

NaCl 胁迫对 2 个菊属野生种幼苗体内 K^+ 、 Na^+ 和 Cl^- 分布及生长的影响

管志勇, 陈发棣*, 陈素梅, 唐娟, 杨帆

(南京农业大学园艺学院, 南京农业大学 Perkin Elmer LLC. 合作示范实验室, 南京 210095)

摘要: 采用营养液水培, 研究了不同浓度 NaCl 处理下耐盐性不同的 2 个菊属物种幼苗的生长变化及体内 K^+ 、 Na^+ 、 Cl^- 在器官间的区域化分布和吸收、运输特性, 以揭示其耐盐差异机制。结果表明, NaCl 胁迫下, 2 个物种的新生叶面积比率减小, 受害叶面积比率增加, 叶电解质外渗率增加; 大岛野路菊受胁迫影响较轻。2 个物种体内 Na^+ 和 Cl^- 含量随 NaCl 浓度的升高而增大, 且地上部的 Na^+ 、 Cl^- 积累量大于根系, 成熟叶是 2 个物种 Na^+ 、 Cl^- 积累的主要器官。新生叶、茎的 K^+ 含量也随 NaCl 浓度的升高而增加。与耐盐性强的大岛野路菊相比, NaCl 胁迫下萨摩野菊各器官积累的 Na^+ 和 Cl^- 量均显著高于前者, 其生长对其体内含有的 Na^+ 和 Cl^- 比大岛野路菊更为敏感。除高盐胁迫下的根以外, 大岛野路菊各器官的 K^+/Na^+ 均显著高于萨摩野菊。大岛野路菊根向茎运输的 $S_{K,Na}$ 值远高于萨摩野菊, 茎向中位成熟叶运输的 $S_{K,Na}$ 值较低, 高盐胁迫时茎向上位新生叶运输的 $S_{K,Na}$ 值较高。说明 NaCl 胁迫下大岛野路菊对 Cl^- 、 Na^+ 的累积能力弱、维持 K^+ 、 Na^+ 平衡的能力强, 且根系对 Na^+ 的截留能力强, 茎向上位新生叶运输 Na^+ 的选择性较低, 是其耐盐性强的主要原因, 而茎向中位成熟叶运输 Na^+ 的选择性较高是其对盐胁迫的适应。多元回归分析结果还表明, Cl^- 对萨摩野菊的影响强于 Na^+ 。

关键词: 菊属; 盐胁迫; 离子分布; 生长特性

Effects of NaCl stress on organ compartmental allocation of K^+ , Na^+ and Cl^- and growth of two *Dendranthema* species seedlings

GUAN Zhiyong, CHEN Fadi*, CHEN Sumei, TANG Juan, YANG Fan

College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Cooperative Demonstration Laboratory of Elmer and Life Science Research, Nanjing 210095, China

Abstract: In order to disclose the salt tolerant mechanisms of *Dendranthema*, the absorption, transportation and organ-compartmentalized distribution of K^+ , Na^+ and Cl^- under different concentrations of NaCl stress were compared in seedlings of two *Dendranthema* species via hydroponics method. Under NaCl stress, both species showed decrease in ratio of newly developed leaf area while increase in ratio of injured leaf area per plant, and relative electricity conductivity in leaves increased too. *Dendranthema crassum* was lesser affected by NaCl stress than *D. ornatum* did. The Na^+ and Cl^- contents increased with the increase of NaCl concentration, and accumulations of Na^+ and Cl^- were more in organs above the ground than those in roots in both species. Similarly, K^+ content elevated with increase of NaCl concentration in newly developed leaves and stem. Mature leaves seemed to be the main storage organ for Na^+ and Cl^- . Compared with salt tolerant *D. crassum*, the salt sensitive *D. ornatum* showed more Na^+ and Cl^- accumulation in all organs, and its growth was more susceptible to the contents of accumulated Na^+ and Cl^- . The ratios of K^+/Na^+ in all organs except root of *D. crassum* under severe NaCl stress were higher than those in corresponding organs of *D. ornatum*. *D. crassum* had a higher transportation selectivity of K^+/Na^+ (designated as $S_{K,Na}$) from root to stem, whereas a lower $S_{K,Na}$ from stem to middle mature leaves under same salt stress. However a higher $S_{K,Na}$ from stem to upper newly developed leaves was observed under

基金项目: 教育部新世纪优秀人才支持计划资助项目 (NCET-06-0489); 上海农委重点攻关资助项目 [沪农科攻字 (2006) 第 4-3 号]; 江苏省高新技术研究资助项目 (BG2007315); 南京农业大学 SRT 计划资助项目 (0803A06)

收稿日期: 2009-04-22; 修订日期: 2009-10-12

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

high NaCl stress. All these data indicated that *D. crassum* could maintain a better K^+/Na^+ ratio rather than to accumulate Cl^- and Na^+ , constrain Na^+ in the root, and keep lower $S_{K,Na}$ from stem to upper newly developed leaves, all of which are good explanations for its salt tolerance. Higher $S_{K,Na}$ from stem to middle mature leaves probably represented a kind of accommodation to salt stress of *D. crassum*. Based on multiple-linear regression analysis, the growth of *D. ornatum* was affected more evidently by Cl^- than by Na^+ .

Key Words: *Dendranthema*; salt stress; ion distribution; growth

菊花(*Dendranthema* × *grandiflorum*)是我国传统名花和世界四大切花之一,用途和栽培地域极广,有很高的观赏和经济价值,在现代花卉生产中占有重要位置。切花菊主要通过集约化设施进行栽培,土壤易发生次生盐渍化,严重影响切花菊产品品质。地被菊是菊花的栽培新类型^[1],具有景观效果好,使用成本低等优点,是城乡露地绿化的好材料,而沿海和北方地区的盐渍化土壤对其生长发育及观赏价值亦有着不良影响,成为应用的限制因素。因此,耐盐新品种选育已成为菊花育种的一个重要目标。

盐害对植物的伤害主要表现在离子毒害、渗透胁迫和营养不平衡^[2],NaCl 胁迫引起植物器官内 Na^+ 和 Cl^- 含量升高, Na^+ 和 Cl^- 在叶片中的过量积累导致植株生长发育受抑制^[3]; Cl^- 作为植物必需的重要微量矿质元素,对植物正常生长发育起着非常重要的作用。但 NaCl 胁迫下, Cl^- 含量会超过植物的正常需求,对植物产生毒害作用^[4]。为维持正常的生理代谢,植物往往通过根的选择性吸收限制 Na^+ 进入体内,促进 Na^+ 外排及区隔化,维持高的 K^+/Na^+ 值和离子平衡^[5]。因此,保持 Na^+ 、 Cl^- 的低含量和 K^+ 的高吸收是大多数作物的耐盐性机理^[6]。目前,对盐胁迫下野生大豆(*Glycine soja*)^[7]、小麦(*Triticum aestivum*)^[8]、棉花(*Gossypium hirsutum*)、高粱(*Sorghum bicolor*)、马铃薯(*Solanum* sp.)、黄瓜(*Cucumis sativus*)^[9]等主要农作物体内的离子分布均进行了研究,但对盐胁迫下菊花及其近缘种属植物体内离子分布了解甚少。本试验拟采用营养液水培方法,研究不同浓度 NaCl 胁迫下 2 种菊属植物幼苗体内不同器官中 Na^+ 、 Cl^- 、 K^+ 含量变化及这些离子在器官间的区域化效应,结合幼苗生长状况,探讨盐胁迫下离子伤害的机制,为揭示植株的耐盐机理、选育耐盐性菊花及开发利用菊属植物治理盐害土壤奠定基础。

1 材料与方法

1.1 材料

基于前期研究结果,选择耐盐性差异大的 2 个菊属野生物种,即大岛野路菊(*D. crassum*,耐盐性强)和萨摩野菊(*D. ornatum*,耐盐性弱)作为研究材料,供试材料种植于南京农业大学“中国菊花种质资源保存中心”。

1.2 方法

试验于 2008 年 4—5 月进行,4 月初采集 2 材料生长良好的嫩稍于砂床扦插,插穗生根并展开 6—7 片叶后,挑选生长均匀一致的植株移栽于底部打孔的 300mL 塑料杯中,用经酸洗及清水淋洗过的石英砂固定幼苗,以 Hoagland 营养液水培于塑料周转箱(体积 23.4L)内,气泵 24 h/d 通气。缓苗生长 7d 后设置盐胁迫处理,共 5 个处理:无 NaCl 的 Hoagland 培养液,分别添加 0 (CK)、80、120、160、200mmol·L⁻¹ NaCl 的 Hoagland 培养液处理,每处理 10 株。

1.2.1 形态指标测定

盐处理后第 8 天通过描叶法进行新生叶(胁迫处理开始时计数、标记每株已有完全展开叶,处理结束时新增展开叶即为新生叶)、受害叶(黄叶、萎蔫叶、干枯叶)叶面积测量,每处理测定 6 个单株,取平均值。

1.2.2 生理指标测定

盐处理后第 8 天测定叶片的电解质外渗率,叶片取自植株顶端向下第 3—4 节位的成熟叶,参照李合生等^[10]的方法,取叶片 0.2g,加蒸馏水真空泵抽气浸提 25min,用 DDS-11A 型数字显示电导仪测定外渗液的电

导率(处理电导率),然后放入沸水浴中 15 min,测定煮沸电导率,根据下式计算相对电导率($LREC$)。 $LREC = \text{处理电导率} / \text{煮沸电导率} \times 100\%$ 。

1.2.3 离子测定

处理后幼苗,用去离子水冲洗干净,分为根(R)、茎(S)(植株顶端向下第4—6节位)、中位叶(ML)(植株顶端向下第3—4节位叶片,成熟叶)和上位叶(UL)(处理结束时新增展开叶,新生叶)4部分,105℃杀青25 min,70℃烘至恒量,称得干质量。磨碎放置干燥器中备测。同时取各处理的营养液分别测定 K^+ 和 Na^+ 的含量。 K^+ 、 Na^+ 和 Cl^- 的提取参照王宝山和赵可夫^[11]的方法进行,略加改动,称取烘干样品50 mg于大试管中,加20ml去离子水,摇匀,沸水浴1.5h,冷却后过滤于25 ml容量瓶中; K^+ 和 Na^+ 含量用Optimal 2100DV电感耦合等离子体发射光谱仪(Perkin Elmer公司)进行测定, Cl^- 含量采用分光光度法测定^[12]。按下列公式计算离子吸收和运输的 K^+ 、 Na^+ 选择性比率($S_{K,Na}$)^[13]:离子吸收 $S_{K,Na} = \text{根}([K^+]/[Na^+]) / \text{介质}([K^+]/[Na^+])$;离子运输 $S_{K,Na} = \text{库器官}([K^+]/[Na^+]) / \text{源器官}([K^+]/[Na^+])$ 。

1.3 数据分析

应用SAS 9.0统计软件对数据进行差异显著性分析与Duncan($P < 0.05$)多重比较,简单相关分析和多元逐步回归分析,应用Excel绘制数据示意图。

2 结果与分析

2.1 NaCl胁迫对植株叶片的影响

在4种NaCl胁迫浓度下,植株受害叶面积比率随NaCl胁迫浓度的升高而增大,而新增叶面积比率随胁迫浓度的升高而减小(图1)。在相同浓度NaCl胁迫下,萨摩野菊的单株受害叶面积比率均高于大岛野路菊的单株受害叶面积比率;在无NaCl及3种低盐胁迫下,萨摩野菊新增叶面积比率大于大岛野路菊,但当盐胁迫浓度为 $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,两物种新增叶面积比率差异不显著。

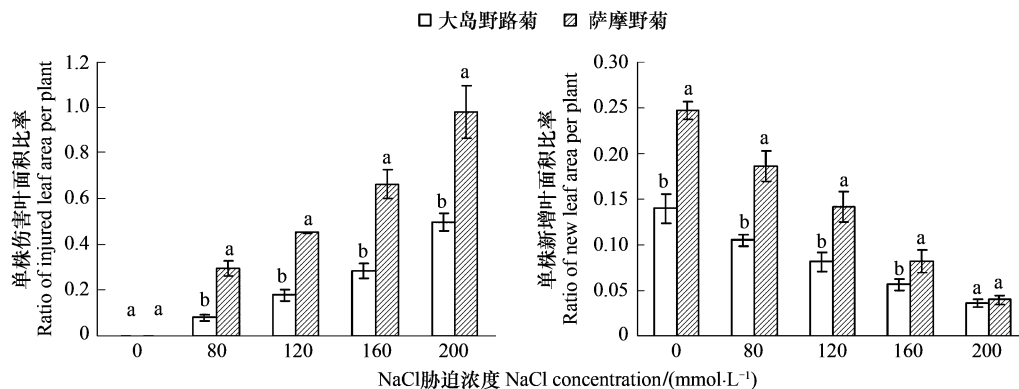


图1 NaCl胁迫下单株受害叶面积比率、单株新增叶面积比率

Fig. 1 Effect of NaCl on Ratio of injured leaf area and Ratio of new leaf area per plant

注:不同字母表示物种间0.05水平的差异

2.2 NaCl胁迫对叶片相对电导率的影响

两物种的叶片相对电导率均随NaCl胁迫浓度的升高而增高(图2)。当盐胁迫浓度大于 $80 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,在相同浓度NaCl胁迫下,萨摩野菊的叶片相对电导率均高于大岛野路菊的叶片相对电导率,并随胁迫浓度的加大,二者相对电导率差距增大。植物盐胁迫下的新生叶面积、衰亡叶面积及叶片相对电导率反应了植物生长及叶片组织质膜所受的影响,萨摩野菊为盐敏感性植物,其受害程度大于大岛野路菊。

2.3 NaCl胁迫对植株不同器官 K^+ 、 Na^+ 和 Cl^- 含量的影响

2.3.1 对 K^+ 含量的影响

如图3所示,大岛野路菊、萨摩野菊新生叶、茎的 K^+ 含量随NaCl胁迫浓度升高而增多,根的 K^+ 含量呈降

低趋势,成熟叶的 K^+ 含量则先增加后回落。两物种在相同浓度 NaCl 胁迫下的 K^+ 含量相比:大岛野路菊的成熟叶、根的 K^+ 含量小于萨摩野菊,而新生叶和的茎 K^+ 含量高于萨摩野菊。萨摩野菊、大岛野路菊新生叶的最高 K^+ 含量分别是对照条件下的 1.98 倍和 1.42 倍,成熟叶最高 K^+ 含量分别是对照的 1.29 倍和 1.25 倍,茎的最高 K^+ 含量分别是对照的 1.51 倍和 1.44 倍,萨摩野菊 3 器官 K^+ 含量的增加倍数均大于大岛野路菊。

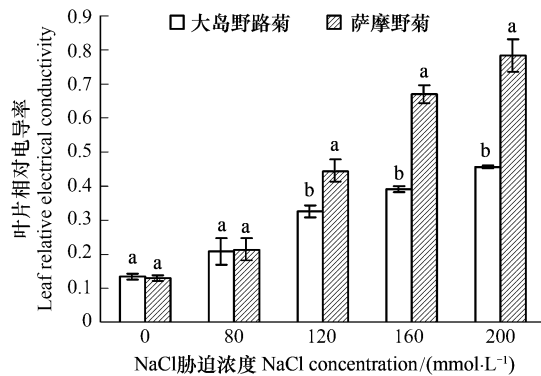


图2 NaCl 胁迫对叶片相对电导率影响

Fig.2 Effect of NaCl on relative electrical conductivity

注:不同字母表示物种间 0.05 水平的差异

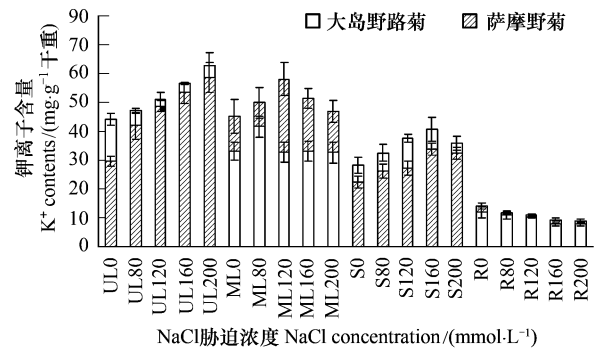


图3 NaCl 胁迫对大岛野路菊、萨摩野菊幼苗不同器官钾离子含量的影响

Fig.3 K^+ contents in different parts of seedlings under NaCl stress

2.3.2 对 Na^+ 含量的影响

如图 4 所示,萨摩野菊、大岛野路菊各器官的 Na^+ 含量随 NaCl 胁迫浓度升高而增多,相同胁迫强度下,除根系 Na^+ 含量两物种差异不显著外,萨摩野菊各器官的 Na^+ 绝对含量均显著高于大岛野路菊。200 mmol·L⁻¹ 盐胁迫时大岛野路菊、萨摩野菊新生叶的 Na^+ 含量分别是对照条件下的 43.89 倍和 54.16 倍,成熟叶最高 Na^+ 含量分别是对照的 9.94 倍和 28.39 倍,茎的最高 Na^+ 含量分别是对照的 18.71 倍和 3.52 倍,根的最高 Na^+ 含量分别是对照的 3.36 倍和 3.49 倍。各器官相比,大岛野路菊是新生叶和茎的 Na^+ 含量增加最多,其次是成熟叶;萨摩野菊新生叶 Na^+ 含量增加最多,其次是成熟叶和茎,两物种均是根的 Na^+ 含量增幅最小。两物种均是地上部的 Na^+ 含量增加幅度大于根系。就 Na^+ 含量的增加幅度相比:大岛野路菊除了茎中的 Na^+ 含量增幅大于萨摩野菊外,其各器官的 Na^+ 含量增幅均小于萨摩野菊。

2.3.3 对 Cl^- 含量的影响

如图 5 所示,萨摩野菊、大岛野路菊各器官的 Cl^- 含量亦随 NaCl 胁迫浓度升高而增大。各器官相比,在大于 120 mmol·L⁻¹ 盐胁迫时,大岛野路菊、萨摩野菊均是成熟叶 Cl^- 含量最多,其次是新生叶和茎,根的 Cl^- 含量最小。相同胁迫条件下,除了对照的新生叶和成熟叶、80 mmol·L⁻¹ 胁迫条件下的成熟叶外,萨摩野菊各器官的 Cl^- 含量均显著高于大岛野路菊。200 mmol·L⁻¹ 盐胁迫时大岛野路菊、萨摩野菊新生叶的 Cl^- 含量分别是对照条件下的 2.37 倍和 12.85 倍,成熟叶 Cl^- 含量分别是对照的 3.48 倍和 13.26 倍,茎的 Cl^- 含量分别是对照的 7.80 倍和 3.06 倍,根的 Cl^- 含量分别是对照的 17.08 倍和 5.18 倍。就 Cl^- 含量增加幅度相比:大岛野路菊茎和根的 Cl^- 含量增幅大于萨摩野菊,而新生叶和成熟叶的增幅低于萨摩野菊。

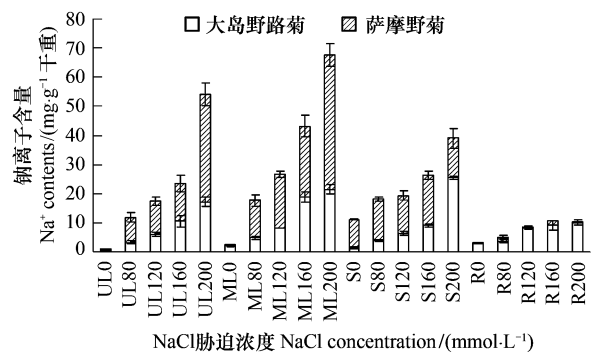


图4 NaCl 胁迫对大岛野路菊、萨摩野菊幼苗不同器官钠离子含量的影响

Fig.4 Na^+ contents in different parts of seedlings under NaCl stress

2.4 NaCl 胁迫对不同器官 K^+/Na^+ 值及 K^+ 、 Na^+ 吸收和运输选择性的影响

2.4.1 对 K^+/Na^+ 值的影响

如表 1 所示,各浓度 NaCl 处理下 2 物种幼苗各器官 K^+/Na^+ 值均显著低于对照,各器官相比,大岛野路菊除了在 160mmol. L⁻¹ NaCl 胁迫下成熟叶与茎的 K^+/Na^+ 值差异不显著外,其他处理下不同器官的 K^+/Na^+ 值排序均是 $R < ML < S < UL$;萨摩野菊在 200mmol·L⁻¹ NaCl 胁迫下的 K^+/Na^+ 值排序是: $S < UL < ML < R$,但数值相差不大,而其他处理下的 K^+/Na^+ 值均表现为: $R < S < ML < UL$ 。两物种相比,在相同浓度 NaCl 胁迫下,耐盐性强的大岛野路菊各器官的 K^+/Na^+ 值明显高于萨摩野菊(对照、160、200mmol·L⁻¹ 盐胁迫下的根系,对照条件下的成熟叶除外)。

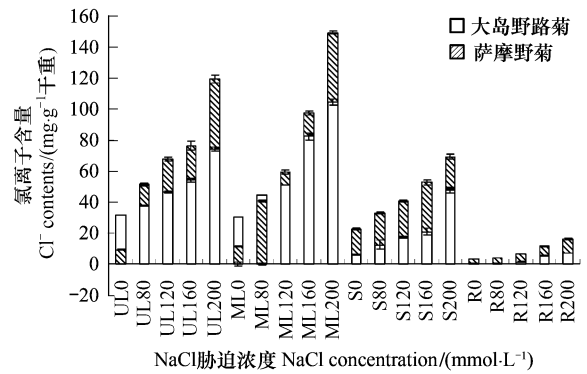


图 5 NaCl 胁迫对大岛野路菊、萨摩野菊幼苗不同器官氯离子含量的影响

Fig.5 Cl⁻ contents in different parts of seedlings under NaCl stress

表 1 NaCl 胁迫对幼苗不同器官 K^+/Na^+ 值的影响

Table 1 Effects of NaCl stress on the ratios of K^+/Na^+ in different parts of seedlings

NaCl 浓度 /(mmol·L ⁻¹) NaCl content	大岛野路菊 <i>D. crassum</i>			
	上位新生叶 Upper Leaves	中位成熟叶 Middle Leaves	茎 Stem	根 Root
0	122.53 ± 9.69	11.75 ± 1.13	20.84 ± 1.93	3.78 ± 0.35
80	14.30 ± 0.84	7.20 ± 0.59	7.53 ± 1.11	1.53 ± 0.10
120	5.90 ± 0.62	2.46 ± 0.19	3.50 ± 0.44	1.25 ± 0.12
160	4.14 ± 0.75	3.31 ± 0.47	3.03 ± 0.56	0.91 ± 0.13
200	4.43 ± 0.73	1.62 ± 0.17	2.34 ± 0.38	0.30 ± 0.02

NaCl 浓度 /(mmol·L ⁻¹) NaCl content	萨摩野菊 <i>D. ornatum</i>			
	上位新生叶 Upper Leaves	中位成熟叶 Middle Leaves	茎 Stem	根 Root
0	40.37 ± 3.52	18.69 ± 1.81	15.40 ± 1.11	10.98 ± 0.70
80	2.82 ± 0.24	2.01 ± 0.14	1.50 ± 0.11	1.31 ± 0.11
120	2.17 ± 0.31	1.77 ± 0.19	1.42 ± 0.23	0.96 ± 0.10
160	2.32 ± 0.13	1.42 ± 0.13	1.25 ± 0.13	1.08 ± 0.13
200	0.86 ± 0.17	0.90 ± 0.14	0.79 ± 0.12	0.94 ± 0.14

表中数据为平均值 ± 标准差 (n = 6)

2.4.2 对 K^+ 、 Na^+ 吸收和运输选择性 $S_{K,Na}$ 值的影响

如表 2 所示,与对照相比,NaCl 处理下两物种幼苗根系吸收选择性 $S_{K,Na}$ 值均显著升高,茎-上位新生叶运输选择性 $S_{K,Na}$ 值则显著下降。大岛野路菊茎-中位成熟叶的运输选择性较对照增大,根-茎吸收选择性 $S_{K,Na}$ 值小于对照;萨摩野菊根-茎、茎-中位成熟叶的运输选择性先增后降。

两物种相比,大岛野路菊根系吸收、茎-中位成熟叶的 $S_{K,Na}$ 值低于萨摩野菊(除 200mmol·L⁻¹ NaCl 胁迫下二者差异不显著外)。大岛野路菊根-茎的选择性 $S_{K,Na}$ 值远大于萨摩野菊,在低盐胁迫时,茎-上位新生叶的选择性 $S_{K,Na}$ 值与萨摩野菊差异不显著,但在 200mmol·L⁻¹ NaCl 胁迫下,大岛野路菊茎-上位新生叶的选择性 $S_{K,Na}$ 值大于萨摩野菊。

2.5 不同器官 Na^+ 、 Cl^- 含量与生长状况的相关关系

表 3 显示,各器官的 Na^+ 、 Cl^- 含量与植株生长和受害状况的相关性全达到极显著水平,且 Pearson 相关系数多在 0.8 以上,说明植株体内的盐离子对其生长有抑制作用,导致了其植株形态上出现受害症状。分别以

表 2 NaCl 胁迫对 K⁺、Na⁺ 吸收和运输选择性 $S_{K,Na}$ 值的影响

Table 2 Effects of NaCl stress on absorbing and transporting selectivity ratios of K⁺ to Na⁺ in seedlings

NaCl 浓度 /(mmol·L ⁻¹) NaCl content	大岛野路菊 <i>D. crasum</i> Selectivity ratio 运输 $S_{K,Na}$			
	根系吸收 Root absorption	根-茎 From root to stem	茎-中位成熟叶 From stem to middle mature leaves	茎-上位新生叶 From stem to upper leaves
0	0.04 ± 0.01	5.51 ± 0.70	0.68 ± 0.07	5.88 ± 0.78
80	9.46 ± 0.01	2.84 ± 0.43	0.70 ± 0.08	2.62 ± 0.15
120	14.55 ± 0.00	4.58 ± 0.51	0.96 ± 0.12	1.90 ± 0.24
160	13.14 ± 0.01	5.17 ± 0.85	0.74 ± 0.13	1.90 ± 0.31
200	14.90 ± 0.00	3.33 ± 0.35	1.08 ± 0.20	1.67 ± 0.23

NaCl 浓度 (mmol·L ⁻¹) NaCl content	萨摩野菊 <i>D. ornatum</i> Selectivity ratio 运输 $S_{K,Na}$			
	根系吸收 Root absorption	根-茎 From root to stem	茎-中位成熟叶 From stem to middle mature leaves	茎-上位新生叶 From stem to upper leaves
0	0.05 ± 0.01	0.44 ± 0.21	1.21 ± 0.19	14.67 ± 1.75
80	9.97 ± 0.52	0.61 ± 0.18	1.34 ± 0.14	2.47 ± 0.43
120	17.70 ± 0.71	1.10 ± 0.11	1.25 ± 0.24	1.98 ± 0.17
160	14.65 ± 0.52	1.45 ± 0.17	1.13 ± 0.19	1.87 ± 0.28
200	16.32 ± 0.69	0.97 ± 0.06	0.86 ± 0.16	1.30 ± 0.19

表中数据为平均值 ± 标准差 (n = 6)

胁迫下两物种的受害叶面积比率、新生叶面积比率为依变量,以四种器官的 Na⁺、Cl⁻ 含量为自变量,进行 8 个变量的多元线性回归分析,通过逐步法建立如下 4 个回归方程:

大岛野路菊受害叶面积比率 $y = -0.0677 + 26.7207x_3 + 0.0071x_6$ ($R^2 = 0.9822, P < 0.0001$)
 $t_3 = 10.98, t_6 = 4.86, b_3' = 0.7076, b_6' = 0.3133$

大岛野路菊新生叶面积比率 $y = 0.1498 - 0.0027x_5 - 0.0063x_8$ ($R^2 = 0.9047, P < 0.0001$)
 $t_5 = -2.58, t_8 = -2.98, b_5' = -0.4517, b_8' = -0.5230$

萨摩野菊受害叶面积比率 $y = -0.1293 + 9.1300x_2 + 19.435x_3 + 0.0046x_6$
($R^2 = 0.9826, P < 0.0001$)
 $t_2 = 3.09, t_3 = 3.02, t_6 = 3.49, b_2' = 0.3186, b_3' = 0.3637, b_6' = 0.3328$

萨摩野菊新生叶面积比率 $y = 0.2997 - 3.2592x_2 - 12.7949x_4 - 0.0061x_8$
($R^2 = 0.9731, P < 0.0001$)
 $t_2 = -4.05, t_4 = -4.52, t_8 = -2.12, b_2' = -0.4866, b_4' = -0.3099, b_8' = -0.2448$

$x_1、x_2、x_3、x_4、x_5、x_6、x_7、x_8$ 分别为上位新生叶、中位成熟叶、茎段、根系的 Cl⁻ 含量及上位新生叶、中位成熟叶、茎段、根系的 Na⁺ 含量, $t_1、t_2、t_3 - t_8$ 分别为 $x_1、x_2、x_3 - x_8$ 回归系数的 t 测验值, $b_1'、b_2'、b_3' - b_8'$ 分别为 $x_1、x_2、x_3 - x_8$ 的标准偏回归系数。

4 个回归方程均达到极显著水平。大岛野路菊受害叶面积比率与其茎段的 Cl⁻ 含量、中位成熟叶的 Na⁺ 含量呈二元线性正相关, Cl⁻ 含量对受害程度影响更大。大岛野路菊新生叶面积比率与其根系 Na⁺ 含量、新生叶 Na⁺ 含量呈二元线性负相关, 生长状况仅与 Na⁺ 含量与相关。

萨摩野菊受害叶面积比率与其中位成熟叶 Cl⁻ 含量、茎段 Cl⁻ 含量、中位成熟叶 Na⁺ 含量呈三元线性正相关, 钠、氯两元素相比, 器官的 Cl⁻ 含量对受害程度影响更大。萨摩野菊新生叶面积比率与其中位成熟叶 Cl⁻ 含量、根系 Cl⁻ 含量、根系 Na⁺ 含量呈三元线性负相关, 钠、氯两元素相比, 器官的 Cl⁻ 含量对新生面积比率影

响更大。

3 讨论

盐离子在植株内的绝对含量、离子在器官水平上分配的优先次序均影响植物的耐盐性^[14-15]。大岛野路菊在各胁迫水平下钠离子的绝对含量均低于盐敏感的萨摩野菊,且其植株 4 种器官间钠离子分配相对较均衡,尤其是其茎段部也吸纳了较多的钠离子,有助于减轻钠离子对叶片的胁迫。茎的代谢活性较根和叶相对较弱,主要担负输导和支撑作用,离子在茎中的积累可以减少对功能器官的伤害^[9]。胁迫下不同器官离子含量的变化幅度可能也与耐盐机制有关,耐盐性物种能限制在代谢活性较强的器官中离子的含量变化幅度,以减少离子毒害。大岛野路菊叶片中相对较低的氯离子增幅能保证其维持一定的代谢功能。

表 3 不同器官的 Na^+ 、 Cl^- 含量与生长状况的 Pearson 相关系数

Table 3 Pearson's correlation coefficient between growth and Na^+ , Cl^- contents in different parts of seedlings

项目 Item		新增叶面积比率 Ratio of new developed leaf area per plant		衰亡叶面积比率 Ratio of injured leaf area per plant	
		大岛野路菊 <i>D. crassum</i>	萨摩野菊 <i>D. ornatum</i>	大岛野路菊 <i>D. crassum</i>	萨摩野菊 <i>D. ornatum</i>
Na^+ 含量	上位新生叶 Upper leaves	-0.92455 **	-0.90192 **	0.95673 **	0.92216 **
Na^+ Content	中位成熟叶 Middle leaves	-0.88882 **	-0.95634 **	0.92500 **	0.96264 **
	茎 Stem	-0.80233 **	-0.92138 **	0.94760 **	0.95014 **
	根系 Root	-0.93138 **	-0.93985 **	0.88571 **	0.92103 **
Cl^- 含量	上位新生叶 Upper leaves	-0.89109 **	-0.66396 **	0.91919 **	0.66043 **
Cl^- Content	中位成熟叶 Middle leaves	-0.91229 **	-0.96183 **	0.89183 **	0.96478 **
	茎 Stem	-0.90034 **	-0.95503 **	0.97845 **	0.97560 **
	根系 Root	-0.78230 **	-0.88758 **	0.85137 **	0.89075 **

* * 表示 0.01 水平的差异显著性

K^+ 是一个与耐盐性相关的关键离子^[16],同时也是高等植物体内含量最多的阳离子,具有调控离子平衡、渗透调节、蛋白质合成、细胞膨压、光合作用等生理功能; Na^+ 和 K^+ 的离子半径和水合能相似, Na^+ 竞争 K^+ 的吸收位点及活性位点,导致依赖 K^+ 的酶活性及代谢过程受抑制,盐渍条件下,保持细胞内较高的 K^+ 含量及较高的 K^+/Na^+ 值可以减少盐对组织的伤害,是机体正常活动所必须的^[17-18],大岛野路菊在盐胁迫下维持各器官 K^+/Na^+ 离子平衡的能力较强是其耐盐性强的原因之一。

植株不同器官间 K^+ 与 Na^+ 比例的差异,反应了离子的选择性, $S_{\text{K},\text{Na}}$ 越大,植株对 K^+ 的选择性越大^[13] 对 Na^+ 的截留作用越明显。与萨摩野菊相比,大岛野路菊根向茎运输的 $S_{\text{K},\text{Na}}$ 值大,其根系对 Na^+ 的截留作用较强,高盐胁迫时茎向上位新生叶运输的 $S_{\text{K},\text{Na}}$ 高,上位新生叶从茎中获得的 Na^+ 少;茎向中位成熟叶运输的 $S_{\text{K},\text{Na}}$ 较低,茎向中位成熟叶运输 Na^+ 的选择性较高,说明大岛野路菊将 Na^+ 选择运输至中位成熟叶积累,上位新生新叶获得保护,这是其对盐胁迫的适应。耐盐性强的的大岛野路菊根系吸收的 $S_{\text{K},\text{Na}}$ 值略低于萨摩野菊,其根系对 Na^+ 吸收的选择性不低于萨摩野菊,说明两物种耐盐性的差异并非是根系选择 Na^+ 能力的差异造成。

器官的离子含量与植物生长及受害的简单相关关系反映了盐离子的影响程度,但可能包含各离子的共同作用,而通过建立生长及受害状况与不同器官离子含量的多元线性回归方程可以揭示植物对盐离子的敏感程度及单盐离子的贡献大小。2 物种的多元线性回归方程显示,大岛野路菊胁迫下的生长或受害程度只与其 2 个器官的离子含量有极显著的相关关系,而萨摩野菊胁迫下的生长或受害程度与其 3 个器官的离子含量具有极显著的相关关系,说明萨摩野菊对其体内所积累的盐离子更敏感。并且其累积的 Na^+ 、 Cl^- 绝对含量又多于大岛野路菊,导致萨摩野菊在盐胁迫下更易受害。

不同的植物对 Cl^- 和 Na^+ 的敏感性不同^[19]。如棉花、水稻、小麦等作物的盐胁迫伤害主要是由 Na^+ 引起的,而烟草(*Nicotiana tabacum*)、葡萄(*Vitis vinifera*)、柑橘(*Citrus aurantium*) 和栽培大豆等的胁迫主要是由 Cl^- 引起的^[20-22]。本研究中,多元线性回归方程揭示出萨摩野菊的受害及生长与两种离子都有极显著的相关

关系,就两元素的作用相比,器官的 Cl^- 含量对其影响更大。而在对大岛野路菊两种离子与其生长及受害影响的比较上,忌氯或忌钠并不明显,该结论也与两物种的自然生境相吻合:大岛野路菊主要分布于日本近海滩涂,而萨摩野菊为内陆野生种。由此,菊属不同物种在单一盐离子胁迫效应上存在差异,说明栽培菊花的盐害主要是由 Cl^- 引起还是 Na^+ 引起,不同菊花品种由于其遗传背景不同可能有不同的结论。

References:

- [1] Chen J Y, Cui J P. Cultivation and scape creation of ground-cover chrysanthemum. Beijing: China Forestry Publishing House, 2006: 6-20.
- [2] Yu S W, Tang Z C. Plant physiology and molecular biology (second edition). Beijing: Science Press, 1998: 752-769.
- [3] Ashraf M, Harris P J C. Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants. Plant Science, 2004, 166: 3-16.
- [4] Yu B J, Liu Y L. Chlorine, chloride channel and chlorine tolerance in plants. Chinese Bulletin of Botany, 2004, 21(4): 402-410.
- [5] Chinnusamy V, Jagendorf A, Zhu J K. Understanding and improving salt tolerance in plants. Crop Science, 2005, 45: 437-44.
- [6] Shannon MC, Grieve CM. Tolerance of vegetable crops to salinity. Scientia Horticulturae, 1999, 78: 5-38.
- [7] Yu B J, Luo Q Y, Liu Y L. Effects of salt stress on growth and ionic distribution of salt-born *Glycine soja*. Acta Agronomica Sinica, 2001, 27(6): 776-780.
- [8] Yang H B, Chen M, Wang B Sh. Na^+ exclusion mechanism of the Na^+ exclusion sites in wheat seedlings. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology, 2002, 28(3): 181-186.
- [9] Wang S P, Guo Sh R, Hu X H, Jia Y X, Jiao Y Sh. Effects of NaCl stress on K^+ , Na^+ and Cl^- allocation in different organs of cucumber seedlings. Chinese Journal of Ecology, 2007, 26(3): 348-354.
- [10] Li H S, Sun Q, Zhao Sh J, Zhang W H. Experimental principle and technique for plant physiology and biochemistry. Beijing: Higher Education Press, 2000: 261-263.
- [11] Wang B Sh, Zhao K F. Comparison of extractive methods of Na^+ and K^+ in wheat leaves. Plant Physiology Communications, 1995, 31(1): 50-52.
- [12] Zhou Q, Li P, Cao J H, Yu B J. Comparison on titration and spectrophotometric methods for determination of chloride content in plants. Plant Physiology Communications, 2007, 43(6): 1163-1166.
- [13] 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 Photophysiological Sinica, 2001, 27(4): 325-330.
- [14] Zhang Y X, Liu F, Kang E X, Chen N L. Study on ion absorption of muskmelon seedlings under NaCl stress. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2008, 14(3): 533-539.
- [15] Lin H X, Zhu M Z, Yan M, Gao J P, Liang Z W, Su W A, Hu X H, Ren Z, Chao D Y. QTLs for Na^+ and K^+ uptake of the shoots and roots controlling rice salt tolerance. Theoretical and Applied Genetics, 2004, 108: 253-260.
- [16] Shinozaki K, Dennis E S. Regulation of ion homeostasis under salt stress. Current Opinion in Plant Biology, 2003, 6(5): 441-445.
- [17] Maathuis, F J M, Amtmann. K^+ nutrition and Na^+ toxicity: the basis of cellular K^+/Na^+ ratios. Annuals of Botany, 1999, 84: 123-133.
- [18] Ding L, Zhu J K. Reduced Na^+ uptake in the NaCl hypersensitive *sos* mutant of *Arabidopsis thaliana*. Plant Physiology, 1997, 113: 795-799.
- [19] Moya J L, Gomez-Cadenas A, Primo-Millo E, Talon M. Chloride absorption in salt-sensitive Carrizo citrange and salt-tolerant Cleopatra mandarin in citrus root stocks is linked to water use. Journal of Experimental Botany, 2003, 54(383): 825-833.
- [20] Chen X Q, Yu B J, Liu Y L. Relationship between chloride tolerance and polyamine accumulation in *Glycine max*, *Glycine soja*, and their hybrid seedlings. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology, 2007, 33(1): 46-52.
- [21] Luo Q Y, Yu B J, Liu Y L. Differential sensitivity to chloride and sodium ions in seedlings of *Glycine max* and *G. soja* under NaCl stress. Journal of Plant Physiol, 2005, 162: 1003-1012.
- [22] Luo Q Y, Yu B J, Liu Y L. The comparison of stress effects between chloridion and sodium ion on *Glycine max* seedlings under NaCl stress. Scientia Agricultura Sinica, 2003, 36(11): 1390-1394.

参考文献:

- [1] 陈俊愉, 崔娟娟. 地被菊培育与造景. 北京: 中国林业出版社, 2006: 6-20.
- [2] 余叔文, 汤章城主编. 植物生理与分子生物学(第二版). 北京: 科学出版社, 1998: 752-769.
- [4] 於丙军, 刘友良. 植物中的氯、氯通道和耐氯性. 植物学通报, 2004, 21(4): 402-410.
- [7] 於丙军, 罗庆云, 刘友良. 盐胁迫对盐生野大豆生长和离子分布的影响. 作物学报, 2001, 27(6): 776-780.
- [8] 杨洪兵, 陈敏, 王宝山. 小麦幼苗拒 Na^+ 部位的拒 Na^+ 机理. 植物生理与分子生物学报, 2002, 28(3): 181-186.
- [9] 王素平, 郭世荣, 胡晓辉, 贾永霞, 焦彦生. NaCl 胁迫对黄瓜幼苗体内 K^+ 、 Na^+ 和 Cl^- 分布的影响. 生态学杂志, 2007, 26(3): 348-354.
- [10] 李合生, 孙群, 赵世杰, 章文华. 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社, 2000: 261-263.
- [11] 王宝山, 赵可夫. 小麦叶片中 K^+ 、 Na^+ 提取方法的比较. 植物生理学通讯, 1995, 31(1): 50-52.
- [12] 周强, 李萍, 曹金花, 於丙军. 测定植物体内氯离子含量的滴定法和分光光度法比较. 植物生理学通讯, 2007, 43(6): 1163-1166.
- [13] 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.
- [14] 张玉鑫, 刘芳, 康恩祥, 陈年来. NaCl 胁迫下甜瓜幼苗离子吸收特性研究. 植物营养与肥料学报, 2008, 14(3): 533-539.
- [20] 陈宣钦, 於丙军, 刘友良. 栽培和野生大豆及其杂交后代幼苗的耐氯性与多胺积累的关系. 植物生理与分子生物学报, 2007, 33(1): 46-52.
- [22] 罗庆云, 於丙军, 刘友良. NaCl 胁迫下 Cl^- 和 Na^+ 对大豆幼苗胁迫作用的比较. 中国农业科学, 2003, 36(11): 1390-1394.