

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

王树凤¹, 胡韵雪², 李志兰³, 孙海菁¹, 陈益泰^{1,*}

(1. 中国林业科学研究院亚热带林业研究所 浙江 富阳 311400; 2. 四川成都勘测设计院 成都 610072;
3. 浙江省自然科学基金委员会, 杭州 310000)

摘要:以低浓度($50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)和高浓度($150 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)NaCl 处理弗吉尼亚栎(*Quercus virginiana*)2 年生扦插苗, 研究了弗吉尼亚栎生长和根系形态学参数变化以及 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 NO_3^- 等矿质离子在不同器官的吸收、运输和分配。结果表明, 盐胁迫不同程度促进了地上部和根系生长, 地上部和根系干重、根长、表面积和体积在低浓度盐胁迫下明显增加($P < 0.05$), 而在高浓度盐胁迫下变化不大。随着根系对 Na^+ 和 Cl^- 吸收的增加, K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 在根部和茎部的积累明显降低, 矿质离子由根部向茎部运输的能力在低浓度盐胁迫增加而高浓度下受到抑制。叶片在低浓度和高浓度盐胁迫下对 K^+ 、 NO_3^- 具有很强的选择吸收能力, 这对于维持叶片离子平衡和正常的光合作用及代谢过程具有重要意义。 Na^+ 和 Cl^- 在根部的浓度远远大于地上部, 说明弗吉尼亚栎根系对盐离子具有较高的耐受性, 而减少盐离子在地上部的积累, 对于维持地上部的正常生长具有重要意义, 这也是弗吉尼亚栎对盐胁迫的适应机制之一。

关键词:盐胁迫; 弗吉尼亚栎; 根系形态; 离子平衡

Effects of NaCl stress on growth and mineral ion uptake, transportation and distribution of *Quercus virginiana*

WANG Shufeng¹, HU Yunxue², LI Zhilan³, SUN Haijing¹, CHEN Yitai^{1,*}

1 Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Fuyang 311400, China

2 Chengdu Survey and Design Institute, Chengdu 610072, China

3 Zhejiang Provincial Natural Science Foundation of China, Hangzhou 310012, China

Abstract: *Quercus virginiana*, an evergreen oak tree, also called live oak, is one of the main tree species along southeastern coast of the United States. This species is distributed naturally from Texas, east to Florida and north to Virginia. It is an important landscape and shade tree species native to the southeastern U. S. Due to their tolerance to high concentration of salt fog, they are used extensively along the U. S. Gulf Coast and East Coast, and as far north as the outer banks of North Carolina.

Live oak was introduced to China in 2000 for the first time. Although a certain field experiments were conducted to study the saline adaptability of live oak in China and the salt stress tolerance of live oak in the regional trial has been confirmed around the Yangtze River Delta, little is known about the effects of salt stress on growth of seedlings of live oak and its possible mechanisms of salt tolerance under controlled laboratory conditions. To assess the effects of salt stress on 2-year-old seedlings of live oak, experiment was carried out by sand culture in the greenhouse by adding NaCl into Hoagland solution with lower concentration ($50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) and higher concentration ($150 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$). During the test, the parameters such as plant growth, root morphology and the uptake, translocation and distribution of mineral nutrients including Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , NO_3^- in different organs of *Q. virginiana* were measured. The results showed that the

基金项目: 国家“十一五”林业科技支撑计划(2006BAD03A1401); 浙江省科学技术厅重大专项(2006C12065); 浙江省科学技术厅重点项目(2007C22075)资助

收稿日期: 2010-03-05; 修订日期: 2010-06-08

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ytc.yalin@yahoo.com.cn

growth of shoots and roots were enhanced to some extent under both lower and higher concentration of NaCl. Compared with the result of control, the dry weight of shoots and roots, root length, root surface area and root volume increased significantly with 50 mmol·L⁻¹ NaCl treatment ($P < 0.05$) while changed slightly with 150 mmol·L⁻¹ NaCl treatment. With the increasing uptake of Na⁺ and Cl⁻ by roots, the accumulation of K⁺, Ca²⁺ and Mg²⁺ in roots and shoots decreased significantly ($P < 0.05$). The ability of K⁺, Ca²⁺ and Mg²⁺ transporting from root to shoot was enhanced under lower concentration of NaCl whereas inhibited under higher concentration of NaCl. The K⁺ and NO₃⁻ selective absorption to leaves of *Q. virginiana* were strengthened under lower and higher concentration of NaCl, which was significant for keeping iron homeostasis and photosynthesis in leaves. The results also showed that the concentrations of Na⁺ and Cl⁻ in roots were much higher than that in shoots under the situation of salt stress, which may suggest the tolerance mechanism of *Q. virginiana* to salt stress can be ascribed to the high ability in accumulation of Na⁺ and Cl⁻ in roots while transport few amount of Na⁺ and Cl⁻ to shoots thereby maintaining the normal growth of shoots.

Key Words: salt stress; *Quercus virginiana*; root morphology; ion homeostasis

盐碱土是地球陆地上分布最广的一种土壤类型之一,约占陆地总面积的25%,仅我国,盐碱地的面积有3300多万亩,其中滨海盐碱地有500万亩^[1],近年来,我国沿海地区自然灾害发生频率越来越高,严重威胁人民的生命财产安全。加强沿海防护林体系建设,是开发利用海涂资源、改善滨海生态环境和实施防风减灾工程的重要举措^[2]。但滨海盐碱地土壤盐分含量较高,适生林木种类稀少,特别是耐盐、常绿的高大乔木更是奇缺,导致当地生物多样性低、生态系统比较脆弱。弗吉尼亚栎(*Quercus virginiana*)原产美国,属壳斗科栎属树种,常绿乔木,能忍耐高强度的盐雾及土壤盐分,并具有很强的抗风特性,是美国沿海硬阔林和灌丛林地的顶级优势树种^[3]。2000年引种至我国长江中下游地区,在浙江慈溪、上虞以及上海、江苏等地沿海滩涂表现出很强的适应能力,成为该地区沿海防护林建设中的重要树种^[4]。目前国内外对弗吉尼亚栎的研究大多侧重于其生物学特性和繁殖技术的报道^[4-6],对其耐盐机理的研究很少涉及^[7]。

土壤盐分对植物的伤害作用,主要是盐离子的过量吸收产生的毒害作用和盐离子导致的渗透胁迫以及养分亏缺(K⁺、Ca²⁺等离子的吸收受到抑制)^[8-9]。因此,盐胁迫环境下,植物获得耐盐能力的一个重要策略就是维持细胞内的离子平衡。根系是吸收养分和水分的重要器官,也是最早感受逆境胁迫信号和最直接的受害部位^[10],在逆境下能够通过改变其形态与分布(即根系构型)来适应不利环境^[11],因此,根系对盐胁迫的耐受性和生长发育状况对植物的耐盐能力至关重要。本文从根系生长发育和不同器官对矿质离子的选择性吸收、运输、分配角度,探索弗吉尼亚栎对盐胁迫的适应机制,为弗吉尼亚栎在我国沿海滩涂等地区的大面积种植推广提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 供试材料与方法

选取大小均匀的2年生弗吉尼亚栎扦插苗,采用盆栽砂培方法,营养钵直径18 cm,高度15.5 cm,于2008年3月移栽,每盆1株,共设低浓度和高浓度2个盐胁迫处理,每个处理重复3次,每个重复10株苗木,以Hoagland营养液培养。待苗木生长正常后,进行盐胁迫处理,采用含50 mmol·L⁻¹和150 mmol·L⁻¹NaCl的Hoagland营养液培养,对照以不加NaCl的Hoagland营养液培养,每3d浇灌1次培养液,灌前以去离子水充分淋洗基质,以确保试验设计的准确性。

1.2 测定方法

1.2.1 苗木生长和根系形态学参数测定

盐胁迫处理2个月后,以自来水冲松砂子,轻轻取出所有苗木,每个处理取9株苗木供测,每3株为1个重复,迅速带回实验室,以自来水冲洗根系和地上部,去除沙粒及其他表面杂物,再用去离子水洗净,吸干水分,将根系与地上部分开,分别称得鲜重;根系采用WinRHIZO PRO 2007根系分析系统软件(Regent

Instruments Inc8, Canada) 分析根长、表面积、体积以及不同径级根长和表面积等形态学参数。

根系形态分析完成以后,将植株根、茎、叶分开,于 105℃ 杀青 30 min,之后在 75℃ 下烘至恒重,称得干重,并计算组织含水量,组织含水量 = (鲜重 - 干重)/鲜重 × 100%。

1.2.2 离子含量测定

分别将烘干的根、茎、叶样品磨碎,过 40 目筛,精确称取 0.5000 g 左右样品,浓 HNO₃-H₄ClO₄ 法消煮,火焰原子吸收光谱法测定组织中 Na⁺、K⁺、Ca²⁺、Mg²⁺ 含量;Cl⁻ 和 NO₃⁻ 含量采用离子色谱法测定。根据文献^[12] 计算不同器官对矿质离子的运输能力 ($S_{X, \text{Na}/\text{Cl}}$), $S_{X, \text{Na}/\text{Cl}} = \text{库器官} [X/\text{Na}^+ (\text{Cl}^-)] / \text{源器官} [X/\text{Na}^+ (\text{Cl}^-)]$, $S_{X, \text{Na}/\text{Cl}}$ 值越大,表示源器官控制 Na⁺ 或 Cl⁻、促进营养元素向库器官的运输能力越强,即库器官的选择性运输能力越强。

1.3 数据处理方法

所有数据均采用 Excel2003 进行数据处理,采用 SPSS11 软件进行数据方差分析及显著差异性检验。

2 结果与分析

2.1 盐胁迫对弗吉尼亚栎生长和根系生长发育的影响

2.1.1 生物量积累和含水量

由图 1A 可以看出,根系和地上部干重在低浓度下明显增加 ($P < 0.05$);而在高浓度盐胁迫下,根系干重明显增加 ($P < 0.05$),而地上部干重变化不大。说明盐胁迫可以促进弗吉尼亚栎的生长,特别是根系的生长。根据图 1B 对组织含水量的分析发现,弗吉尼亚栎地上部和根系含水量在低浓度盐胁迫下变化不明显,而在高浓度盐胁迫下明显下降 ($P < 0.05$),说明低浓度盐胁迫没有影响到根系的吸水,而高浓度盐胁迫下,根系吸水受到抑制,组织含水量明显下降。

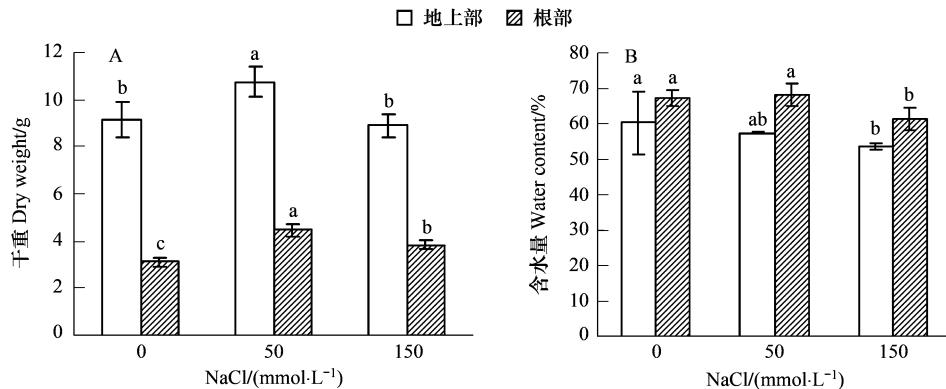


图 1 盐胁迫下弗吉尼亚栎生物量和含水量变化

Fig. 1 Changes of biomass and water content in *Q. virginiana* under NaCl stress

图中同一图例不同字母表示差异达 5% 显著水平

2.1.2 根系形态学参数

根系总长度、根系表面积、体积等形态学参数是决定根系养分吸收范围、吸收强度的重要指标^[13]。由表 1 可以看出,弗栎总根长、总表面积、和总体积在 50 mmol·L⁻¹ NaCl 和 150 mmol·L⁻¹ NaCl 处理下均有不同程度增加,但与对照相比,低浓度盐胁迫下根系各项参数达到显著性水平 ($P < 0.05$),而在高浓度盐胁迫下,除根系表面积与对照相比达显著性水平 ($P < 0.05$) 外,其他各项参数与对照的差异均不显著 ($P > 0.05$)。

表 1 不同浓度 NaCl 处理对弗栎根系形态学参数的影响

Table 1 Root morphology of *Q. virginiana* under NaCl stress

NaCl/ (mmol·L ⁻¹)	总根长/cm Root length	表面积/cm ² Surface area	体积/cm ³ Root volume
0	1154.08 ± 34.42b	165.47 ± 9.88c	2.34 ± 0.48b
50	2052.87 ± 85.02a	315.73 ± 29.34a	4.82 ± 0.14a
150	1238.35 ± 206.73b	212.57 ± 9.68b	2.60 ± 0.29b

表中数据为重复的平均值加减标准差,同列数据后小写字母不同表示差异达 5% 显著水平

0.05)。说明 NaCl 胁迫不同程度促进了弗吉尼亚栎根系的形态发育,在高浓度盐胁迫下,根系总表面积的增加可以有效扩大了根系吸收面积,促进根系更好的吸收营养物质,缓解盐害。

2.2 盐胁迫对不同器官矿质离子含量的影响

2.2.1 Na^+ 和 Cl^- 在弗吉尼亚栎体内的分布特征

由图 2A 和 2B 可以看出,随着 NaCl 处理浓度的增加,弗吉尼亚栎体内各器官中 Na^+ 和 Cl^- 含量明显增加 ($P < 0.05$),而且 Cl^- 含量要高于 Na^+ 。根系和叶片 Na^+ 和 Cl^- 含量在低浓度与高浓度之间差异不明显,说明在高浓度盐胁迫下,弗吉尼亚栎根系能够控制对 Na^+ 和 Cl^- 的吸收,使盐离子在根系的积累不致过高,降低对根系的损伤,从而减少盐离子向地上部的运输。而茎部 Na^+ 和 Cl^- 含量随盐浓度的增加明显增加,与介质 NaCl 浓度呈正相关。

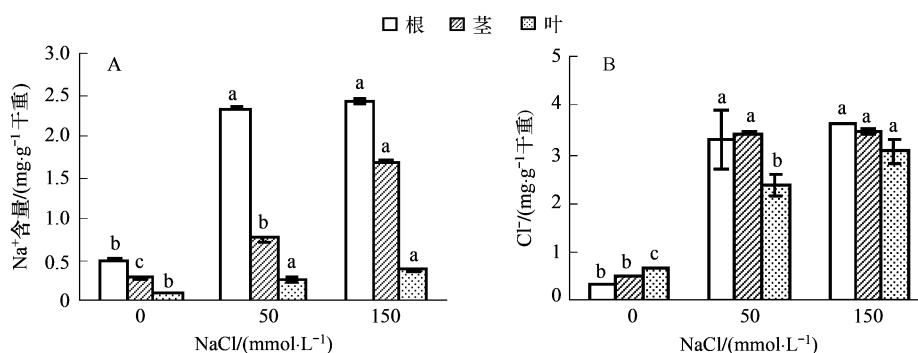


图 2 盐离子在弗吉尼亚栎不同器官的分布特征

Fig. 2 Distribution of Na^+ and Cl^- in different organs of *Q. virginiana*

图中同一器官字母不同表示差异达 5% 显著水平

由图 2A 和 2B 还可以看出,盐胁迫下, Na^+ 在弗吉尼亚栎根、茎和叶片的含量依次降低,而 Cl^- 在根部和茎部的含量相当,但在叶片的含量明显降低;无论是 Na^+ 还是 Cl^- ,在根和茎中的含量均大于叶片,叶片维持相对较低的 Na^+ 和 Cl^- 浓度,既可以保持根部较低的水势,有利于根系吸收水分,同时减少了盐离子在叶片积累造成的伤害。

2.2.2 营养离子在弗吉尼亚栎不同器官的积累

由图 3 可以看出,在低浓度盐胁迫下, K^+ 在根系的含量明显降低(图 3A),而 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 含量变化不大(图 3B 和 3C),这可能是由于盐胁迫下介质中大量 Na^+ 对 K^+ 吸收位点的竞争性抑制导致^[14]。随着 NaCl 浓度的加大,根系营养离子的含量逐渐减少, K^+ 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 在茎部的含量也随着 NaCl 浓度的加大而逐渐降低。而值得一提的是, K^+ 在叶片的含量无论是低浓度盐胁迫还是高浓度盐胁迫下与对照相比差异均不明显,而且略有升高。

NO_3^- 与阳离子在各器官的分布不同,随着盐胁迫程度的加大, NO_3^- 在根系的含量逐渐增加,而在茎和叶中的含量变化不大(图 3D)。

2.3 盐胁迫对不同器官离子比值的影响

图 4 显示,在 NaCl 胁迫下,弗吉尼亚栎根、茎、叶组织 K^+/Na^+ 、 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 、 $\text{Mg}^{2+}/\text{Na}^+$ 和 $\text{NO}_3^-/\text{Cl}^-$ 的比值明显下降,说明随着盐胁迫浓度的增加,弗栎对盐离子的相对吸收大幅增加,而对营养元素的吸收相对减少。同时发现,各种营养离子和盐离子在叶片的比值均大于根和茎,说明叶片对营养元素的相对吸收要高于根和茎。

2.4 盐胁迫对不同器官矿质离子选择性运输能力的影响

由图 5 可知,低浓度盐胁迫下, K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 由根部向茎部的运输能力增加,而 NO_3^- 由根向茎的运输能力下降;高浓度盐胁迫下, K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 和 NO_3^- 由根部向茎部的运输能力均有不同程度下降。说明在低

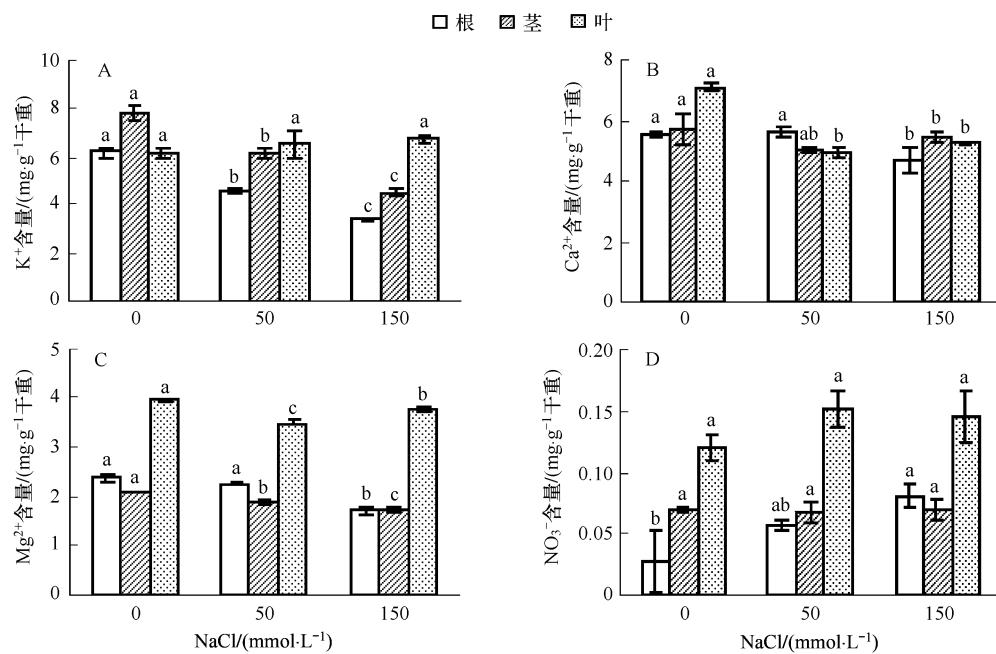


图3 盐胁迫下弗吉尼亚栎不同器官离子含量变化

Fig. 3 Changes of ion content in different organs of *Q. virginiana* under NaCl stress

图中同一器官字母不同表示差异达5%显著水平

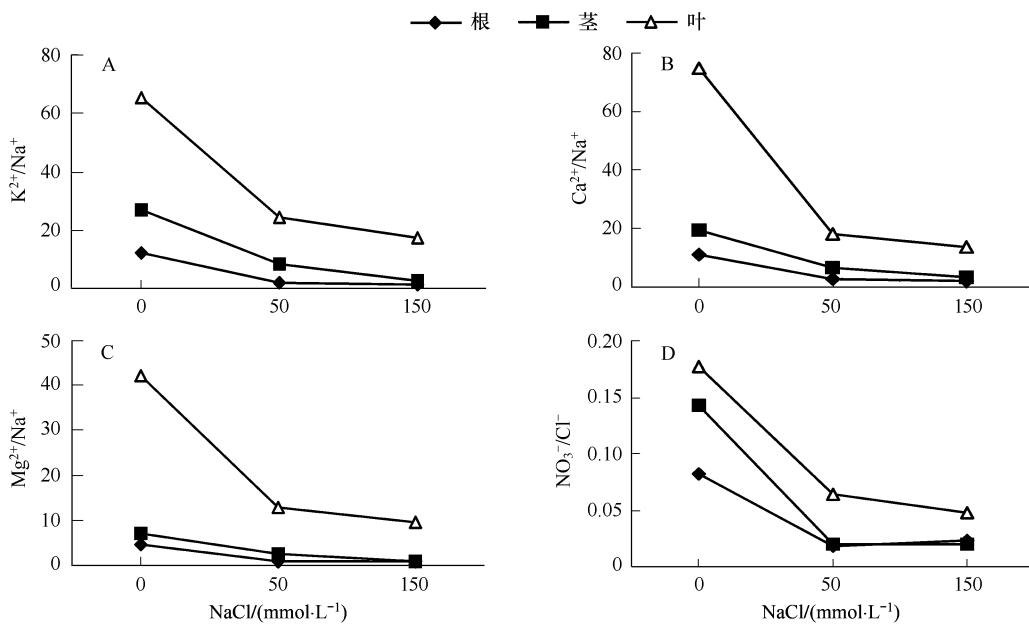


图4 NaCl 胁迫下弗吉尼亚栎不同器官营养离子与盐离子比值的变化

Fig. 4 Changes of X/Na⁺/Cl⁻ ratio of different organs of *Q. virginiana* under NaCl stress

浓度盐胁迫下,弗吉尼亚栎根系能够根据对矿质离子的吸收和积累情况,调整不同矿质离子的向上运输能力以补偿其浓度的降低或升高,从而避免由于营养缺乏造成对地上部生长的影响。

而叶片对营养元素的选择性吸收能力与茎部不同,由图5可以看出,在低浓度盐胁迫下,NO₃⁻和K⁺向叶片的运输能力增加,随着盐浓度的加大,K⁺向叶片的运输能力继续增加,NO₃⁻向叶片的运输减少,但仍然大于对照。说明弗栎叶片在盐胁迫下对NO₃⁻和K⁺具有很强的选择性吸收能力,尽管根系对K⁺的吸收受到抑

制,但叶片能够通过增加对 K^+ 的选择性吸收以维持叶片正常的 K^+ 水平;这也解释了这 2 种离子在盐胁迫下能够保持相对稳定的浓度的原因。 Mg^{2+} 和 Ca^{2+} 向叶片的运输能力在低浓度盐胁迫下受到抑制,而高浓度盐胁迫下叶片对 Mg^{2+} 的选择性吸收大幅增加,对 Ca^{2+} 的选择性吸收也有增加,但增加幅度不明显。

3 讨论

生物量是植物对盐胁迫反应的综合体现,即对盐胁迫的综合适应,也是植物耐盐性的直接指标^[15-16]。对于盐生植物来说,在没有超过生长最适盐浓度时,同化作用不会被抑制,甚至在较低时还会被促进^[17];而一些耐盐性较强的树种也具有类似的特性,在低浓度盐胁迫下的生长受到促进,如木麻黄^[18]、胡杨^[19]等。陈健妙等^[20]研究发现,50 mmol·L⁻¹ 的 NaCl 可以促进麻疯树幼苗株高生长和生物量积累。本文研究也发现,低浓度(50 mmol·L⁻¹)盐胁迫下,弗吉尼亚栎地上部和根系的生长明显增加,说明弗吉尼亚栎也具有类似盐生植物的某些特性;特别是根系,在高浓度盐胁迫下的生物量也明显增加,进一步说明弗吉尼亚栎根系对盐胁迫具有很强的耐受性,能够通过扩大生长量以平衡盐胁迫对根系吸收功能的损伤,这对于维持地上部的正常生长具有重要意义。

根系形态学参数在一定程度上反映了根系的生长发育状况,根长、表面积等形态学参数可以反映根系吸收水分和养分的强度和范围^[21]。大多数研究表明,盐胁迫可以抑制根系的伸长和侧根发育,使根系总长、表面积、体积等参数有所下降^[21-22];但也有研究表明,盐胁迫能够刺激侧根的发生^[23],因此,不同的植物材料以及植物材料的年龄、生理状态不同,盐胁迫对根系生长发育的影响不同。本文发现,盐胁迫下弗吉尼亚栎根系总长、表面积、体积均有不同程度增加,进一步说明盐胁迫促进了弗吉尼亚栎根系的生长和发育,特别是在高浓度盐胁迫下,弗吉尼亚栎能够通过扩大吸收面积以补偿对水分吸收的降低,有利于维持地上部对水分的需求。

盐离子的区隔化是耐盐植物维持细胞内的离子平衡的途径之一^[9],陈少良等^[19]研究发现,盐胁迫下胡杨改变了 Cl^- 在体内的分配模式,降低了 Cl^- 在叶片的分配比例,而将相对较多的 Cl^- 积累在根系中,有利于使根细胞水势下降,以保证水分的吸收,这是胡杨主动适应盐胁迫的反映。本文研究发现,弗吉尼亚栎体内的 Na^+ 主要积累于根部,叶片 Na^+ 含量很低;同时,盐胁迫降低了 Cl^- 在弗吉尼亚栎叶片的分配比例,这与前人研究结果一致。说明弗吉尼亚栎在盐胁迫下能够将相对较多的 Na^+ 和 Cl^- 集中在根系,避免了盐离子在地上部的大量积累,从而减少地上部的离子毒害,可以看做是弗吉尼亚栎对盐胁迫的主动适应。

土壤中由于过量盐离子(Na^+ 、 Cl^-)的存在,与营养元素的吸收产生竞争,降低了植物体内总体的营养水平^[24],盐胁迫下营养离子与盐离子的比值变化反映植物在盐胁迫下对营养元素和盐离子的相对吸收情况。营养元素与盐离子比值的下降来自于 2 个方面:一是组织中 Na^+ 和 Cl^- 浓度的净增加,二是营养元素水平的降低^[15]。试验发现,弗栎在盐胁迫下叶片 K^+ 和 NO_3^- 的浓度变化不大,并有小幅的增加,因此推断,叶片 K^+/Na^+ 和 NO_3^-/Cl^- 比值的下降主要原因是由于 Na^+ 和 Cl^- 浓度的净增加。在正常情况下, NO_3^- 的同化大部分在根系进行,而盐胁迫可能抑制了根系的对 NO_3^- 的同化和运输,导致 NO_3^- 在根系大量积累,减少了向茎部的运输;而叶片 NO_3^- 的浓度并未受到影晌,主要是由于叶片对 NO_3^- 的选择性吸收增强(图 5),这可能与叶片旺盛的代谢活动有关。

由于 Na^+ 和 K^+ 有相似的离子半径和水和能,两者之间会相互竞争转运体的同一结合位^[14],所以 Na^+ 往往利用 K^+ 的途径进入植物体内, Na^+ 和 K^+ 之间的相互竞争,造成了弗吉尼亚栎根系 K^+ 含量的明显下降,然而叶片 K^+ 浓度并没有下降,反而有所升高,推断与盐胁迫下弗吉尼亚栎根和茎的补偿作用以及叶片对 K^+ 选

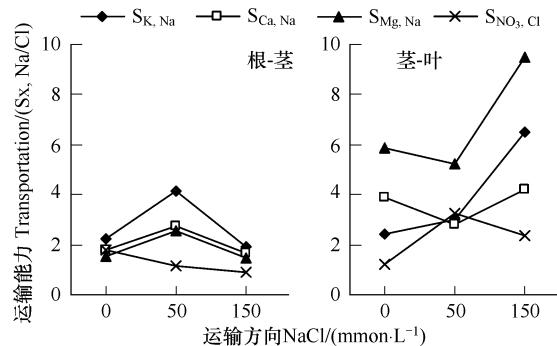


图 5 盐胁迫下弗吉尼亚栎地上部器官对矿质离子的选择性运输

Fig. 5 Selective transportation of ions in upper organs of *Q. virginiana* under NaCl stress

研究发现,50 mmol·L⁻¹ 的 NaCl 可以促进麻疯树幼苗株高生长和生物量积累。本文研究也发现,低浓度(50 mmol·L⁻¹)盐胁迫下,弗吉尼亚栎地上部和根系的生长明显增加,说明弗吉尼亚栎也具有类似盐生植物的某些特性;特别是根系,在高浓度盐胁迫下的生物量也明显增加,进一步说明弗吉尼亚栎根系对盐胁迫具有很强的耐受性,能够通过扩大生长量以平衡盐胁迫对根系吸收功能的损伤,这对于维持地上部的正常生长具有重要意义。

择性吸收能力增加有关,这与陈少良等^[19]对抗盐杨树的研究结果一致。由此可见,尽管盐胁迫抑制了根系对NO₃⁻和K⁺的吸收,但由于叶片对NO₃⁻和K⁺选择性吸收能力的增强以及根和茎的补偿作用,使叶片K⁺和NO₃⁻能够维持相对稳定的浓度,这对于维持叶片正常的生理功能具有重要意义。

Ca²⁺对于保持植物细胞膜的完整性和稳定性具有重要作用,近年来,胞内Ca²⁺水平作为植物信号传导中的重要第2信使,与ABA(脱落酸)、ROS(活性氧物质)等一起参与植物抗逆性的信号传递和表达被大量研究证实,与植物的耐盐性能力有重要关联^[25]。Chen等研究发现,盐胁迫可以促进胡杨对Ca²⁺和Mg²⁺的吸收^[26-27],本文研究发现,在低浓度盐胁迫下,根中Ca²⁺浓度有轻微增加,而Mg²⁺浓度变化不大(图2B和2C),但叶片Ca²⁺和Mg²⁺浓度明显下降,说明低浓度盐胁迫对Ca²⁺和Mg²⁺在根系的吸收影响不大,这对于维持根系细胞膜的稳定性具有重要意义。高浓度盐胁迫下,根系对Ca²⁺和Mg²⁺的相对吸收明显降低(图2B和2C),但叶片对Ca²⁺和Mg²⁺的选择性吸收能力有不同程度增加(图5),使Ca²⁺/Na⁺、Mg²⁺/Na⁺比值能够在高浓度盐胁迫下不致于下降过多,导致营养失衡。另外,营养离子与盐离子的比值在低浓度和高浓度盐胁迫之间差异不大,说明弗吉尼亚栎能够在高浓度盐胁迫下控制盐离子的吸收,维持相对稳定的离子比值,保持相对较好的营养状况,这可能也是弗吉尼亚栎耐盐的原因之一。

综上所述,弗吉尼亚栎对盐胁迫具有很强的耐受性,其耐盐性与根系对盐胁迫的适应性密切相关,根系的适应性主要通过两种补偿机制获得:一是盐胁迫下通过扩大吸收面积和生长量补偿根系吸收功能的降低;二是通过提高营养元素向地上部的运输能力补偿根系营养元素浓度的降低,保证地上部的正常生长,因此,地上部器官特别是叶片对K⁺、NO₃⁻的选择性吸收能力可作为评价弗吉尼亚栎耐盐性的重要指标。

References:

- [1] Wang Z Q, Zhu S Q, Yu R P, Li L Q, Shan G Z, You W R, Zeng X X, Zhang C W, Zhang L J, Song R H. Chinese Salt-affected Soils. Beijing: Science Press, 1993: 1-4,322-375.
- [2] Zhang H X, Liu Z X, Liu Q F. Seedling growth and salt tolerance of tree species under NaCl stress. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(5):2263-2271.
- [3] Harms W R. *Quercus virginiana* Mill. live oak//Burns R M and Honkala B H. Silvics of North America. Vol. 2 Hardwoods. Agric. Handb. 654. Washington D C: U. S. Department of Agriculture, Forest Service, 1990: 751-754.
- [4] Chen Y T, Chen Y C, Huang Y Q, Sun H J, Chen D F. Preliminary study on *Quercus virginiana* introduction in Eastern China. Forest Research, 2007,20(4):542-546.
- [5] Reeves B. Propagation of *Quercus virginiana* by cuttings. Combined Proceedings International Plant Propagators' Society, 2002, 52: 448-449.
- [6] Haller J M. *Quercus virginiana*: the southern live oak. Arbor Age, 1992, 12(5):30.
- [7] Wang S F, Chen Y T, Sun H J, Hu Y X. Growth and physiological changes of *Quercus virginiana* under salt stress. Ecology and Environment, 2008,17(2):747-750.
- [8] Parida A K, Das A B. Salt tolerance and salinity effects on plants:a review. Ecotoxicology and Environmental Safety,2005,60:324-349.
- [9] Yang S H, Ji J, Wang G. Effects of salt stress on plants and the mechanism of salt tolerance. World Science-Technology Rearch &Development, 2006,28(4):70-76.
- [10] Cramer R, Läuchli A, Epstein E. Effects of NaCl and CaCl₂ on ion activities in complex nutrient solutions and root growth of cotton. Plant Physiology, 1986, 81: 792-797.
- [11] Jia Y B, Feng Y. Differential response of root morphology to potassium deficient stress among rice genotypes varying in potassium efficiency. Journal of Zhejiang University B, 2008, 9(5): 427-434.
- [12] Pitman M G. Transport across the root and shoot/root Interaction. Staples R C and Toennissen G A ed. Salinity Tolerance in Plants. Milton: Wiley, 1984.
- [13] Bonser A M, Lynch J P, Snapp S. Effect of phosphorus deficiency on growth angle of basal roots in *Phaseolus vulgaris*. New Phytologist, 1996, 132: 281-288.
- [14] Blumwald E. Sodium transport and salt tolerance in plants. Current Opinion in Cell Biology,2000,12:431-434.
- [15] Parida A K, Mittra A B D B. Effects of salt on growth, ion accumulation, photosynthesis and leaf anatomy of the mangrove, *Bruguiera parviflora*. Trees, 2004, 18:167-174.

- [16] Levitt J. Response of Plants to Environmental Stress. 2nd ed. New York; Academic Press, 1980: 365-434.
- [17] Vicente O, Boscaiu M, Naranjo M A, Estrelles E, Bellés J M, Soriano P. Responses to salt stress in the halophyte *Plantago crassifolia* (Plantaginaceae). Journal of Arid Environments, 2004, 58:463-481.
- [18] Kohl K I. The effect of NaCl on growth, dry matter allocation and ion uptake in salt marsh and inland populations of *Armeria maritima* (Mill.) Eill D. New Phytologist, 1997, 135:213-225.
- [19] Chen S L, Li J K, Yin W L, Wang S S. Tissue and cellular K⁺, Ca²⁺ and Mg²⁺ of poplar under saline salt stress conditions. Journal of Beijing Forestry University, 2002, 24(5/6):84-88.
- [20] Chen J M, Zheng Q S, Liu Z P, Long X H, Liu L. Growing and photosynthetic response of *Jatropha curcas* L. seedlings to salt stress. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(3):1356-1365.
- [21] Srinivasarao C H, Benzioni A, Eshel A, Waisel Y. Effects of salinity on root morphology and nutrient and acquisition by Faba Beans (*Vicia faba* L.). Journal of the Indian Society Science, 2004, 52(2):184-191.
- [22] Yao J, Shi W M. Effect of salt stress on structure and growth of tomato seedling roots. Soils, 2008, 40(2):279-282.
- [23] He X J, Mu R L, Cao W H, Zhang Z G, Zhang J S, Chen S Y. AtNAC2, a transcription factor downstream of ethylene and auxin signaling pathways, is involved in salt stress response and lateral root development. The Plant Journal, 2005, 44:903-916.
- [24] Grattan S R, Grieve C M. Mineral element acquisition and growth response of plant grown in saline environment. Agriculture, Ecosystems & Environment, 1992, 38:275-300.
- [25] Cramer G R, Luchli A, Polito V S. Displacement of Ca²⁺ by Na⁺ from the plasmalemma of root cells. Plant Physiology, 1985, 79:207-211.
- [26] Chen S L, Li J K, Wang S S, Fritz E, Hüttermann A, Altman A. Effects of NaCl on shoot growth, transpiration, ion compartmentation and transport in regenerated plants of *Populus euphratica* and *P. tomentosa*. Canadian Journal of Forest Research, 2003, 33(6):967-975.
- [27] Chen S L, Fritz E, Wang S S, Hüttermann A, Liu Q, Jiang X. Cellular distribution of ions in salt-stressed cells of *Populus euphratica* and *P. tomentosa*. Forestry Studies in China, 2000, 2(2):8-16.

参考文献:

- [1] 王遵亲,祝寿泉,俞仁培,黎立群,单光宗,尤文瑞,曾宪修,张粹雯,张丽君,宋荣华.中国盐渍土.北京:科学出版社,1993: 1-4, 322-375.
- [2] 张华新,刘正祥,刘秋芳.盐胁迫下树种幼苗生长及其耐盐性.生态学报,2009,29(5):2263-2271.
- [4] 陈益泰,陈雨春,黄一青,孙海菁,陈丹凤.抗风耐盐常绿树种弗吉尼亚栎引种初步研究.林业科学研究,2007,20(4):542-546.
- [7] 王树凤,陈益泰,孙海菁,胡韵雪.盐胁迫下弗吉尼亚栎生长和生理生化变化.生态环境,2008,17(2):747-750.
- [19] 陈少良,李金克,尹伟伦,王沙生.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,2002,24(5/6):84-88.
- [20] 陈健妙,郑青松,刘兆普,隆小华,刘联.麻疯树(*Jatropha curcas* L.)幼苗生长和光合作用对盐胁迫的响应.生态学报,2009,29(3):1356-1365.
- [23] 姚静,施卫明.盐胁迫对番茄根形态和幼苗生长的影响.土壤,2008,40(2):279-282.