

¹Coastal Agricultural Research Institute, Hebei Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Tangshan, Hebei 063299, China

²Research Center of Saline and Alkali Land of National Forestry and Grassland Administration, Beijing 100091, China

³Hebei Saline and Alkali Land Greening Engineering Technology Center, Tangshan, Hebei 063299, China

*Corresponding author (13703381235@163.com)

Abstract: In order to explore the ion response mechanism of salt tolerance in *Malus micromalus*, salt-tolerant and ordinary clonal strains (named as NY and PT, respectively) were used as test materials, and treated with NaCl concentrations of 0, 2, 4, 6, 8 and 10 g·L⁻¹. After the treatment, we counted the damage of the plants, measured and analyzed the accumulation, transportation and distribution of mineral ions (Na⁺, K⁺, Ca²⁺ and Mg²⁺) in different organs. The results showed that when the NaCl concentration was higher than

收稿 2021-06-04 修定 2021-07-23

资助 河北省农林科学院现代农业科技创新功能项目(2019-1-6-2)、河北省农林科学院基本科研业务费项目(2018010104)和唐山市科技计划项目(20150211C)。

6 g·L⁻¹, both strains showed symptoms of salt damage, and the salt damage index and mortality of the NY strain were lower than those of PT strain. Salt stress promoted the accumulation of Na⁺ in roots, stems and leaves of the two strains and increasing of K⁺ content in leaves of NY strain. Salt stress inhibited K⁺ accumulation in the roots of NY strain and in the roots, stems and leaves of PT strain. When the NaCl concentration was higher than 2 g·L⁻¹, the Na⁺ content in the roots of NY strain was higher than that of PT, but the Na⁺ content in stems and leaves was lower than that of PT. Under salt stress, the ratios of K⁺/Na⁺, Ca²⁺/Na⁺ and Mg²⁺/Na⁺ in the roots, stems and leaves of the two strains decreased to varying degrees. Under each treatment, the iron ratios in the stem and leaf of NY strain were higher than those of PT strain. With the increase of salt concentration, the ability of ion selective transport from roots to shoots in NY strain increased first and then decreased, while gradually decreased in PT strain. Under each treatment, the ability of ion selective transport to the shoots in NY strain was higher than that in PT strain. It is speculated that the reason why NY strain has stronger salt tolerance than PT strain is: under salt stress, NY strain accumulates relatively less Na⁺ and retains more absorbed Na⁺ in the roots, increases nutrient ion transport to the ground and maintains the relative ion balance of leaves.

Key words: salt stress; *Malus micromalus*; ion balance; ion absorption and transportation

土壤盐渍化是全球性的重大资源与环境问题,甚至威胁到了粮食安全(Zhu 2016)。据报道,我国约有1亿hm²的盐渍土,由于工业污染、农业上的不合理灌溉、施肥等原因引起的土壤次生盐渍化现象仍在不断加剧(李焕勇等2019)。开发和利用如此大面积的盐渍土不仅有利于缓解土地资源短缺,还可以增加绿色植被面积,改善生态环境,促进经济发展。前人研究表明,筛选、培育耐盐林木资源是改良利用盐渍土的有效途径之一(Djanaguiraman等2006)。

八棱海棠(*Malus micromalus*)又名怀来海棠,是蔷薇科西府海棠种中的一种小乔木,在我国栽培历史悠久,其根系发达,抗逆性强,是苹果的常用砧木(沈雪芳等2016)。另外,八棱海棠树姿优美、开花量大,又是一种观赏价值较高的景观树种(潘璐等2020)。前人对苹果的不同种砧木进行耐盐性研究时,认为在盐逆境条件下,八棱海棠较其他种类的苹果砧木有更大的应用潜力(吴玉霞等2018)。宗鹏鹏等(2013)对八棱海棠实生苗进行不同浓度盐碱胁迫后,发现八棱海棠是优异的耐盐碱型种质资源,其实生后代中存有耐盐性极强的植株。郭艳超等(2011)在对八棱海棠实生苗进行耐盐性研究时,发现了一棵强耐盐植株。胡爱双等(2020a, 2020b, 2021)对其进行了组培扩繁研究,并对该株

系的耐盐性进行了光合、渗透调节和抗氧化能力方面的报道。盐胁迫后,会有大量的Na⁺进入植物体内,植物对Na⁺的大量吸收会扰乱质膜转运蛋白的正常功能,减缓或破坏植物对水分和对K⁺、Ca²⁺和Mg²⁺等营养离子的吸收,进而干扰植物正常生理代谢,阻碍植物生长,甚至使植物死亡(Tavakkoli等2011)。盐胁迫如何影响耐盐性较强的八棱海棠植株的离子吸收有待进一步研究。

鉴于此,本文以耐盐八棱海棠植株(编号NY)和普通八棱海棠植株(编号PT)的无性系苗为试材,研究不同浓度盐胁迫下,两个株系的根、茎、叶器官中Na⁺、K⁺、Ca²⁺和Mg²⁺的含量与分配情况,以及K⁺/Na⁺、Ca²⁺/Na⁺和Mg²⁺/Na⁺差异,并对离子的选择性运输能力进行分析,以探究所选株系的耐盐离子机制,为八棱海棠耐盐株在盐渍地区的合理开发利用提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

耐盐八棱海棠(*Malus micromalus* Mak.)株系(NY)是2009年从河北怀来野生八棱海棠植株上采种,2010年对其实生后代进行盐胁迫处理后选育而来的,后对其进行了组培扩繁。区域试验表明,该株系在唐山曹妃甸区、沧州黄骅市、秦皇岛昌

黎县的盐碱地区生长表现良好, 是造林绿化或作为砧木发展苹果产业的优良树种, 在盐碱地区有巨大的应用潜力。2020年NY株系的选育及配套栽培技术获得河北省科学技术成果鉴定。该株系具有以下生物学性状: 树姿直立, 萌芽整齐, 树体强健; 树干光滑, 棕褐色; 叶椭圆形至长椭圆形, 叶缘有细锯齿, 叶柄较短, 平均长2.2 cm; 花单瓣, 椭圆形, 白色, 花柄短, 平均长度仅为1.1 cm, 花冠平均直径2.7 cm; 果实扁圆形或近圆形, 平均直径2.3 cm, 果面有明显6~8条棱状突起, 果面底黄白色, 成熟时全面被橙红色霞。

试验材料为组培出的无性系苗, 将保存于河北省农林科学院滨海农业研究所植物组织培养室内的八棱海棠耐盐株(NY)和普通株(PT)的组培苗同时进行增殖、生根和炼苗移栽, 并在营养钵中培养2个月, 其间进行统一的水肥管理。

1.2 试验设计

2019年8月挑选株高12 cm左右、生长健壮的两种无性系幼苗, 移栽至装有蛭石:草炭(体积比为1:1)的聚乙烯塑料花盆内, 花盆的上口径和高分别为28与30 cm, 每盆栽4株, 放于阴凉处缓苗10 d, 之后挑选长势相对一致的盆苗用于盐胁迫试验。试验以Hoagland营养液为基础液配制6个NaCl浓度处理(0、2、4、6、8、10 g·L⁻¹), 每处理3盆(即3个重复), 每天于同一时间过量灌溉相应浓度的NaCl处理液, 盐胁迫处理40 d后结束试验。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 苗木生长情况测定

盐胁迫结束后, 调查记录叶片受害症状, 根据叶片受害程度划分盐害等级并赋值, 之后计算盐害指数。盐害分级标准及盐害指数的计算参照胡爱双等(2020b)的方法。统计植株死亡数, 计算植株死亡率, 死亡率(%)=死亡株数/总株数×100。

1.3.2 离子含量测定

参照杨秀艳等(2013)和韩志平等(2013)的方法略作改动。样品经105℃杀青20 min后, 于75℃烘至恒质量, 磨碎后过40目筛, 称取0.1 g, 加入到含有30 mL去离子水的试管中, 沸水浴2 h, 待冷却后定容到50 mL, 之后采用原子吸收分光光度计测定Na⁺、K⁺、Ca²⁺和Mg²⁺的含量。

1.3.3 离子选择性运输能力

各器官对离子的选择性运输系数 $S_{X,Na}$ =库器官 $[X/Na^+]$ /源器官 $[X/Na^+]$, X 代表K⁺、Ca²⁺、Mg²⁺这3种离子中任意之一, $S_{X,Na}$ 值越大表示源器官控制Na⁺、促进 X 离子向库器官运输能力越强(Munns和Termaat 1986)。

1.4 数据处理

数据采用Excel 2010处理、分析和制图; 采用SPSS 17.0软件进行方差分析、独立样本 t 检验和Duncan多重对比。

2 实验结果

2.1 盐胁迫对两个八棱海棠株系盐害指数及死亡率的影响

由表1可知, NaCl浓度低于2 g·L⁻¹时, 两个株系的盐害指数均为0, 植株未表现出盐害症状; NaCl浓度为4 g·L⁻¹时, PT株系的盐害指数已升至10.42%, 但NY株系的盐害指数仍为0, 未表现出明显的盐害症状; 随着NaCl浓度的进一步提高, 两个株系的盐害指数均升高, 盐害症状加重, NaCl浓度为8 g·L⁻¹时, PT株系的盐害指数已达到100%, NY株系的盐害指数也升为14.58%, 相同NaCl浓度胁迫下, NY株系的盐害指数显著低于PT株系。当NaCl浓度为6 g·L⁻¹时, 两个株系虽然表现出了一定盐害症状, 但植株全部存活, 死亡率均为0; 之后随着NaCl浓度的进一步提高, 两个株系的死亡率逐

表1 NaCl胁迫下两个八棱海棠株系的盐害指数及死亡率差异

Table 1 Differences of salt damage index and mortality of two *M. micromalus* strains under NaCl stress

NaCl浓度/g·L ⁻¹	盐害指数/%		死亡率/%	
	PT株系	NY株系	PT株系	NY株系
0 (CK)	0	0	0	0
2	0	0	0	0
4	10.42	0*	0	0
6	39.58	2.08*	0	0
8	100.00	14.58*	87.50	6.25*
10	100.00	52.08*	100.00	25.00*

*表示同一指标, NY株系与PT株系之间具有显著差异($P<0.05$)。

渐升高,但升高程度不同,PT株系在NaCl浓度为10 g·L⁻¹时,植株死亡率达到100%,而NY株系的死亡率仅为25%。由此可知,在相同浓度NaCl胁迫下,NY株系受到的盐害明显低于PT株系。

2.2 盐胁迫对两个八棱海棠株系不同器官中离子含量的影响

2.2.1 盐胁迫对两个八棱海棠株系不同器官中Na⁺含量的影响

由图1可知,盐胁迫促进了两个八棱海棠株系各器官中Na⁺含量的增加。随NaCl浓度升高,PT株系根部Na⁺呈现先增加后降低的趋势,在NaCl浓度为4 g·L⁻¹时达到最大值,较对照增加2.31倍;茎、叶中Na⁺含量随着NaCl浓度的升高而增加,NaCl浓度为10 g·L⁻¹时,茎中Na⁺含量较对照增加了13.38倍,此浓度处理的叶片全部焦枯脱落,因此未对离子含量进行测定。随NaCl浓度的升高,NY株系根部Na⁺含量也呈现先增加后降低的趋势,在NaCl浓度为6 g·L⁻¹时,Na⁺含量最多为11.91 mg·g⁻¹ (DW),较对照增加了2.81倍;茎、叶中Na⁺含量同样随NaCl浓度的升高而增多,在NaCl浓度为10 g·L⁻¹时,较对照分别增高了7.47和13.53倍。PT株系在NaCl浓度低于6 g·L⁻¹时,各器官中Na⁺含量为根>叶>茎,NaCl浓度高于6 g·L⁻¹时,则为叶>根或茎;盐胁迫前后NY株系各器官Na⁺含量均为根>茎或叶,盐胁迫后,NY株系将吸收的较多Na⁺截留在根系中,避免了过多Na⁺向植株地上部分运输。NaCl浓度高

于2 g·L⁻¹时,NY株系根中Na⁺含量高于PT株系,茎、叶中Na⁺含量低于PT株系。随NaCl浓度的升高,两个株系体内Na⁺含量呈现增加的趋势,且各NaCl浓度胁迫下,PT株系体内的Na⁺含量多于NY株系(图2)。

2.2.2 盐胁迫对两个八棱海棠株系不同器官中K⁺含量的影响

由图3可知,PT株系随着NaCl浓度的增加,根、茎和叶中K⁺含量均呈现下降的趋势,且下降幅度为根>叶>茎;随着NaCl浓度的增加,NY株系根系中的K⁺含量逐渐降低,茎中变化幅度较小,与对照未形成显著差异,叶中K⁺含量逐渐升高,且各浓度盐处理下均为叶>根或茎,这有利于维持叶片的正常生理活动;各浓度盐处理下NY株系叶中K⁺含量均高于PT株系。

2.2.3 盐胁迫对两个八棱海棠株系不同器官中Ca²⁺、Mg²⁺含量的影响

由图4可知,盐胁迫对两个株系根、茎中Ca²⁺的吸收影响较小,除了PT株系根中Ca²⁺含量在NaCl浓度为10 g·L⁻¹时显著低于对照外,其他各处理与对照差异均未达到显著水平。随着NaCl浓度的增加,PT株系叶中Ca²⁺含量呈现上升趋势,NY株系叶中Ca²⁺含量呈现下降的趋势,但各浓度盐处理下PT株系叶片中Ca²⁺含量均低于NY株系,盐胁迫前后,两个株系不同器官中的Ca²⁺含量均表现为叶>根>茎。

由图5可知,PT株系根中Mg²⁺含量随NaCl浓度

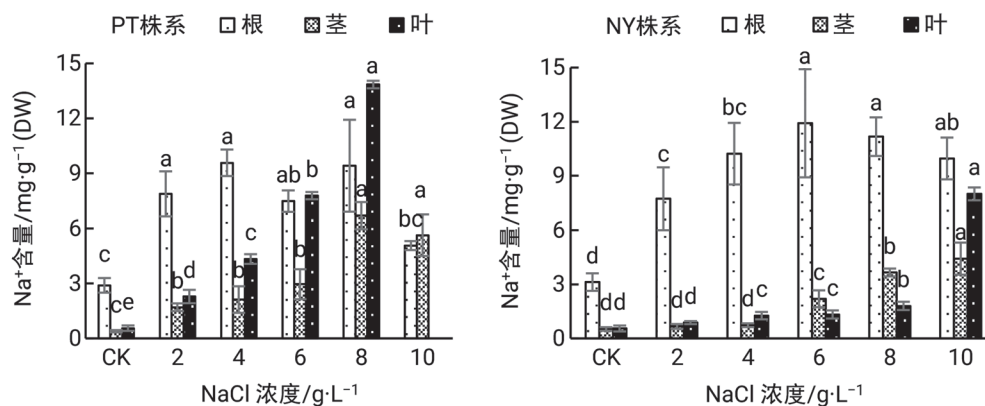


图1 NaCl胁迫下两个八棱海棠株系根、茎、叶中Na⁺含量的差异

Fig. 1 Differences of Na⁺ content in the roots, stems and leaves of two *M. micromalus* strains under NaCl stress

柱上不同小写字母表示同一器官不同盐处理之间具有显著差异($P<0.05$),下同。

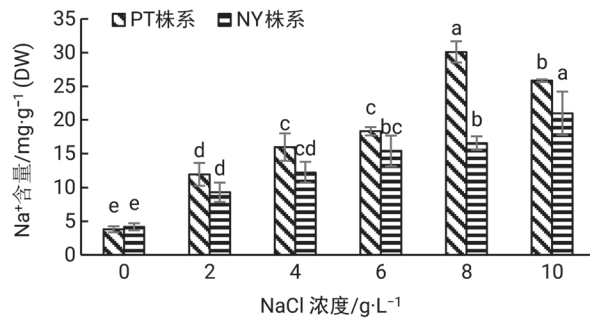


图2 NaCl胁迫下两个八棱海棠株系整株中Na⁺含量的差异
Fig. 2 Differences of Na⁺ content in the whole plant of two *M. micromalus* strains under NaCl stress

增加呈现下降趋势, 茎和叶Mg²⁺含量呈现上升的趋势; 随着NaCl浓度增加, NY株系根中Mg²⁺含量变化幅度较小, 仅在NaCl浓度为2 g·L⁻¹时, 与对照

差异显著; 茎中Mg²⁺含量逐渐下降, 叶中Mg²⁺含量在NaCl浓度高于8 g·L⁻¹时显著下降。

2.3 盐胁迫对两个八棱海棠株系根、茎、叶中K⁺/Na⁺、Ca²⁺/Na⁺和Mg²⁺/Na⁺的影响

K⁺/Na⁺、Ca²⁺/Na⁺和Mg²⁺/Na⁺可用来表示盐逆境对植物离子平衡的破坏程度, 其值越低代表Na⁺对K⁺、Ca²⁺和Mg²⁺吸收的抑制效应越强, 植物受盐害也就越严重。NaCl胁迫下, 两个八棱海棠株系根、茎、叶中的K⁺/Na⁺、Ca²⁺/Na⁺和Mg²⁺/Na⁺呈现不同程度的下降(表2), 说明盐胁迫下, 两个株系对Na⁺的相对吸收量要高于对K⁺、Ca²⁺和Mg²⁺的吸收。另外, 两个株系表现出叶片中Ca²⁺/Na⁺和Mg²⁺/Na⁺值要高于根、茎中的, 茎和叶片中K⁺/Na⁺值高于根中的, 表明叶对Ca²⁺和Mg²⁺的吸收要高于根和茎, 地上部对K⁺的吸收高于地下部。盐处理下, NY株

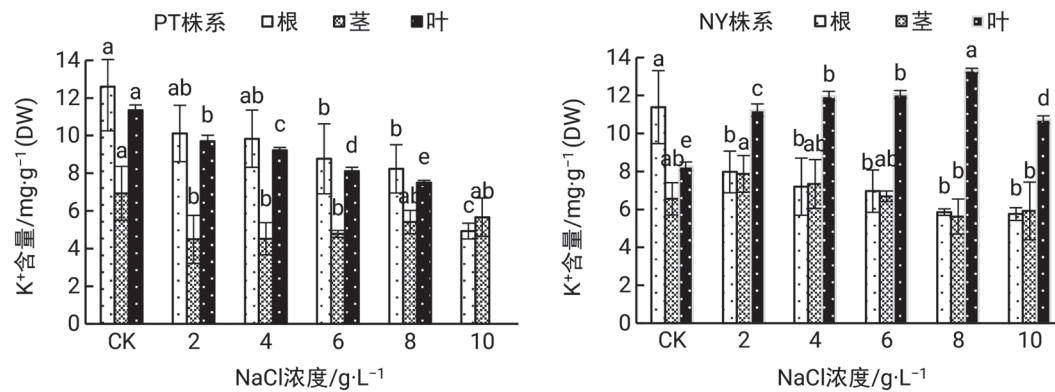


图3 NaCl胁迫下两个八棱海棠株系根、茎、叶中K⁺含量的差异
Fig. 3 Differences of K⁺ content in the roots, stems and leaves of two *M. micromalus* strains under NaCl stress

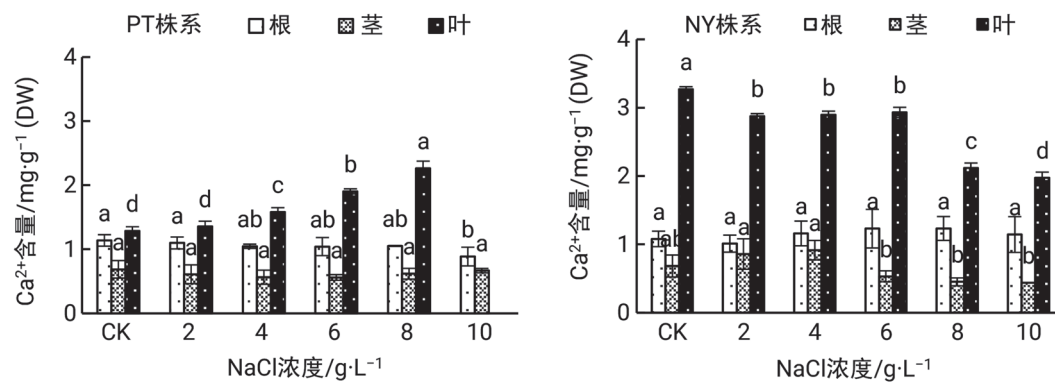


图4 NaCl胁迫下两个八棱海棠幼苗根、茎、叶中Ca²⁺含量的差异
Fig. 4 Differences of Ca²⁺ content in the roots, stems and leaves of two *M. micromalus* strains under NaCl stress

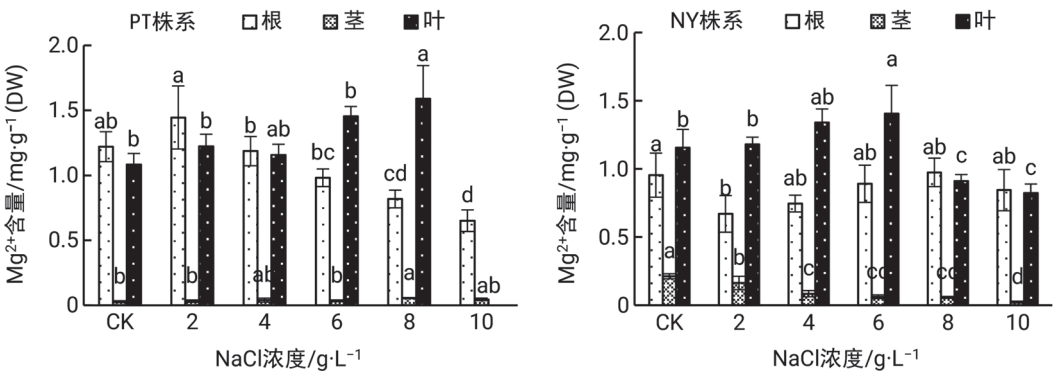


图5 NaCl胁迫下两个八棱海棠幼苗根、茎、叶中Mg²⁺含量的差异
Fig. 5 Differences of Mg²⁺ content in the roots, stems and leaves of two *M. micromalus* strains under NaCl stress

表2 NaCl胁迫下两个八棱海棠株系根、茎、叶中K⁺/Na⁺、Ca²⁺/Na⁺和Mg²⁺/Na⁺值差异
Table 2 Differences of K⁺/Na⁺, Ca²⁺/Na⁺ and Mg²⁺/Na⁺ values in roots, stems and leaves of two *M. micromalus* strains under NaCl stress

指标	NaCl浓度/g·L ⁻¹	PT株系			NY株系		
		根	茎	叶	根	茎	叶
K ⁺ /Na ⁺	0	4.38±0.78 ^a	15.60±2.58 ^a	16.94±3.04 ^a	3.70±0.80 ^a	12.71±1.51 ^{ab}	13.41±2.02 ^a
	2	1.29±0.06 ^b	2.67±0.80 ^b	4.32±0.64 ^b	1.04±0.09 ^b	13.23±3.75 ^a	12.95±0.98 ^a
	4	1.03±0.06 ^b	2.05±0.34 ^b	2.14±0.16 ^c	0.70±0.08 ^b	10.14±1.90 ^b	9.66±1.50 ^b
	6	1.29±0.35 ^b	1.69±0.43 ^b	1.04±0.05 ^{cd}	0.61±0.15 ^b	3.14±0.63 ^c	9.27±1.54 ^{bc}
	8	0.97±0.18 ^b	0.86±0.04 ^b	0.54±0.02 ^d	0.53±0.04 ^b	1.54±0.26 ^c	7.47±0.97 ^c
	10	0.98±0.13 ^b	1.02±0.17 ^b	—	0.58±0.04 ^b	1.40±0.62 ^c	1.34±0.05 ^d
Ca ²⁺ /Na ⁺	0	0.40±0.09 ^a	1.79±0.43 ^a	2.72±0.59 ^a	0.35±0.08 ^a	1.31±0.20 ^a	4.66±0.65 ^a
	2	0.14±0.02 ^b	0.36±0.09 ^b	0.61±0.11 ^b	0.14±0.05 ^b	1.32±0.29 ^a	3.34±0.29 ^b
	4	0.11±0.02 ^b	0.26±0.06 ^b	0.37±0.03 ^{bc}	0.11±0.01 ^b	1.28±0.32 ^a	2.37±0.43 ^b
	6	0.14±0.01 ^b	0.20±0.06 ^b	0.24±0.01 ^c	0.10±0.01 ^b	0.27±0.03 ^b	3.21±0.69 ^c
	8	0.12±0.03 ^b	0.10±0.01 ^b	0.20±0.01 ^c	0.11±0.01 ^b	0.12±0.01 ^b	1.19±0.17 ^d
	10	0.17±0.02 ^b	0.13±0.03 ^b	—	0.11±0.02 ^b	0.10±0.02 ^b	0.25±0.01 ^c
Mg ²⁺ /Na ⁺	0	0.42±0.02 ^a	0.07±0.01 ^a	2.25±0.56 ^a	0.31±0.04 ^a	0.39±0.05 ^a	2.00±0.54 ^a
	2	0.18±0.02 ^b	0.02±0.01 ^b	0.55±0.11 ^b	0.09±0.00 ^b	0.28±0.03 ^b	1.34±0.08 ^b
	4	0.12±0.01 ^c	0.02±0.00 ^b	0.26±0.01 ^{bc}	0.07±0.01 ^b	0.12±0.03 ^c	1.08±0.15 ^b
	6	0.13±0.00 ^c	0.01±0.00 ^c	0.19±0.01 ^{bc}	0.08±0.01 ^b	0.03±0.01 ^d	1.07±0.31 ^b
	8	0.09±0.01 ^c	0.01±0.00 ^c	0.12±0.02 ^c	0.09±0.00 ^b	0.02±0.00 ^d	0.51±0.09 ^c
	10	0.12±0.00 ^c	0.01±0.00 ^c	—	0.08±0.01 ^b	0.01±0.00 ^d	0.10±0.01 ^d

同列不同小写字母表示同一器官不同处理间的指标差异显著($P<0.05$); “—”表示盐害症状严重, 叶片全部焦枯脱落, 无法获得该数据, 下同。

系茎和叶中K⁺/Na⁺、Ca²⁺/Na⁺和Mg²⁺/Na⁺值均高于PT株系, 且NY株系茎、叶中的K⁺/Na⁺值均大于1, 表明盐胁迫下NY株系较PT株系具有更强的保持离子平衡的能力。

2.4 盐胁迫对两个八棱海棠株系各器官离子选择性运输的影响

如表3所示, 随着NaCl浓度的升高, PT株系由根向茎或叶的S_{K,Na}、S_{Ca,Na}和S_{Mg,Na}呈现下降趋势;

表3 NaCl胁迫下两个八棱海棠株系茎、叶对矿物质离子的选择性运输系数
Table 3 Selective transport coefficients of mineral ions in stems and leaves of two *M. micromalus* strains under NaCl stress

指标	NaCl浓度/g·L ⁻¹	PT株系			NY株系		
		根→茎	茎→叶	根→叶	根→茎	茎→叶	根→叶
S _{K,Na}	0	3.57±0.12 ^a	1.12±0.06 ^b	4.07±0.25 ^a	3.49±0.99 ^b	1.11±0.32 ^c	3.67±0.39 ^b
	2	2.06±0.51 ^b	1.84±0.67 ^a	3.55±0.56 ^a	12.65±5.09 ^a	1.10±0.23 ^c	12.20±2.15 ^a
	4	1.97±0.23 ^b	1.04±0.16 ^b	2.05±0.12 ^b	13.32±0.78 ^a	1.09±0.04 ^c	14.51±0.78 ^a
	6	1.18±0.01 ^c	0.66±0.20 ^{bc}	0.85±0.26 ^c	5.75±0.78 ^b	2.54±0.22 ^b	14.69±2.99 ^a
	8	0.89±0.12 ^c	0.64±0.01 ^{bc}	0.57±0.07 ^c	2.92±0.43 ^b	5.07±0.65 ^a	14.63±0.92 ^a
	10	1.11±0.10 ^c	—	—	2.40±0.88 ^b	1.04±0.41 ^c	2.31±0.05 ^b
S _{Ca,Na}	0	4.48±0.65 ^a	1.61±0.45 ^{ab}	7.34±0.95 ^a	3.60±0.23 ^b	4.00±0.38 ^b	14.19±0.08 ^b
	2	2.58±0.74 ^b	1.89±0.38 ^a	4.70±0.36 ^b	11.07±2.16 ^a	2.57±0.62 ^b	24.59±5.38 ^a
	4	2.20±0.26 ^b	1.50±0.43 ^{ab}	3.27±0.69 ^c	11.37±3.99 ^a	1.94±0.75 ^b	21.86±3.98 ^a
	6	1.65±0.18 ^{bc}	1.33±0.45 ^{ab}	1.76±0.08 ^d	2.59±0.18 ^b	8.22±0.80 ^a	21.38±3.48 ^a
	8	0.87±0.18 ^d	2.05±0.07 ^a	1.78±0.43 ^d	1.12±0.01 ^b	10.08±1.89 ^a	11.27±2.12 ^b
	10	0.79±0.05 ^d	—	—	0.94±0.04 ^b	2.57±0.58 ^b	2.21±0.58 ^c
S _{Mg,Na}	0	0.16±0.03 ^a	33.51±10.41 ^a	5.28±1.03 ^a	1.28±0.03 ^c	4.90±0.51 ^c	6.22±0.70 ^c
	2	0.10±0.02 ^{ab}	27.56±3.10 ^a	2.80±0.33 ^b	3.17±0.28 ^a	4.73±0.44 ^c	14.92±0.08 ^a
	4	0.13±0.00 ^b	16.31±0.86 ^b	2.09±0.11 ^{bc}	1.76±0.18 ^b	9.52±1.42 ^c	15.54±0.62 ^a
	6	0.08±0.00 ^c	15.85±1.27 ^b	1.37±0.03 ^{cd}	0.33±0.05 ^d	37.56±3.60 ^a	12.90±1.68 ^b
	8	0.10±0.00 ^{bc}	13.03±0.67 ^b	1.33±0.03 ^{cd}	0.19±0.03 ^d	32.54±11.00 ^a	6.11±0.86 ^c
	10	0.07±0.00 ^c	—	—	0.06±0.02 ^d	21.45±9.80 ^b	1.26±0.16 ^d

而NY株系由根向茎或叶的离子选择性运输系数呈现先增加后下降的趋势。盐胁迫整体上降低了PT株系由茎向叶的离子选择性运输系数, 仅在NaCl浓度为2 g·L⁻¹时, 由茎部向叶的S_{K,Na}和S_{Ca,Na}有小幅提升; 盐胁迫整体上提高了NY株系由茎向叶的离子选择性运输能力, 仅在NaCl浓度为10 g·L⁻¹时, S_{K,Na}和S_{Ca,Na}有所下降, 但未形成显著差异。各浓度盐处理下, NY株系由根向茎或叶的S_{K,Na}、S_{Ca,Na}和S_{Mg,Na}均大于PT株系, 说明盐胁迫下, NY株系较PT株系具有更强向地上部运输K⁺、Ca²⁺和Mg²⁺的能力。

3 讨论

盐胁迫会影响植物的生长, 盐害指数和死亡率是根据植株的生长表现性状来反映植株受盐害程度的指标, 盐害指数和死亡率越高, 说明植株受到的盐害越重。本研究结果显示(表1), NaCl浓度低于4 g·L⁻¹时, NY株系的盐害指数为0, 未产生盐害症状, 但PT株系已出现盐害症状; NaCl浓度高于

4 g·L⁻¹时, NY株系各处理的盐害指数均低于PT株系; 高浓度(8 g·L⁻¹)盐胁迫下, NY株系各处理的死亡率也显著低于PT株系, 再次验证了NY株系的耐盐能力强于PT株系。

盐胁迫下, Na⁺会大量进入并积累于植株体内, 破坏离子与水分吸收的动态平衡, 引起渗透胁迫和离子毒害, 最终使植物遭受盐害(吴运荣等2014)。非盐生植物主要通过限制根系对Na⁺的吸收、促进Na⁺的外排、对吸收的Na⁺进行区隔化、维持叶片中较低的Na⁺含量来提高其耐盐能力(Chinnusamy等2005; Deinlein等2014)。盐胁迫下不同植物的离子区隔化方式不同, 欧洲鹅耳枥(*Carpinus betulus*)和灌木柳(*Salix*)以茎为Na⁺的主要聚集部位(周琦和祝遵凌2015; 周鹏和张敏2017), 而鹅耳枥(*C. turczaninowii*)和葡萄(*Vitis vinifera*) A17株系则以根为Na⁺的主要聚集部位(付晴晴等2018; 周琦和祝遵凌2015)。本研究结果显示, 盐胁迫下, Na⁺大量进入了两个八棱海棠株系体内, 其中NY株系

较PT株系积累的 Na^+ 少(图2), 另外NY株系将吸收的 Na^+ 主要截留在根系内, 避免其过多向地上部运输和积累(图1), 进而避免盐胁迫对叶片造成伤害, 这可能是其具有较强耐盐性的原因。PT株系在 NaCl 浓度低于 $6 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 主要将 Na^+ 集中在根部, 高于此浓度时, 则主要将 Na^+ 集中在叶部, 推测 $6 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 NaCl 浓度是其根系的忍耐极限, 超过这一浓度根系不能继续对 Na^+ 进行截留, 使 Na^+ 向叶部中积累, 并对植株造成较重盐害(表1)。

K^+ 具备调控离子平衡、调节渗透和细胞膨压等生理功能(乌凤章等2017)。 Na^+ 和 K^+ 具有相似的水合能和离子半径, 因此, Na^+ 对 K^+ 的吸收有强烈的竞争作用。与盐敏感植物品种相比, 耐盐性强的品种一般会具有较强的选择性吸收并向上运输 K^+ 的能力(Perez-Alfocea等2000)。本研究显示(图3), 随着盐浓度的增加, 八棱海棠两个株系根部、PT株系叶片中 K^+ 含量逐渐降低, 可能是由 Na^+ 对 K^+ 的竞争吸收作用导致的; 随着盐浓度的增加, 虽然NY株系根中 K^+ 含量降低, 但其叶中 K^+ 含量较对照显著升高, 这可能与盐胁迫下根、茎对 K^+ 的补偿作用以及叶增强对 K^+ 的选择性吸收能力有关。盐胁迫下NY株系叶中积累较多的 K^+ 有利于维持叶片正常的生理功能, 减轻盐害, 这一结果与陈少良等(2002)在杨树(*Populus*)、周琦和祝遵凌(2015)在鹅耳枥树种上的结果一致。

盐逆境条件下, 大量盐离子进入植株体内, 会导致各器官中 K^+/Na^+ 、 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 和 $\text{Mg}^{2+}/\text{Na}^+$ 值发生变化, 改变组织的离子平衡, 进而影响细胞的正常生理代谢(Munns和Termaat 1986)。一些研究者把 K^+/Na^+ 作为判定植物耐盐能力的有效指标, 并认为盐胁迫下 K^+/Na^+ 值高的植物耐盐能力强(Poustini和Siosemardeh 2004)。本研究发现(表2), 盐胁迫降低了八棱海棠两个株系各器官中的 K^+/Na^+ 值, 但NY株系茎、叶中的 K^+/Na^+ 值均高于PT株系, 说明NY株系茎、叶对 K^+ 的吸收能力强于PT株系, 该研究结果与周琦和祝遵凌(2015)对鹅耳枥的研究、韩志平等(2013)对小型西瓜(*Citrullus lanatus*)的研究结果一致。 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 在植物各项新陈代谢中起重要作用, 是植物正常生长所必需的营养元素,

可以作为许多植物的耐盐指标(乌凤章等2017), 有研究报道 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 与番茄(*Solanum lycopersicum*)耐盐性的相关程度甚至超过 K^+/Na^+ (Dasgan等2002)。本研究结果显示(图4和5), 盐胁迫对八棱海棠两个株系根、茎中 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 含量影响较小, 抑制NY株系叶中 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 积累, 使PT株系叶中 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 含量得到一定积累。盐胁迫虽然使八棱海棠PT株系叶中 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 含量得到积累, 但各浓度盐处理下NY株系叶中的 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 和 $\text{Mg}^{2+}/\text{Na}^+$ 值仍高于PT株系(表2), 说明 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 和 $\text{Mg}^{2+}/\text{Na}^+$ 值的高低主要是由叶片净吸收的 Na^+ 含量决定。盐胁迫下, NY株系叶中 K^+/Na^+ 、 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 、 $\text{Mg}^{2+}/\text{Na}^+$ 值高于PT株系, 说明盐胁迫下NY株系叶片较PT株系叶片具有更强保持离子平衡的能力, 可能是NY株系耐盐性强于PT株系的原因之一。

离子选择性运输系数 $S_{\text{K,Na}}$ 、 $S_{\text{Ca,Na}}$ 和 $S_{\text{Mg,Na}}$ 可以反映植物对 K^+ 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 向上运输的选择能力。盐胁迫下, 营养离子选择性运输系数越大, 说明植株将 Na^+ 截留在根中, 增加营养离子向库器官运输的能力越强, 植株的耐盐性也就越强(乌凤章等2017)。本研究表明(表3), 随着 NaCl 浓度的增加, 八棱海棠NY株系从根到茎、从茎到叶和从根到叶的离子选择性运输系数均表现为先增加后下降的趋势, 与中山杉幼苗从根到茎和从根到叶的 $S_{\text{K,Na}}$ 和 $S_{\text{Ca,Na}}$ 变化趋势一致(於朝广等2016)。说明一定范围内的盐胁迫尽管抑制了NY株系对矿质营养离子的吸收, 但其通过提高从根到地上部的营养离子选择性运输, 来维持叶片中相对稳定的离子平衡, 缓解离子毒害。随着 NaCl 浓度的增加, PT株系从根到茎、从茎到叶和从根到叶的离子选择性运输系数整体呈现下降的趋势, 说明盐胁迫抑制了PT株系的营养离子向地上部运输, 最终对植株造成了离子毒害和营养亏缺。

综上所述, 盐胁迫下, 八棱海棠NY植株的组培后代较PT植株的组培后代具有较强的耐盐性; 推测NY株系具有较强耐盐性的离子原因为: 盐胁迫下, NY株系体内积累了相对较少的 Na^+ , 在一定浓度盐胁迫下, NY株系将吸收的 Na^+ 较多截留在根系中, 增加矿质营养离子向地上部运输, 使NY株系地

上部尤其是叶中具有较高的 K^+/Na^+ 、 Ca^{2+}/Na^+ 和 Mg^{2+}/Na^+ , 从而维持叶片中离子的相对平衡。

参考文献(References)

- Chen SL, Li JK, Yin WL, et al (2002). Tissue and cellular K^+ , Ca^{2+} and Mg^{2+} of poplar under saline salt stress conditions. J Beijing For Univ, 24 (5-6): 84-88 (in Chinese with English abstract) [陈少良, 李金克, 尹伟伦等(2002). 盐胁迫条件下杨树组织及细胞中钾、钙、镁的变化. 北京林业大学学报, 24 (5-6): 84-88]
- Chinnusamy V, Jagendorf A, Zhu JK (2005). Understanding and improving salt tolerance in plants. Crop Sci, 45 (2): 437-448
- Dasgan HY, Aktas H, Abak K, et al (2002). Determination of screening techniques to salinity tolerance in tomatoes and investigation of genotype responses. Plant Sci, 163 (4): 695-703
- Deinlein U, Stephan AB, Horie T, et al (2014). Plant salt-tolerance mechanisms. Trends Plant Sci, 19 (6): 371-379
- Djanaguiraman M, Sheeba JA, Shanker AK, et al (2006). Rice can acclimate to lethal level of salinity by pretreatment with sublethal level of salinity through osmotic adjustment. Plant Soil, 284 (1): 363-373
- Fu QQ, Tan YZ, Zhai H, et al (2018). Ion transport and distribution in three grape strains under salt stress. J Fruit Sci, 35 (1): 56-65 (in Chinese with English abstract) [付晴晴, 谭雅中, 翟衡等(2018). 3个葡萄株系在盐胁迫下的离子运输与分配. 果树学报, 35 (1): 56-65]
- Guo YC, Wang WC, Li KY, et al (2011). Effects of NaCl stress on the growth and some physiological indexes of *Malus robusta* Rehd. Chin Agric Sci Bull, 27 (28): 130-134 (in Chinese with English abstract) [郭艳超, 王文成, 李克晔等(2011). NaCl胁迫对八棱海棠幼苗生长及其生理指标的影响. 中国农学通报, 27 (28): 130-134]
- Han ZP, Guo SR, Zheng RN, et al (2013). Effect of salinity on distribution of ions in mini-watermelon seedlings. J Plant Nutr Fert, 19 (4): 908-917 (in Chinese with English abstract) [韩志平, 郭世荣, 郑瑞娜等(2013). 盐胁迫对小型西瓜幼苗体内离子分布的影响. 植物营养与肥料学报, 19 (4): 908-917]
- Hu AS, Xiao DD, Zhang XD, et al (2020a). Effects of salt stress on growth and photosynthetic physiology of two strains of *Malus robusta* Rehd. Non-wood For Res, 38 (3): 208-215 (in Chinese with English abstract) [胡爱双, 肖丹丹, 张小栋等(2020a). 盐胁迫对2个八棱海棠株系生长与光合荧光特性的影响. 经济林研究, 38 (3): 208-215]
- Hu AS, Wu YQ, Cheng HH, et al (2020b). Study on the tissue culture method of *Malus robusta* Rehd. and salt tolerance of its progeny. China Fruits, (6): 12-15 (in Chinese with English abstract) [胡爱双, 吴雅琴, 程和禾等(2020b). 八棱海棠耐盐株组培方法及其后代的耐盐性研究. 中国果树, (6): 12-15]
- Hu AS, Zhang XD, Wang WC, et al (2021). Effects of salt stress on physiological characteristics of two strains of *Malus micromalus* Mak. with different salt tolerance. J Fruit Sci, 38 (3): 335-343 (in Chinese with English abstract) [胡爱双, 张小栋, 王文成等(2021). 盐胁迫对不同耐盐性八棱海棠株系生理特性的影响. 果树学报, 38 (3): 335-343]
- Li HY, Yang XY, Tang XQ, et al (2019). Effects of NaCl stress on main osmoregulation substance and hormones contents of *Nitraria sibirica* Pall. leaves. J Northeast For Univ, 47 (5): 30-35 (in Chinese with English abstract) [李焕勇, 杨秀艳, 唐晓倩等(2019). NaCl处理对小果白刺叶片主要渗透调节物质和激素水平的影响. 东北林业大学学报, 47 (5): 30-35]
- Munns R, Termaat A (1986). Whole-plant responses to salinity. Aust J Plant Physiol, 13: 143-160
- Pan L, Zou X, Zhang WX, et al (2020). Effects of salt stress on growth and physiological characteristics of two *Malus* species. J Northeast For Univ, 48 (6): 27-33 (in Chinese with English abstract) [潘璐, 邹旭, 张往祥等(2020). 盐胁迫对两种海棠生长和生理特性的影响. 东北林业大学学报, 48 (6): 27-33]
- Perez-Alfocea F, Balibrea ME, Alarcón JJ, et al (2000). Composition of xylem and phloem exudates in relation to the salt-tolerance of domestic and wild tomato species. J Plant Physiol, 156 (3): 367-374
- Poustini K, Siosemardeh A (2004). Ion distribution in wheat cultivars in response to salinity stress. Field Crops Res, 85 (3): 125-133
- Shen XF, Han Q, Gao JJ, et al (2016). Cloning and phenol degradation of polyphenol oxidase gene *MdPPO2B* from *Malus robusta* Rehd. J Nucl Agric Sci, 30 (6): 61-67 (in Chinese with English abstract) [沈雪芳, 韩晴, 高建杰等(2016). 八棱海棠*MdPPO2B*基因的克隆及降解苯酚研究. 核农学报, 30 (6): 61-67]
- Tavakkoli E, Fatehi F, Coventry S, et al (2011). Additive effects of Na^+ and Cl^- ions on barley growth under salinity stress. J Exp Bot, 62 (6): 2189-2203
- Wu FZ, Zhu XW, Hu RF, et al (2017). Effects of NaCl stress on growth ion uptake, transportation and distribution of two blueberry (*Vaccinium corymbosum*) cultivars seedlings. Sci Silv Sin, 53 (10): 40-49 (in Chinese with English abstract) [乌凤章, 朱心慰, 胡锐锋等(2017). NaCl胁迫对2个蓝莓品种幼苗生长及离子吸收、运输和分配的影响. 林业科学, 53 (10): 40-49]
- Wu YR, Lin HW, Mo XR (2014). Research progress in the

- mechanism of plant salt tolerance and genetic engineering of salt resistant crops. *Plant Physiol J*, 50 (11): 1621–1629 (in Chinese with English abstract) [吴运荣, 林宏伟, 莫肖蓉(2014). 植物抗盐分子机制及作物遗传改良耐盐性的研究进展. *植物生理学报*, 50 (11): 1621–1629]
- Wu YX, Ma L, He TM (2018). Comparison of salt tolerance of apple rootstock *Malus robusta* Rehd and *Malus sieversii* Roem. *Northern Fruits*, (2): 4–7 (in Chinese with English abstract) [吴玉霞, 马兰, 何天明(2018). 苹果砧木八棱海棠和新疆野苹果耐盐性的比较. *北方果树*, (2): 4–7]
- Yang XY, Zhang HX, Zhang L, et al (2013). Effects of NaCl stress on growth and absorption, transportation and distribution of ions in *Nitraria tangutorum*. *Sci Silv Sin*, 49 (9): 165–171 (in Chinese with English abstract) [杨秀艳, 张华新, 张丽等(2013). NaCl胁迫对唐古特白刺幼苗生长及离子吸收、运输与分配的影响. *林业科学*, 49 (9): 165–171]
- Yu CG, Li Y, Xie YF, et al (2016). Effects of NaCl stress on growth and absorption, transportation and distribution of ions in zhongshanshan seedlings. *Plant Physiol J*, 52 (9): 1370–1388 (in Chinese with English abstract) [於朝广, 李颖, 谢寅峰等(2016). NaCl胁迫对中山杉幼苗生长及离子吸收、运输和分配的影响. *植物生理学报*, 52 (9): 1370–1388]
- Zhou P, Zhang M (2017). Effects of salt stress on ionic distribution of shrub willow. *J Central South Univ For Tech*, 37 (1): 7–11 (in Chinese with English abstract) [周鹏, 张敏(2017). 盐胁迫对灌木柳体内离子分布的影响. *中南林业科技大学学报*, 37 (1): 7–11]
- Zhou Q, Zhu ZL (2015). Effects of NaCl stress on seedling growth and mineral ions uptake, distribution and transportation of two varieties of *Carpinus* L. *J Beijing For Univ*, 37 (12): 7–16 (in Chinese with English abstract) [周琦, 祝遵凌(2015). NaCl胁迫对2种鹅耳枥幼苗生长及离子吸收、分配与运输的影响. *北京林业大学学报*, 37 (12): 7–16]
- Zhu JK (2016). Abiotic stress signaling and responses in plants. *Cell*, 167 (2): 313–324
- Zong PP, Qu YH, Chai P, et al (2013). Evaluation on the resistance of *Malus robusta* Rehd to alkalinity and salinity. *J China Agric Univ*, 18 (3): 96–100 (in Chinese with English abstract) [宗鹏鹏, 曲艳华, 柴朋等(2013). 八棱海棠耐盐碱性评价. *中国农业大学学报*, 18 (3): 96–100]