

多胺对盐胁迫下黄瓜 (*Cucumis sativus* L.) 幼苗体内 K⁺、Na⁺ 和 Cl⁻ 含量及器官间分布的影响

王素平, 贾永霞, 郭世荣*, 周国贤

(南京农业大学园艺学院, 南京 210095)

摘要 采用营养液水培, 选用耐盐性不同的两个黄瓜品种, 研究了外源多胺 (Put、Spd、Spm) 对 NaCl 胁迫下黄瓜幼苗植株不同器官中 K⁺、Na⁺ 和 Cl⁻ 含量的影响。结果表明, NaCl 胁迫后黄瓜植株体内 K⁺ 含量下降、Na⁺ 和 Cl⁻ 含量升高、K/Na 比值降低, 耐盐性较弱的“津春 2 号”体内离子含量变化幅度明显大于耐盐性较强的“长春密刺”, 叶面喷施多胺抑制了 K⁺ 含量的降低, 减少了 Na⁺ 和 Cl⁻ 的积累, 提高了 K/Na 比值及 K⁺、Na⁺ 吸收和运输的选择性, 可缓解盐胁迫的伤害, 增加生物积累量, 且 Spd (亚精胺) 的作用尤为明显。总之, 外源多胺可通过调控盐胁迫下植株体内的离子平衡, 提高黄瓜幼苗的耐盐性。

关键词 多胺; 盐胁迫; 黄瓜; 离子; 分布

文章编号: 1000-0933 (2007) 03-1122-08 中图分类号: Q945.78; S642.2 文献标识码: A

Effects of polyamines on K⁺, Na⁺ and Cl⁻ contents and distribution in different organs of cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings under NaCl stress

WANG Su-Ping, JIA Yong-Xia, GUO Shi-Rong*, ZHOU Guo-Xian

College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (3) 1122 ~ 1129.

Abstract: The results showed that K⁺ content decreased while Na⁺ and Cl⁻ contents increased in salt-treated cucumber seedlings, so the ratios of K/Na and Cl/Na all decreased. The difference in K⁺, Na⁺ and Cl⁻ contents and the K/Na and Cl/Na ratios was greater for the salt susceptible cv. 'Jinchun No. 2' than for the salt tolerant cv. 'Changchun Mici'. Sodium ion content increased significantly in all of organs. Furthermore, Na⁺ accumulated primarily in lower leaves, root-stem transition zone and stem. The chloride ion accumulated mainly in the stem and root-stem transition zone. So cucumber seedlings may compartmentalize the deleterious ions at the organ level, which was one of their major salt-tolerance mechanisms. The accumulation of Na⁺ in the leaves and roots relative to the control was greater than that for Cl⁻ indicating that Na⁺ might be the major toxic ion.

Cucumber seedlings treated with exogenous polyamines combined with salinity showed higher levels of K⁺ accumulation and lower levels of Na⁺ and Cl⁻ accumulation compared with the seedlings treated with salt stress only. Among the three kinds of polyamines, Spd and Spm were more effective in inhibiting the accumulation of Na⁺ and reduction of K⁺, however, Put was more effective in reducing Cl⁻ accumulation. Furthermore, all of the three kinds of exogenous polyamines

基金项目: 国家高等学校博士点科研基金资助项目 (20050307031); 江苏省农业三项工程资助项目 (SX (2005) 088)

收稿日期: 2006-01-25; 修订日期: 2006-07-29

作者简介: 王素平 (1973 ~) 女, 河南周口人, 博士生, 主要从事设施蔬菜生理生态研究. E-mail: spw1973@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: srguo@njau.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by Ph. D. Program Foundation of Ministry of Education of China (No. 20050307031) and three Agricultural Projects of Jiangsu Province (No. SX (2005) 088)

Received date 2006-01-25; **Accepted date** 2006-07-29

Biography: WANG Su-Ping, Ph. D. candidate, mainly engaged in physiology and ecology of protected vegetables. E-mail: spw1973@163.com

could increase the ratio of K/Na , improve the absorbing selectivity of K^+ to Na^+ . Exogenous polyamines improved the transporting selectivity of K^+ to Na^+ from stem to leaves for both cultivars. In addition, exogenous polyamines enhanced the transporting selectivity of K^+ to Na^+ from root to stem of 'Changchun Mici'. Exogenous polyamines had no significant effect on the transporting selectivity of Cl^- to Na^+ from stem to leaves, however, they improved the transporting selectivity of Cl^- to Na^+ from root to stem.

In conclusion, exogenous polyamines could alleviate salt damage to some extent, and enhance the accumulation of biomass. Among the three kinds of polyamines, Spd was the more effective. Exogenous polyamines could improve tolerance of cucumber seedlings to salt stress by regulating the uptake and distribution of ions in different organs.

Key Words: polyamines; salt stress; cucumber; ion; distribution

土壤盐渍化对农业生产的威胁是一个全球性的问题。全世界盐渍土约 10 亿 hm^2 , 占土地总面积的 7%; 在 15 亿 hm^2 的耕地中, 约 5% 受盐害的影响^[1]。我国有 2700 万 hm^2 盐碱土, 其中 700 万 hm^2 是农田^[2]。国内外设施蔬菜栽培中也普遍存在土壤盐渍化问题^[3], 严重影响栽培设施的充分利用, 制约蔬菜设施栽培的可持续高效发展。盐胁迫对植物生长的影响包括渗透胁迫、离子毒害和矿质营养缺乏^[4]。 $NaCl$ 胁迫引起植物体内 Na^+ 和 Cl^- 含量升高, Ca^{2+} 、 K^+ 、 Mg^{2+} 和 NO_3^- 含量下降^[5], 叶片中 Na^+ 和 Cl^- 的过量积累会抑制植株生长和发育^[6]。由于 Na^+ 和 K^+ 具有相似的物理化学结构, 相互竞争吸收位点及活性位点, 导致 K^+ 的吸收减少, 依赖 K^+ 的酶活性及代谢过程受抑制^[7]。

多胺 (polyamines, PA) 是生物体氮代谢过程中产生的一类具有生物活性的低分子量脂肪族含氮碱, 主要包括腐胺 (putrescine, Put)、亚精胺 (spermidine, Spd) 和精胺 (spermine, Spm)。多胺参与植物生长发育的多种生理生化过程, 参与膜稳定性、自由基的清除^[8]、渗透调节^[9]、矿质营养^[10]、衰老^[11]的调控, 在植物对环境胁迫的适应中起保护作用^[12]。外源多胺处理可以提高植物对盐胁迫的抵抗能力, Put 浸种提高了大豆在盐胁迫下的发芽率^[13], 降低了颠茄幼苗各器官中 Na^+ 和 Cl^- 的含量^[14], 叶面施用 Put 促进了水稻在盐胁迫下的生长^[15]。目前的研究多侧重于一种多胺在植物耐盐性中的作用, 对于不同种类多胺与植物耐盐性关系的比较研究报道尚少, 但在植物对胁迫的反应中, 不同种类多胺的作用也不相同^[16], 且外源多胺与园艺作物耐盐性关系的研究鲜见报道。鉴于此, 本试验采用营养液水培, 以耐盐性不同的两个黄瓜品种为材料, 研究 3 种多胺对盐胁迫下黄瓜幼苗植株 K^+ 、 Na^+ 和 Cl^- 吸收及在不同器官间分配、转运的影响, 结合黄瓜幼苗生长的变化, 探讨多胺在盐胁迫下的生理调节功能。

1 材料与方法

1.1 材料及处理方法

试验于 2005 年 3~6 月在南京农业大学玻璃温室内进行。选用黄瓜 (*Cucumis sativus* L.) 耐盐性较强的“长春密刺”和耐盐性较弱的“津春 2 号”品种为试材, 种子在 27℃ 下催芽 24 h, 播于装有石英砂的塑料盘中育苗, 昼温 22~28℃, 夜温 16~18℃, 自然光照。子叶展开后浇 1/2 剂量的山崎黄瓜配方营养液。第 2 片真叶展开后, 选生长整齐一致的幼苗定植于装有 1 个剂量山崎黄瓜配方营养液的水培槽中, 营养液 pH 值调至 6.3 ± 0.1 。试验期间, 每 3 d 调 1 次 pH 值, 4 d 更换 1 次营养液。用空气压缩泵给栽培槽营养液间歇通入空气 (通气 $30 \text{ min} \cdot \text{h}^{-1}$), 维持溶解氧浓度为 $6 \sim 8 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 。预培养 3 d 后, 于 17:00 时进行处理。盐胁迫处理为在营养液中添加分析纯 $NaCl$, 使营养液中 $NaCl$ 的浓度达到 $50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 。

试验设 5 个处理:

- (1) 对照 (CK), 采用正常营养液培养;
- (2) $NaCl$, 采用含 $50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ $NaCl$ 的营养液培养;
- (3) Put, 采用 $50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ $NaCl$ 处理的同时, 用 $1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ Put 进行叶面喷施;

(4) Spd 采用 $50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理的同时,用 $1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ Spd 进行叶面喷施;

(5) Spm 采用 $50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理的同时,用 $1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ Spm 进行叶面喷施。

以上各处理均于每天 18:00 时对幼苗进行叶面喷施,处理 1 和 2 同时喷施等体积的蒸馏水,所有喷施液均含体积分数为 0.01% 的表面活性剂 Tween-20。

处理 8 d 时,分别取各处理幼苗 15 株进行植株生物积累量的测定,黄瓜幼苗经去离子水冲洗干净后,分为根 (root, R)、根茎过渡区 (root-stem transition zone, G)、茎 (stem, S) (含叶柄)、下位叶 (lower leaves, LL) (幼苗基部 1、2 片叶,为盐处理开始时大小基本固定的叶片)、上位叶 (upper leaves, UL) 5 部分,经常规杀青、烘干、磨碎,过 30 目筛后,放置干燥器中备测 K^+ 、 Na^+ 和 Cl^- 的含量。试验重复 3 次。试验结果采用 SAS 软件 Duncan 多重比较法进行统计分析 ($P < 0.05$)。

1.2 植株生物积累量的测定

取植株地上部和根系,用去离子水冲洗干净,于 105°C 杀青 15 min,在鼓风干燥箱中 70°C 烘 48 h 达恒重,测定干重。

1.3 K^+ 、 Na^+ 、 Cl^- 提取和含量测定

提取方法参照王宝山等^[7]第 2 种方法进行,略加改动。称取烘干样品 50 mg 于大试管中,加 20 ml 去离子水,摇匀,沸水浴 1.5 h,冷却后过滤于 50 ml 容量瓶中定容。 K^+ 和 Na^+ 含量使用惠普上海分析仪器厂生产的 3500G 型原子吸收分光光度计进行测定。 Cl^- 含量采用 AgNO_3 滴定法^[8]进行测定,以 (w/v) 为 4.2% K_2CrO_4 和 0.7% $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$ 为混合指示剂。

按下列公式计算离子吸收和运输的 K^+ 、 Na^+ 选择性比率 (selectivity ratio $S_{\text{K,Na}}$)^[9]:

$$\text{离子吸收 } S_{\text{K,Na}} = \frac{\text{根}([\text{K}^+] / [\text{Na}^+] \text{ 介质}([\text{K}^+] / [\text{Na}^+]))}{\text{源器官}([\text{K}^+] / [\text{Na}^+])}$$

$$\text{离子运输 } S_{\text{K,Na}} = \frac{\text{库器官}([\text{K}^+] / [\text{Na}^+])}{\text{源器官}([\text{K}^+] / [\text{Na}^+])}$$

按下列公式计算 Cl^- 、 Na^+ 运输的选择性比率 (selectivity ratio $S_{\text{Cl,Na}}$):

$$\text{离子运输 } S_{\text{Cl,Na}} = \frac{\text{库器官}([\text{Cl}^-] / [\text{Na}^+])}{\text{源器官}([\text{Cl}^-] / [\text{Na}^+])}$$

2 结果与分析

2.1 外源多胺对 NaCl 胁迫下植株生物积累量的影响

由图 1 可以看出,NaCl 处理下,两品种黄瓜幼苗干重均显著低于对照,“长春密刺”、“津春 2 号”分别比 CK 降低 22.12% 和 35.24%,施用外源 Put、Spd、Spm 后,幼苗干重明显增加,“长春密刺”比单纯 NaCl 处理分别提高 12.83%、24.30%、14.90%,而“津春 2 号”分别提高 21.98%、32.52%、9.68%。3 种多胺对盐胁迫下“长春密刺”的作用表现为 $\text{Spd} > \text{Spm} > \text{Put}$,“津春 2 号”表现为 $\text{Spd} > \text{Put} > \text{Spm}$,均以 Spd 的作用为最明显。不同种类多胺对两品种的作用也有差异,Spm 对“长春密刺”作用显著,但对“津春 2 号”作用不明显。

2.2 外源多胺对 NaCl 胁迫下幼苗不同器官中 K^+ 、 Na^+ 、 Cl^- 含量及吸收、运输选择性的影响

2.2.1 对 K^+ 、 Na^+ 和 Cl^- 含量的影响

由图 2 可以看出,与 CK 相比,NaCl 处理的两品种幼苗 R、G、S、LL、UL 中 K^+ 含量均显著下降,“长春密刺”分别降低 47.12%、13.98%、23.60%、29.17%、10.94%，“津春 2 号”分别降低 54.32%、31.26%、15.91%、32.37%、18.40%。对于两品种的不同器官,“长春密刺”下降幅度表现为 $\text{R} > \text{LL} > \text{S} > \text{G} > \text{UL}$;“津

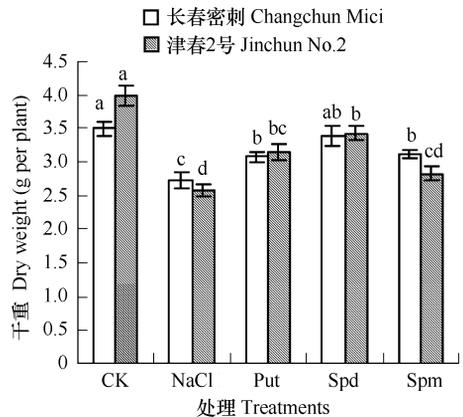


图 1 外源多胺对 NaCl 胁迫下黄瓜幼苗植株干重的影响

Fig. 1 Effects of exogenous polyamines on dry weight of cucumber seedlings under NaCl stress

不同字母间表示差异显著 ($P < 0.05$) Different small letters represent significance at $P < 0.05$

“春2号”表现为 R>LL>G>UL>S, R 与 LL 中 K⁺ 含量下降的幅度最大, UL 中下降的幅度较小。对于不同品种的同器官, “津春2号” K⁺ 含量降低的幅度明显大于 “长春密刺”。与单纯 NaCl 处理相比, 施用外源多胺明显提高了幼苗各器官中 K⁺ 含量, S、LL、UL 中 K⁺ 含量显著升高, 且 Spd 和 Spm 的作用大于 Put。3 种多胺对不同品种的作用也有差异, “长春密刺” S、LL 中 K⁺ 含量升高的幅度大于 “津春2号”, 而 R、G、UL 中升高的幅度小于 “津春2号”。

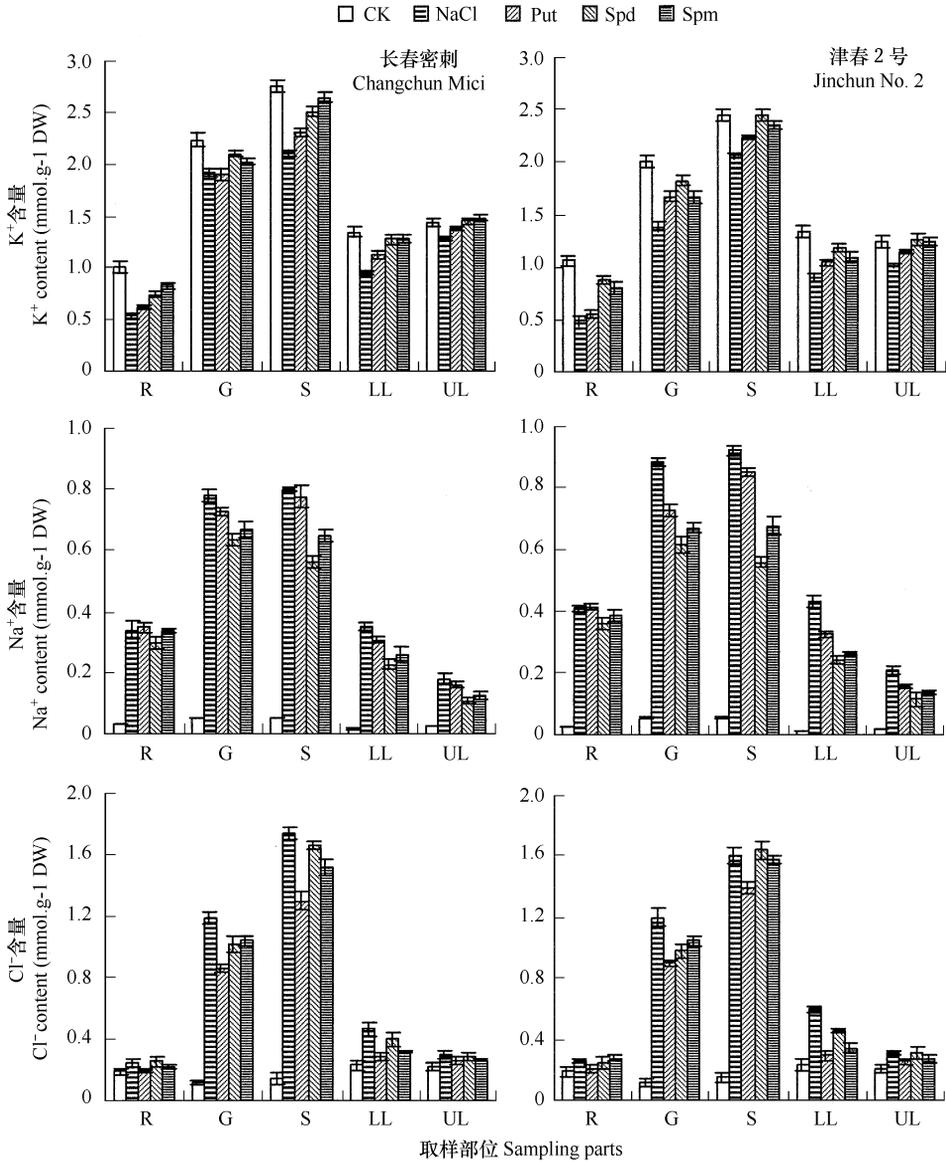


图2 外源多胺对 NaCl 胁迫下黄瓜幼苗不同器官中 K⁺、Na⁺ 和 Cl⁻ 含量的影响

Fig. 2 Effects of exogenous polyamines on K⁺, Na⁺ and Cl⁻ contents in different organs of cucumber seedlings under NaCl stress
R 根 root ; G 根茎过渡区 Root-stem transition zone ; S 茎 stem ; LL :下位叶 Lower leaves ; UL :上位叶 Upper leaves ;下同 the same below

与 CK 相比, NaCl 处理的两品种幼苗 R、G、S、LL、UL 中 Na⁺ 含量均显著升高, “长春密刺”比 CK 分别增加 9.83、14.02、13.81、21.37、6.05 倍, 而 “津春2号”分别增加 13.33、15.31、15.20、29.27、8.64 倍。对于两品种的不同器官, Na⁺ 含量增加的幅度表现为 LL>S、G>R>UL, 吸收器官 R 与光合器官 UL 中 Na⁺ 含量增加幅度较小, Na⁺ 主要积累在 LL 和 G、S 中。对于不同品种的同器官, “津春2号” Na⁺ 含量升高的幅度明显大于 “长春密刺”。与单纯 NaCl 处理相比, 除 Put 处理的 “长春密刺” Na⁺ 含量降低不显著之外, 喷施 3 种多胺均显著降低了幼苗 G、S、LL、UL 中 Na⁺ 含量, 对于同一品种的不同器官, 外源多胺处理下 Na⁺ 含量降低的幅度表现为 LL、UL>G>S>R, 叶片中下降的幅度最大, R 中变化最小, 不同种类多胺的作用表现为 Spd>Spm>Put。

与 CK 相比,除 NaCl 处理的 R 中 Cl^- 含量升高不显著之外,NaCl 处理的两品种幼苗 G、S、LL、UL 中 Cl^- 含量均显著升高,“长春密刺”分别为 CK 的 1.28、10.16、11.82、2.03、1.36 倍,“津春 2 号”分别为 CK 的 1.36、9.75、10.53、2.53、1.48 倍。对于两品种的不同器官, Cl^- 含量升高的幅度表现为 $S > G > LL > UL > R$, Cl^- 主要积累在茎与 LL 中,R 与 UL 中增加的幅度较小。与单纯 NaCl 处理相比,施用外源多胺降低了 LL、G、S 中 Cl^- 含量,LL 中下降的幅度最大;不同种类多胺的作用表现为 $Put > Spm > Spd$ 。

2.2.2 对 K/Na 比值的影响

表 1 表明,与 CK 相比,NaCl 处理的两品种幼苗 R、G、S、LL、UL 中 K/Na 比值大幅度下降,“长春密刺”分别为 CK 的 4.89%、5.73%、5.16%、3.17%、12.64%,“津春 2 号”分别为 CK 的 4.22%、7.72%、5.19%、2.24%、8.47%。对于同一品种的不同器官,K/Na 比值表现为 $UL > LL > S > G > R$,从根向叶片依次递增,UL 中 K/Na 比值最高。对于不同品种的相同器官,“津春 2 号”的降低幅度大于“长春密刺”。

表 1 外源多胺对 NaCl 胁迫下黄瓜幼苗植株不同器官中 K/Na 比值的影响

Table 1 Effects of exogenous polyamines on the ratio of K/Na in different organs of cucumber seedlings under NaCl stress

处理 Treatments	长春密刺 Changchun Mici					津春 2 号 Jinchun No. 2				
	R	G	S	LL	UL	R	G	S	LL	UL
CK	32.18	42.82	50.91	85.31	55.85	37.31	37.19	43.03	93.67	57.92
NaCl	1.57	2.45	2.63	2.70	7.06	1.19	1.57	2.23	2.09	4.90
Put	1.77	2.59	2.97	3.65	8.57	1.33	2.30	2.62	3.22	7.33
Spd	2.49	3.30	4.42	5.56	13.29	2.46	2.96	4.40	4.88	11.07
Spm	2.45	3.02	4.07	4.91	11.55	2.08	2.48	3.47	4.18	9.07

与单纯 NaCl 处理相比,施用外源多胺提高了两品种各器官中的 K/Na 比值。对于同一品种的不同器官,K/Na 比值增加的幅度表现为 $LL > UL > S、R、G$,以 LL 和 UL 为最明显。对于不同品种的相同器官,“津春 2 号”增加的幅度明显大于“长春密刺”。不同种类多胺的作用表现为 $Spd > Spm > Put$ 。

2.2.3 对 K^+ 、 Na^+ 吸收和运输选择性的影响

表 2 表明,与 CK 相比,NaCl 处理的幼苗根系吸收选择性 $S_{K,Na}$ 升高,“长春密刺”、“津春 2 号”分别为 CK 的 4.17 和 2.72 倍,“长春密刺”的升高幅度较大。与单纯 NaCl 处理相比,施用外源 Put、Spd、Spm 明显提高了两品种的 $S_{K,Na}$,“长春密刺”分别提高了 12.71%、58.45%、55.84%,“津春 2 号”分别提高了 12.15%、106.51%、74.85%。对于不同种类的多胺,Spd 和 Spm 的作用大于 Put。

表 2 外源多胺对 NaCl 胁迫下黄瓜幼苗植株 K^+ 、 Na^+ 吸收和运输选择性 $S_{K,Na}$ 的影响

Table 2 Effects of exogenous polyamines on the absorbing and transporting selectivity of K^+ to Na^+ in cucumber seedlings under NaCl stress

品种 Cultivars	处理 Treatments	根系吸收 选择性 $S_{K,Na}$ Absorbing selectivity of root	根-地上部运输选择性 $S_{K,Na}$ Transporting selectivity from root to shoot						根-地上部 From root to shoot
			根-茎 From root to stem			茎-叶 From stem to leaves			
			根-过渡区 From root to G	过渡区-茎 From G to stem	根-茎 From root to stem	茎-下位叶 From stem to LL	茎-上位叶 From stem to UL	茎-叶 From stem to leaves	
长春密刺 Changchun Mici	CK	3.14	1.33	1.19	1.55	1.71	1.12	1.28	1.74
	NaCl	13.09	1.56	1.07	1.65	1.04	2.72	1.65	2.03
	Put	14.76	1.46	1.14	1.63	1.27	2.97	1.77	2.06
	Spd	20.75	1.33	1.34	1.70	1.32	3.15	1.88	2.16
	Spm	20.41	1.23	1.35	1.56	1.29	3.03	1.85	1.99
津春 2 号 Jinchun No. 2	CK	3.64	1.00	1.16	1.13	2.21	1.37	1.63	1.38
	NaCl	9.92	1.32	1.42	1.77	0.99	2.33	1.54	2.11
	Put	11.12	1.73	1.14	1.93	1.25	2.85	1.88	2.44
	Spd	20.48	1.20	1.49	1.69	1.18	2.67	1.72	2.08
	Spm	17.34	1.19	1.40	1.57	1.28	2.78	1.93	1.98

与 CK 相比, $NaCl$ 处理的两品种幼苗根向地上部的运输选择性 $S_{K,Na}$ 提高。造成两品种根向地上部 $S_{K,Na}$ 升高的原因不同,“长春密刺”以茎向叶片 $S_{K,Na}$ 的升高为主;“津春 2 号”则以根向茎的 $S_{K,Na}$ 升高为主。 $NaCl$ 处理的两品种茎向上位叶的 $S_{K,Na}$ 均高于 CK,“长春密刺”、“津春 2 号”分别比 CK 升高了 142.96% 和 70.25%,“长春密刺”升高的幅度更大。表明在 $NaCl$ 胁迫下植株通过提高向上位叶运输 K^+ 、 Na^+ 选择性而优先保证上位叶片对 K^+ 的需求,且茎向叶片 $S_{K,Na}$ 的提高与耐盐性呈正相关。

与单纯 $NaCl$ 处理相比,施用外源多胺对两个品种根向茎运输 $S_{K,Na}$ 的影响存在差异,“长春密刺”根向过渡区的 $S_{K,Na}$ 降低,过渡区向茎的 $S_{K,Na}$ 升高,增加了 Na^+ 在过渡区中的积累,不同种类多胺的作用表现为 Spd 、 $Spm > Put$ 。而施用外源多胺对“津春 2 号”则没有这种影响。与单纯 $NaCl$ 处理相比,施用外源多胺除提高“长春密刺”根向茎的 $S_{K,Na}$ 之外,也提高了两品种茎向叶片的 $S_{K,Na}$ 。总之,外源多胺影响了盐胁迫下黄瓜幼苗植株不同器官中 K^+ 、 Na^+ 的分配与运转。

2.2.4 对 Cl^-/Na^+ 比值和 Cl^- 、 Na^+ 吸收、运输选择性的影响

从表 3 可以看出,与 CK 相比, $NaCl$ 处理的黄瓜幼苗 R、G、S、LL、UL 中 Cl^-/Na^+ 比值明显下降,“长春密刺”比 CK 分别降低 88.14%、32.39%、20.16%、90.93%、80.65%,“津春 2 号”分别下降 90.50%、40.19%、34.97%、91.65%、84.64%。对于同一品种的不同器官,下降的幅度表现为 $LL、R > UL > G > S$,根与叶下降的幅度最大。与单纯 $NaCl$ 处理相比,施用不同种类多胺对幼苗 Cl^-/Na^+ 比值的影响不同, Put 降低了各器官的 Cl^-/Na^+ 比值, Spd 提高了 Cl^-/Na^+ 比值, Spm 增加了 S 与 UL 中的 Cl^-/Na^+ 比值。

表 3 外源多胺对 $NaCl$ 胁迫下黄瓜幼苗植株不同器官中 Cl^-/Na^+ 比值的影响

Table 3 Effects of exogenous polyamines on the ratio of Cl^-/Na^+ in different organs of cucumber seedlings under $NaCl$ stress

处理 Treatments	长春密刺 Changchun Mici					津春 2 号 Jinchun No. 2				
	R	G	S	LL	UL	R	G	S	LL	UL
CK	6.13	2.25	2.72	14.66	8.64	6.75	2.28	2.68	16.57	9.89
$NaCl$	0.73	1.52	2.17	1.33	1.67	0.64	1.36	1.74	1.38	1.52
Put	0.57	1.18	1.67	0.94	1.62	0.51	1.25	1.63	0.91	1.66
Spd	0.86	1.60	2.94	1.77	2.68	0.71	1.59	2.94	1.90	2.72
Spm	0.66	1.56	2.34	1.23	2.07	0.72	1.57	2.34	1.32	2.04

从表 4 可以看出,与 CK 相比, $NaCl$ 处理的两品种根系向地上部运输的 $S_{Cl,Na}$ 均升高。其中,根向茎的 $S_{Cl,Na}$ 升高,且以根向过渡区 $S_{Cl,Na}$ 的升高为主。而茎向叶片(包括茎向下位叶和茎向上位叶) $S_{Cl,Na}$ 的降低,表明在由茎向叶片运输盐离子的过程中, Cl^- 的运输量减少,叶片中积累相对多的 Na^+ ,这可能是黄瓜幼苗对 Na^+ 毒害较 Cl^- 毒害敏感的一个重要原因。

与单纯 $NaCl$ 处理相比,施用外源多胺对茎向叶片的 $S_{Cl,Na}$ 影响不明显,仅茎向上位叶的 $S_{Cl,Na}$ 略有升高。除 Put 对“长春密刺”根向茎的 $S_{Cl,Na}$ 影响较小外,3 种多胺提高了两品种根向茎(包括根向过渡区、过渡区向茎)的 $S_{Cl,Na}$,以 Spd 的作用为最大,导致根向地上部的 $S_{Cl,Na}$ 提高。

3 讨论

盐胁迫下,保持植物体及细胞内的离子平衡对正常的生长发育至关重要。 K^+ 是高等植物中含量较多的阳离子之一,具有调控离子平衡、调节细胞膜渗透性、保持细胞膨压、影响蛋白质合成和促进光合作用等生理功能,过量 Cl^- 干扰 RNA 和一些代谢物质的阴离子结合位点,破坏植物细胞功能^[25]。植物在盐胁迫下, Na^+ 积累的同时伴随着 K^+ 的缺乏,保持 Na^+ 、 Cl^- 的低吸收和 K^+ 的高吸收,维持较高的 K/Na 比值是大多数作物耐盐的基本机理^[20]。非盐生植物的耐盐性与阻止盐分离子吸收以及控制盐分离子向地上部运输的能力有关^[21],其基本策略是地上部拒 Na^+ ,将盐分离子阻隔积累在根系、茎的下部^[22]和成熟的叶片^[23]中,阻止盐分离子在上部叶片过量积累,保持正在生长的幼嫩组织具有较高的 K^+ 含量^[24]。本试验结果表明, $NaCl$ 胁迫下,黄瓜幼苗体内 Na^+ 和 Cl^- 含量升高, K^+ 含量下降,造成盐离子积累,导致幼苗体内离子代谢紊乱,然而,盐

胁迫下黄瓜幼苗体内 Na^+ 、 Cl^- 主要在下位叶与茎中积累,而吸收器官根系和光合器官上位叶中 Na^+ 、 Cl^- 的增加幅度相对较小,且上位叶中 K^+ 含量下降的幅度较小。盐胁迫下,黄瓜根系 K^+ 、 Na^+ 吸收以及向地上部运输、由茎向上位叶运输的选择性升高,茎向下位叶运输选择性的下降,最终导致植株体内 K/Na 比值从根向叶依次递增,上位叶的 K/Na 比值最高,保证了功能叶片对 K^+ 的需要,是黄瓜幼苗在器官水平上对盐分离子区域化分布的调控,是植株对盐胁迫的适应策略。对于 NaCl 胁迫下的大多数植物, Na^+ 是主要的毒害离子^[1]。本试验中, NaCl 胁迫下,黄瓜植株各器官尤其根与叶中 Cl/Na 比值下降,根向茎运输 Cl^- 、 Na^+ 选择性的升高,而由茎向叶片运输选择性的下降,表明与 Na^+ 相比, Cl^- 在茎中区域化分布的程度较高, NaCl 胁迫下幼苗叶片中 Na^+ 升高的幅度高于 Cl^- ,可能是盐分离子导致黄瓜幼苗伤害的一个重要原因。

表4 外源多胺对 NaCl 胁迫下黄瓜幼苗植株 Cl^- 、 Na^+ 运输选择性 $S_{\text{Cl}^-/\text{Na}^+}$ 的影响

Table 4 Effects of exogenous polyamines on the transporting selectivity of Cl^- to Na^+ in cucumber seedlings under NaCl stress

品种 Cultivars	处理 Treatments	根-地上部运输选择性 $S_{\text{Cl}^-/\text{Na}^+}$ Transporting selectivity from root to shoot						
		根-茎 From root to stem			茎-叶 From stem to leaves			
		根-过渡区 From root to G	过渡区-茎 From G to stem	根-茎 From root to stem	茎-下位叶 From stem to LL	茎-上位叶 From stem to UL	茎-叶 From stem to leaves	根-地上部 From root to shoot
长春密刺 Changchun Mici	CK	0.37	1.21	0.43	5.52	3.25	3.86	0.98
	NaCl	2.09	1.43	2.82	0.65	0.82	0.71	2.54
	Put	2.09	1.41	2.76	0.60	1.04	0.73	2.50
	Spd	1.87	1.83	3.14	0.66	0.99	0.76	2.91
	Spm	2.37	1.50	3.27	0.57	0.96	0.70	2.95
津春2号 Jinchun No. 2	CK	0.34	1.18	0.39	6.29	3.76	4.54	0.86
	NaCl	2.13	1.28	2.61	0.83	0.91	0.86	2.48
	Put	2.47	1.31	3.10	0.58	1.06	0.77	2.88
	Spd	2.26	1.85	3.83	0.70	1.01	0.81	3.59
	Spm	2.17	1.49	3.01	0.61	0.94	0.75	2.79

多胺在生理 pH 条件下具有多聚阳离子的特性,可与核酸的酸性位点和细胞膜磷脂相结合,阻止盐胁迫下大分子的降解、缓解膜伤害^[26],在植物对环境胁迫的适应中起重要作用。外源 Put 和 Spd 可提高大麦幼苗根系液泡膜 H^+ -ATPase、 H^+ -PPiase 和液泡 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白的活性^[27],外源 Spd 可提高水稻质膜 H^+ -ATPase 活性^[28],保持液泡膜和质膜在盐胁迫下的完整性,调控离子的吸收与在细胞内的区域化分布,提高作物的耐盐性。本试验结果表明,外源 Put、Spd 和 Spm 缓解了 NaCl 胁迫下植株体内 K^+ 含量的降低,减少了 NaCl 胁迫下茎与叶中 Na^+ 、 Cl^- 的含量,提高了各器官特别是叶片的 K/Na 比值,提高了盐胁迫下黄瓜幼苗根系对 K^+ 、 Na^+ 吸收及向地上部运输的选择性,提高了根向茎运输 Cl^- 、 Na^+ 的选择性。这与外源 Put 对水稻^[29]、Put 和 Spd 对小麦^[30]、Spd 对玉米^[31]在盐胁迫下调控离子平衡及盐分离子吸收和运输的研究结果相一致。Ndayiragije & Lutts^[32]认为,外源 Put 对盐胁迫下水稻盐分离子的调控作用不是由于阳离子的多胺和 Na^+ 竞争吸收位点的结果,而是通过影响内源 Put 的含量,进一步影响木质部装载位点的 K^+ 、 Na^+ 选择性,影响 Na^+ 的分配与转运。总之,施用外源多胺后,可引起植物内源多胺含量发生变化,通过稳定盐胁迫下植物细胞膜结构而间接对渗透调节和离子平衡起调控作用,增强植物对盐胁迫的适应性。

综上所述,盐胁迫下黄瓜幼苗体内 K^+ 含量下降, Na^+ 、 Cl^- 含量升高, K/Na 比值降低;而外源多胺处理增强了盐胁迫下黄瓜幼苗对 K^+ 、 Na^+ 吸收与运输的选择性,调控盐分离子和必需营养元素 K^+ 的吸收与运转,减轻了盐胁迫对黄瓜幼苗生长的抑制作用,且 Spd 的作用尤为明显。

References :

- [1] Mark T, Romola D. Na^+ tolerance and Na^+ transport in higher plants. *Annals of Botany*, 2003, 91 (5): 503-527.
- [2] Liu Z Q, Zhang S C. *Plant Physiology under Stress*. Beijing: Chinese Agricultural Press, 1994. 222.
- [3] Tong Y W, Chen D F. Study on the cause and control of secondary saline soils in greenhouse. *Acta Horticulturae Sinica*, 1991, 18 (2): 159.

—162.

- [4] Munns R. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell Environment*, 2002, 25 : 239—250.
- [5] Khan M A, Ungar I A, Showalter A M. Effects of sodium chloride treatments on growth and ion accumulation of the halophyte *Haloxylon recurvum*. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.*, 2000, 31 : 2763—2774.
- [6] Ashraf M, Harris P J C. Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants. *Plant Science*, 2004, 166 : 3—16.
- [7] Maathuis F J M, Amtmann A. K^+ nutrition and Na^+ toxicity : the basis of cellular K^+/Na^+ ratios. *Annals of Botany*, 1999, 84 : 123—133.
- [8] Velikova V B, Yordanov I T, Georgieva K M, et al. Effects of exogenous polyamines applied separately and in combination with stimulated acid rain on functional activity of photosynthetic apparatus. *J. Plant Physiol.*, 1998, 153 : 299—307.
- [9] Aziz A, Martin-Tanguy J, Larher F. Salt-stress-induced proline accumulation and changes in tyramine and polyamine levels are linked to ionic adjustment in tomato leaf discs. *Plant Science*, 1999, 45 : 83—91.
- [10] Tamai T, Inoue M, Sugimoto T, et al. Ethylene-induced putrescine accumulation modulates K^+ partitioning between roots and shoots in barley seedlings. *Physiol. Plant*, 1999, 106 : 296—301.
- [11] Lahiri K, Chattopadhyay S, Ghosh B. Correlation of endogenous free polyamine levels with root nodule senescence in different genotypes in *Vigna mungo* L. *J. Plant Physiol.*, 2004, 161 : 563—571.
- [12] Bouchereau A, Aziz A, Larher F, et al. Polyamines and environmental challenges : Recent development. *Plant Science*, 1999, 140 : 103—125.
- [13] Zeid I M. Response of bean (*Phaseolus vulgaris*) to exogenous putrescine treatment under salinity stress. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 2004, 7 (2) : 219—225.
- [14] Ali R M. Role of putrescine in salt tolerance of *Atropa belladonna* plant. *Plant Science*, 2000, 152 : 173—179.
- [15] Lutts S, Kinet J M, Bouharmont J. Ethylene production by leaves of rice (*Oryza sativa* L.) in relation to salinity tolerance and exogenous putrescine application. *Plant Science*, 1996, 116 : 15—25.
- [16] Kasukabe Y, He L, Nada K, et al. Overexpression of spermidine synthase enhances tolerance to multiple environmental stresses and up-regulates the expression of various stress-regulated genes in transgenic *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol.*, 2004, 45 : 712—722.
- [17] Wang B S, Zhao K F. Comparison of extractive methods of Na and K in wheat leaves. *Plant Physiology Communications*, 1995, 31 (1) : 50—52.
- [18] Lao J C. Manual of Chemical Analysis in Soil. Beijing : Agricultural Press, 1988. 656—657.
- [19] Zheng Q S, Wang R L, Liu Y L. Effects of Ca^{2+} on absorption and distribution of ions in salt-treated cotton seedlings. *Acta Phytophysiologica Sinica*, 2001, 27 (4) : 325—330.
- [20] Shannon M C, Grieve C M. Tolerance of vegetable crops to salinity. *Sci. Hort.*, 1999, 78 : 5—38.
- [21] Greenway H, Munns R. Mechanisms of salt tolerance in non-halophytes. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1980, 31 : 149—190.
- [22] Ashraf M, O'Leary J W. Distribution of cations in leaves of salt-tolerant and salt-sensitive lines of sunflower under saline conditions. *J. Plant Nutr.*, 1995, 18 : 2379—2388.
- [23] Loupassaki M H, Chartzoulakis K, Dgalaki N, 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. Plant Nutr.*, 2002, 25 (11) : 2457—2482.
- [24] Khatun S, Flowers T J. Effects of salinity on seed set in rice. *Plant Cell Environment*, 1995, 18 : 61—67.
- [25] Serrano R, Mulet J M, Rios G, et al. A glimpse of the mechanisms of ion homeostasis during salt stress. *Journal of Experimental Botany*, 1999, 50 : 1023—1036.
- [26] Basra A S, Singh B, Malik C P. Priming-induced changes in polyamine levels in relation to vigor of aged onion seeds. *Bot. Bull. Acad. Sinica*, 1994, 35 : 19—23.
- [27] Zhao F G, Qin P. Protective effect of exogenous polyamines on root tonoplast function against salt stress in barley seedlings. *Plant Growth Regulation*, 2004, 42 (2) : 97—103.
- [28] Roy P, Niyogi K, SenGupta D N, et al. Spermidine treatment to rice seedlings recovers salinity stress-induced damage of plasma membrane and PM-bound H^+ -ATPase in salt-tolerant and salt-sensitive rice cultivars. *Plant Science*, 2005, 168 : 583—591.
- [29] Krishnamurthy R. Amelioration of salinity effect in salt tolerant rice (*Oryza sativa* L.) by foliar application of putrescine. *Plant Cell Physiol.*, 1991, 32 : 699—703.
- [30] Iqbal M, Ashraf M. Changes in growth, photosynthetic capacity and ionic relations in spring wheat (*Triticum aestivum* L.) due to pre-sowing seed treatment with polyamines. *Plant Growth Regulation*, 2005, 46 : 19—30.
- [31] Jiang X Y, Song J, Fan H, et al. Regulations of exogenous calcium and spermidine on ion balance and polyamine levels in maize seedlings under NaCl stress. *Acta Phytophysiologica Sinica*, 2000, 26 (6) : 539—544.
- [32] Ndayiragije A, Lutts S. Do exogenous polyamines have an impact on the response of a salt-sensitive rice cultivar to NaCl? *Journal of Plant Physiology*, 2006, 163 (5) : 506—516.

参考文献 :

- [2] 刘祖祺, 张石城主编. 植物抗性生理学. 北京 : 中国农业出版社, 1994. 222.
- [3] 童有为, 陈淡飞. 温室土壤次生盐渍化的形成和治理途径研究. *园艺学报*, 1991, 18 (2) : 159—162.
- [17] 王宝山, 赵可夫. 小麦叶片中 Na、K 提取方法的比较. *植物生理学通讯*, 1995, 31 (1) : 50—52.
- [18] 劳家桢主编. 土壤农化分析手册. 北京 : 农业出版社, 1988. 656—657.
- [19] 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. *植物生理学报*, 2001, 27 (4) : 325—330.