DOI: 10.20103/j.stxb.202312082681

唐佳莉,姬新颖,李敖,郑旭,张俊佩.盐胁迫对核桃幼苗解剖结构和营养元素的影响.生态学报,2024,44(15):6795-6810. Tang J L, Ji X Y, Li A, Zheng X, Zhang J P.Effects of salt stress on anatomical structure and nutrient of walnut seedlings. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44 (15):6795-6810.

盐胁迫对核桃幼苗解剖结构和营养元素的影响

唐佳莉,姬新颖,李 敖,郑 旭,张俊佩*

林木遗传育种全国重点实验室,国家林业和草原局林木培育重点实验室,中国林业科学研究院林业研究所,北京 100091

摘要:为揭示盐胁迫下不同核桃基因型的适应机制及耐盐性差异,筛选耐盐性较强的种资资源,研究了盐胁迫下3种不同基因型核桃幼苗叶、根解剖结构和营养元素的变化。以北加州黑核桃(J1)、杂种核桃'中宁异'(J2)、'新新2号'核桃(J3)一年生实生幼苗为材料,在盆栽条件下进行 NaCl 胁迫(0、50、100、200 mmol/L),研究幼苗叶、根解剖结构和 Na、K、Ca、Mg、Fe、Cu、Zn 含量的变化及其吸收、运输和分配特征。结果表明:盐胁迫下,J1 的叶片、上表皮、下表皮、栅栏组织和海绵组织的厚度、根维管束直径下降;J2 的叶片、上表皮、下表皮、栅栏组织、海绵组织和皮层的厚度、栅海比、组织紧密度、维管束和导管的直径、皮层厚度占径比随盐浓度的增加呈先增加后降低趋势;盐处理下,J3 的叶片、下表皮、栅栏组织的厚度、栅海比、皮层厚度占径比下降。随盐浓度的增加,Na 含量呈上升趋势,在 200 mmol/L 下大幅度增加,J1、J2、J3 叶中 Na 增幅为 412.00%、130.05%、577.08%;K、Ca、Mg、Fe、Cu、Zn 的吸收受到盐胁迫影响,K/Na、Ca/Na、Mg/Na 降低,其中 J2 叶的 K/Na、Mg/Na 降幅最小,营养元素转运能力高于J1 和 J3。核桃幼苗通过加强根输导组织对 K、Ca、Mg 的选择性吸收和运输能力,维持叶片的基本结构与功能,从而抵御盐胁迫。主成分分析与隶属函数相结合得出耐盐强弱依次为杂种核桃'中宁异'>、新新2号、核桃>北加州黑核桃。 关键词:盐胁迫;核桃;解剖结构;营养元素;K/Na

Effects of salt stress on anatomical structure and nutrient of walnut seedlings

TANG Jiali, JI Xinying, LI Ao, ZHENG Xu, ZHANG Junpei*

State Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding, Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation of the State Forestry and Grassland Administration, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

Abstract: The anatomical structure and nutrient content of three genotypes of walnut seedlings under salt stress were studied to reveal the response and adaptation mechanisms of salt stress and the differences in salt tolerance of different varieties. The annual seedlings of Northern California black walnut (*Juglans hindsii*) (J1), 'Zhongningyi' (*Juglans major* × *Juglans regia*) (J2), 'Xinxin No.2' (*Juglans regia*) (J3) were used as materials. The annual seedlings were treated with salt stress (0, 50, 100, 200 mmol/L NaCl) under pot conditions to study the microanatomical parameters of leaves and roots, and the changes of Na, K, Ca, Mg, Fe, Cu, Zn contents and their absorption, transportation and distribution characteristics in roots and leaves. The results show that: under salt stress, the thickness of leaves, upper epidermis, lower epidermis, palisade tissue, sponge tissue and root cortex, as well as the diameter of the root vascular bundle decreased in J1. The thickness to spongy tissue thickness, tissue tightness, diameter of root vascular bundle and root vessel, and the ratio of root cortex thickness to root diameter of J2 increased first and then decreased with the increase of salt concentration. Under salt stress, and the ratio of root cortex thickness, and the ratio of root cortex thickness.

基金项目:国家重点研发计划(2022YFD2200402)

收稿日期:2023-12-08; 网络出版日期:2024-05-24

^{*} 通讯作者 Corresponding author.E-mail: zhangjunpei@ caf.ac.cn

increase of salt concentration, the Na content showed an upward trend, which increased significantly at 200 mmol/L, and the Na content in J1, J2 and J3 leaves increased by 412.00%, 130.05% and 577.08% compared with the control. The absorption, transportation and distribution characteristics in roots and leaves of K, Ca, Mg, Fe, Cu and Zn were affected by salt stress, and K/Na, Ca/Na and Mg/Na decreased under salt stress, among which the decrease of Na/K and Mg/Na in J2 leaves was the smallest. The nutrient transport capacity of J1 was higher than that of J1 and J3. Walnut seedlings maintained the basic structure and function of leaves to resist salt stress by strengthening the selective absorption and transportation capacity of K, Ca and Mg by root transduction tissues. Combined with principal component analysis and membership function, the salt tolerance was in the order of hybrid walnut 'Zhongningyi' (*Juglans major × Juglans regia*)> 'Xinxin No. 2' (*Juglans regia*)>Northern California black walnut (*Juglans hindsii*).

Key Words: salt stress; walnut; anatomical structure; nutrient elements; K/Na

盐胁迫是影响植物生长和发育的重要环境因子之一[1]。若植株内过量的盐离子积聚,则会产生离子拮 抗效应,抑制并损害正常的新陈代谢功能,形态结构、解剖结构也将发生改变,从而造成植株严重畸形甚至死 亡^[2]。研究表明限制有害离子 Na⁺、Cl⁻从根部向地上部的转运,在地上部保持较低的 Na⁺/K⁺比值,选择性限 制离子运输是决定植物耐盐能力的重要因素^[3]。盐胁迫下,槲树(Quercus dentata)积累大量 Na⁺,K⁺降低,根 部 Na⁺/K⁺明显升高,叶中 Ca²⁺显著增加, Mg²⁺总体上呈降低趋势^[4]; 疏叶骆驼刺(Alhagi sparsifolia) 通过提高 K⁺向茎部的运输,抑制 Na⁺向地上部的运移,根部积累较多的 Na⁺,从而减轻对代谢旺盛器官的干扰^[5];沙枣 (Elaeagnus angustifolia)根、茎、叶中 Na⁺含量,K⁺—Na⁺、Ca²⁺—Na⁺选择性运输系数显著或大幅度增加,K⁺、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 含量、 K^+/Na^+ 、 Ca^{2+}/Na^+ 和 Mg^{2+}/Na^+ 比值则显著或大幅度下降^[6]。植物为了提高自身对不良环境的 适应能力,其结构形态也将发生变化^[7]。叶片作为植物生长发育过程中可塑性较强的器官,其解剖结构特征 的变化与植物的耐盐性密切相关^[8]。研究表明,盐胁迫下,葡萄(Vitis uinifera)叶肉表皮、栅栏组织、海绵组织 及叶片的厚度呈现增加趋势,栅海比呈降低趋势,细胞结构紧实度降低,疏松度增加^[9];平欧杂种榛(Corylus heterophylla × Corylus avellan) 叶片、上表皮、下表皮、栅栏组织和海绵组织厚度呈现出先增后降的特点^[10]。根 系与高盐度土壤直接接触,是被高盐度土壤直接破坏的部分^[11]。盐胁迫下,密胡杨(Populus talassica × Populus euphratica) 根韧皮部和木质部的厚度以及木质部导管孔径增加^[12];青绿苔草(Carex leucochlora) 根皮 层细胞变形,随盐胁迫时间延长,皮层死细胞数量增加,空腔数量和大小均增加^[13];铃铛刺(Halimodendron halodendron)、疏叶骆驼刺和胀果甘草(Glycyrrhiza inflata)的根皮层厚度占径比总体呈减少趋势,维根比总体 呈增加趋势[14]。由此可见,开展盐胁迫下叶、根解剖结构特征研究有助于进一步揭示植物对盐环境的响应与 适应机制。

核桃(Juglans regia)为胡桃科(Juglandaceae)核桃属(Juglans)乔木,是世界著名的四大干果之一^[15]。作 为重要的坚果和木本油料树种,核桃产业已成为中国许多地方的支柱产业,具有广阔的发展前景^[16]。为保证 国家粮油安全,"不与粮争地",选择弱盐碱地种植核桃,可扩大核桃种植面积,获得更多经济效益。我国盐渍 土面积大、分布广、类型多,总面积约 9913 万 hm^{2[17]}。这些土地长期处于荒芜、闲置状态,严重浪费土地资 源^[18]。目前,核桃非生物抗逆性研究主要集中在抗寒性^[19-20]和抗旱性^[21-22]优良砧木的选育和培育。前人 对核桃盐胁迫的研究主要集中在生理层面^[23-24],对盐胁迫下核桃解剖结构、离子平衡的盐适应机制和响应差 异的研究还鲜有报道。本试验通过研究核桃幼苗叶、根解剖结构和叶、根中 Na、K、Ca、Mg、Fe、Cu、Zn 元素的 吸收、运输和分配特征,开展耐盐机理研究,对筛选耐盐性较强的种质资源具有重要的现实意义。

1 材料与方法

1.1 试验材料

材料为3种不同基因型核桃种子:北加州黑核桃(Juglans hindsii)(J1),中国于美国引进树种,作为核桃

嫁接苗培育的优良砧木。杂种核桃'中宁异'(Juglans major × Juglans regia 'Zhongningyi')(J2),具有耐瘠 薄、抗逆性强、生长速度快以及嫁接亲和力高等特点。'新新2号'核桃(Juglans regia 'Xinxin No.2')(J3),新 疆优良核桃品种。种子采自新疆林科院佳木试验站种质资源库。

1.2 试验设计

试验在中国林业科学研究院温室进行,采用远程温湿度采集仪监测,5—8 月平均温度 24.47℃,透光度为 50%—60%,平均相对湿度 55%—85%。沙藏 3 个月的种子在 2022 年 5 月 1 号播于装满细河沙的圆柱形塑料 花盆(上口直径 18 cm、高度 25 cm),每盆 1 粒。幼苗正常管理 3 个月,待株高约 20 cm 进行盐处理。试验采 用随机区组试验设计,分 3 个试验区组,每个试验区组设置 4 个盐浓度梯度(0、50、100、200 mmol/L),每个梯度 12 盆。各梯度的 NaCl 溶液分 3 次加入,每次 100 mL,每隔 2 d 加入,共计 300 mL。盐溶液为相应质量的 NaCl 溶于 1/2 Hoagland 营养液。每隔 7 d 用 1/2 Hoagland 营养液浇灌 1 次,以保证营养供应。盆底垫塑料托盘,及时将渗出液又返还花盆中,确保盆中盐分总量。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 样品采集与处理

盐处理 30 d 后,上午 9:00—10:00,采集由上往下第 1—3 个复叶的第 2—5 枚健康成熟小叶,立即放入 FAA 固定液(70%乙醇 90 mL+甲醛 5 mL+乙酸 5 mL);将清洗干净且距离主根 3 cm 的一级侧根,立即放入改 良 FAA 固定液(70%叔丁醇 85 mL+35%—40%甲醛 5 mL+丙酸 5 mL+丙三醇 5 mL)^[25],用于解剖结构分析。 同时采集与解剖同一部位的根、叶样品,装入信封后编号用于营养元素含量测定。

1.3.2 解剖结构

叶片经 FAA 固定 24 h 以上,乙醇和二甲苯系列脱水、透明、浸蜡、包埋、切片(8 μm),甲苯胺蓝 O 染色,显微镜观察、拍照。每个处理观测 15 个视野,测定结构参数,并计算以下指标^[12]。

栅海比=栅栏组织厚度/海绵组织厚度

叶片组织结构紧密度=栅栏组织厚度/叶片厚度×100%

叶片组织结构疏松度=海绵组织厚度/叶片厚度×100%

一级侧根经改良 FAA 固定液在 4℃下固定 48 h 以上,通过软化、脱水、透明、浸蜡、包埋、切片(10 μm), 甲苯胺蓝 O 染色,显微镜观察、拍照。每个处理观测 15 个视野,测定结构参数,并计算以下指标^[26]。

维根比=维管束直径/根直径×100%

皮层厚度占径比=皮层厚度/根直径×100%

1.3.3 营养元素代谢特征

根、叶样品在 105℃烘箱杀青 20 分钟后,80℃烘至恒重,磨碎过 80 目筛,取 0.2 g 样品,12 mL 浓 HNO₃和 4 mL 30% H₂O₂高温消解,用等离子体发射光谱仪测定 Na、K、Ca、Mg、Fe、Zn、Cu 含量。计算根、叶 K、Ca、Mg 与 Na 比值,并按下列公式^[10]计算根、叶对营养元素吸收和选择性运输能力(*S_{x Na}*):

$$S_{X,Na} = \frac{\Pr\left[\frac{X}{Na}\right]}{R\left[\frac{X}{Na}\right]}, X$$
为各营养元素含量, $S_{X,Na}$ 值越大表示根控制 Na、促进 X 向叶的运输能力越强。

1.4 数据处理

原始数据用微软 Excel 2021 记录,导入 SPSS 26.0 软件进行了正态分布检验和方差齐性分析,数据符合正态分布,对符合方差齐性的参数用 Duncan 法进行显著性检验和多重比较,对不符合方差齐性的参数用 Dunnett T3 法进行显著性检验和多重比较。采用了广义线性模型(SPSS 16.0, SPSS Inc., Chicago)分析品种和浓度两个因素及其交互作用对各指标的影响。所有统计效应在 P<0.05 时被认为是显著性效应,结果以平均值±标准差表示。Origin 2022 进行 Pearson 相关系数分析并绘制相关系数图。SPSS 26.0 软件进行主成分分析分析。参考李佳迪^[27]的方法进行隶属函数分析,公式如下:

综合指标 $CI(X) = \sum_{1}^{n} [B_j \times Pr(m)_j], (j = 1, 2, 3 \dots n) \circ CI(X)$ 为综合指标值; B_j 为单项指标标准化的 值; $Pr(X)_j$ 为综合指标系数。

隶属函数值 $\mu(X_j) = \frac{X_j - X_{\min}}{X_{\max} - X_{\min}}, (j = 1, 2, 3 \cdots n) \circ \mu(X_j)$ 为隶属函数值; X_j 为第j个综合指标值; X_{\min}, X_{\max} 分别表示第j个综合指标的最小值和最大值。

权重
$$W_j = \frac{P_J}{\sum P_J}$$
。 W_j 为第 j 个综合指标权重; P_j 为第 j 个综合指标贡献率。
综合评价指标 $D = \sum [\mu(X_i) \times W_i]$

2 结果与分析

2.1 盐胁迫对叶片解剖结构的影响

盐处理下 J1 叶片、上表皮、下表皮、栅栏组织和海绵组织的厚度均低于 CK。J2 叶片、上表皮、下表皮、栅 栏组织和海绵组织的厚度均随盐浓度的增加呈先增后降趋势,50 mmol/L 时上表皮厚度显著高于 CK,增幅为 27.28%,50、100 mmol/L 时栅栏组织厚度显著高于 CK,盐处理对 J2 叶片、海绵组织和下表皮的厚度的影响不 显著。低盐处理下叶片结构仍保持完整,表现了对盐胁迫的适应性,高盐浓度下叶片整体皱缩、栅栏组织、海 绵组织的完整性遭到破坏(图 1)。J3 叶片、下表皮、栅栏组织的厚度大体上随盐浓度的增加呈下降趋势,J3 海绵组织和上表皮厚度随盐浓度的增加呈先增后降趋势。随盐浓度的增加,J1、J2 栅海比和结构紧密度均呈 先增后降趋势,结构疏松度呈先降后升趋势。J1 栅海比、结构紧密度在 50 mmol/L 达到最大值,而盐处理对 它们的影响不显著。J2 栅海比在 100 mmol/L 较 CK 增幅最大 72.94%,结构紧密度在 50、100 mmol/L 较 CK 分别显著增加了 35.31%、31.68%,结构疏松度在 100 mmol/L 较 CK 降低了 22.43%。J3 栅海比、结构紧密度 随盐浓度的增加呈先降后增趋势,结构疏松度在 50 mmol/L 增幅最大(图 2)。



Fig.1 Leaf anatomical structure diagram of 'Zhongningyi' seedlings under salt stress 放大倍数:10×4:比例尺:50 μm

2.2 盐胁迫对根解剖结构的影响

盐胁迫下根直径的变化与根维管束和皮层有关。50 mmol/L 时根直径、皮层厚度、维管束直径均达到最 大值,其中 J1 根直径、皮层厚度、根皮层厚度占径比较 CK 增幅分别为 25.31%、59.54%、27.31%。100、200 mmol/L 时 J1 根直径降低,同时维管束直径显著降低,导致根皮层厚度占径比显著高于 CK。盐处理对 J1 导 管直径的影响不显著。100 mmol/L 时 J2 维管束直径增幅下降,维根比达到最小值 36.89%,同时皮层细胞变 大,出现较多晶簇,皮层组织中有少量韧皮纤维(图 3)。200 mmol/L 时,皮层厚度增幅下降,皮层厚度占径比 下降,但与 CK 差异不显著,根组织破碎,皮层细胞形状发生改变,彼此堆积挤压呈不规则形状(图 3)。J2 导 管直径在 100 mmol/L 达到最大值 46.85 μm,较 CK 增幅 208.35%,导管数量也有所增加。J3 根直径增加与维

6798



图 2 盐胁迫下核桃幼苗叶片解剖结构参数



J1: 北加州黑核桃, Juglans hindsii; J2: 杂种核桃'中宁异', Juglans major × Juglans regia 'Zhongningyi'; J3: '新新 2 号'核桃, Juglans regia 'Xinxin No.2'; 不同小写字母表示处理间差异显著(P<0.05), NS表示 P>0.05, *表示 P<0.05, **表示 P<0.01, ***表示 P<0.01

管束直径有关,50 mmol/L 时维管束直径增幅 89.72%远高于皮层厚度增幅 18.37%,100 mmol/L 时根直径因 皮层厚度降低而降低,维管束直径较 CK 增加,导致维根比达到最大值 50.73%,皮层厚度占径比达到最小值 22.70%,200 mmol/L 时因根维管束直径、根皮层厚度降低导致根粗低于 CK。盐处理下 J3 导管直径显著高于 CK,100 mmol/L 较 CK 增幅最大 454.45%(图 4)。



图 3 盐胁迫下'中宁异'根解剖结构图 Fig.3 Root anatomical structure diagram of 'Zhongningyi' seedlings under salt stress 第 1 排(维管束解剖图)放大倍数:10×10,第 2 排(皮层解剖图)放大倍数:20×10;比例尺:50 μm

2.3 盐胁迫对营养元素变化的影响

2.3.1 盐胁迫对 Na、K、Ca、Mg 含量和 K/Na、Ca/Na、Mg/Na 的影响

由表1可知,Na含量随盐浓度的增加而增加。J1根、J2叶和根中Na含量在200 mmol/L时显著高于CK, 其他盐处理与 CK 差异不显著, J1 叶、J3 叶和根中 Na 含量在盐处理下均显著高于 CK。200 mmol/L 时 Na 含 量较 CK 增幅分别为 J1 叶 412.00%、J2 叶 130.52%、J3 叶 577.08%、J1 根 149.79%、J2 根 59.97%、J3 根 73.42%。根 Na 含量远远高于叶 Na 含量。随盐浓度的增加, 叶 K 含量呈先降后增趋势。盐处理下 J1 叶 K 含 量显著低于 CK。J2 叶 K 含量在 50 mmol/L 达到最小值 10.75 g/kg,显著低于 CK,根 K 含量呈增加趋势,200 mmol/L 时达到最大值 14.53 g/kg,显著高于 CK。J3 叶 K 含量在 100、200 mmol/L 较 CK 显著增加了 12.92%、 43.26%。盐处理对 J1、J3 根 K 含量的影响不显著。盐处理下 J1、J2 叶 Ca 含量较 CK 增加、J3 较 CK 下降,100 mmol/L 时 J1、J2 叶 Ca 含量达到最大值 14.43 g/kg、14.37 g/kg, 而 J3 达到最小值 11.37 g/kg, 其中 J2 叶 Ca 含 量与 CK 差异显著。盐胁迫对 J1 根 Ca 的影响不显著,显著降低 J2 根 Ca 含量, J3 根 Ca 含量在 200 mmol/L 时 显著低于 CK。随盐浓度的增加, J1 叶 Mg 含量呈先增后降趋势, J1、J2 叶 Mg 含量分别在 50、200 mmol/L 达到 最大值,均显著高于 CK。盐胁迫对 J2 根 Mg 含量的影响不显著,100、200 mmol/L 时 J1 根中 Mg 含量显著高 于 CK。J3 叶和根中 Mg 含量大致呈下降趋势,均在 200 mmol/L 达到最小值,显著低于 CK。盐处理下 K/Na 较 CK 降低,200 mmol/L 时 K/Na 较 CK 大幅度降低,降幅为 J1 叶 83.27%、J2 叶 64.18%、J3 叶 79.14%、J1 根 60.91% 、J2 根 21.84% 、J3 根 39.53% 。J1 、J2 叶和根中 Ca/Na 、Mg/Na 在 200 mmol/L 时显著低于 CK , J2 根 Ca/ Na、Mg/Na 在 50、100 mmol/L 时也显著低于 CK, J3 叶、根中 Ca/Na、Mg/Na 在盐处理下均显著低于 CK, 在 200 mmol/L达到最小值。

2.3.2 盐胁迫对 Fe、Cu、Zn 含量的影响

J1 叶、J2 根中 Fe 含量在 50 mmol/L 较 CK 显著增加, 而 100 mmol/L 较 CK 显著降低。J1 根中 Fe 含量在



Fig.4 Root anatomical structure parameters of walnut seedlings under salt stress

盐处理下的变化不显著。J2 叶 Fe 含量在盐处理下显著高于 CK,50 mmol/L 时较 CK 增幅最大 130.97%。 50 mmol/L 时 J3 叶 Fe 含量达到最小值,而根 Fe 含量达到最大值,均较 CK 差异显著。J1 叶、根中 Cu 含量分 别在 50、200 mmol/L 达到最大值 8.09 mg/kg、10.37 mg/kg。J2 叶、根中 Cu 含量呈先降后增趋势,在 100 mmol/L 达到最小值 7.21 mg/kg、12.13 mg/kg,而 J3 叶、根中 Cu 含量在 200 mmol/L 达到最小值 2.54 mg/kg、 14.82 mg/kg。盐处理下 J1 叶、根中 Zn 含量增加,根 Zn 含量显著高于 CK,叶 Zn 含量在 200 mmol/L 达到最大 值 51.29 mg/kg,显著高于 CK。J2 叶 Zn 含量呈先增后降趋势,根 Zn 含量呈先降后升趋势,分别在 50 mmol/L 达到最大值和最小值。J3 叶、根中 Zn 含量呈下降趋势,200 mmol/L 时达到最小值 40.80 mg/kg、23.50 mg/kg, 显著低于 CK(表 2)。双因素方差分析表明,浓度、基因型与浓度的交互作用对叶中营养元素含量和比值具有 显著作用,基因型、浓度、基因型与浓度的交互作用对根中营养元素含量和比值具有显著作用(表 4)。

			Tal	ble 1 Na、K	、Ca、Mg、K∕	∕Na, , Ca∕Na.	、Mg/Na in	leaf an root	of walnut se	edlings under	r salt stress				
東田加	hk th	Na/(,	g/kg)	K/(g	/kg)	Ca/(g	/kg)	Mg∕(ξ	ţ∕kg)	K	Va	Ca/	Na	Mg/	Na
蚕凶坐 Genotype	処理 Treatment	士	根	士	根	Ŧ	根	Ŧ	根	ᆂ	桹	눋	셵	눋	根
:		Leaves	Roots	Leaves	Roots	Leaves	Roots	Leaves	Roots	Leaves	Roots	Leaves	Roots	Leaves	Roots
lſ	CK	$0.47\pm0.03f$	$1.39 \pm 0.08 e$	$17.70\pm0.26 bc$	$12.38\pm0.23b$	$11.62{\pm}0.19\mathrm{bc}$	2.93±0.45c	5.37 ± 0.09 cd	1.44 ± 0.01 d	37.40±2.32c	$8.90{\pm}0.40a$	$24.56{\pm}1.60{\rm b}$	2.10±0.27abc	11.34±0.70b	1.04±0.06a
	50 mmol/L	$0.62\pm0.03e$	$1.53 \pm 0.01 e$	13.25±0.52d	11.66±0.42b	$12.68{\pm}0.71\mathrm{b}$	2.82±0.16c	6.18±0.01a	$1.42 \pm 0.10d$	21.30±1.21f	7.62±0.31a	$20.40\pm1.95c$	1.84±0.11ab	9.94±0.45bc	0.93±0.07a
	100 mmol/L	0.56±0.04e	1.86±0.48cde	· 14.77±0.13d	$12.38 \pm 1.52b$	14.43±0.14ab	$3.01\pm0.05c$	$5.67\pm0.03\mathrm{b}$	$1.53 \pm 0.03c$	26.52±1.72e	6.83±1.28acb	$25.92\pm 2.04b$	$1.69\pm0.45\mathrm{bc}$	$10.19{\pm}0.71\mathrm{bc}$	0.86±0.23a
	200 mmol/L	$2.43\pm0.04b$	$3.48\pm0.53\mathrm{b}$	15.19±0.25d	12.00±0.78b	13.56±0.73ab	$3.44\pm0.22\mathrm{bc}$	$5.46\pm0.12c$	$1.69{\pm}0.01\mathrm{bc}$	6.26±0.06h	$3.48{\pm}0.31\mathrm{bcd}$	$5.58\pm0.20e$	$1.01 \pm 0.22d$	2.25±0.02e	$0.49\pm0.08c$
J2	CK	0.34±0.10f	2.27±0.33d	$14.61{\pm}0.18\mathrm{d}$	$11.49\pm0.30b$	$10.59\pm0.34c$	5.56±0.48a	$5.79\pm0.08b$	$1.84{\pm}0.48{\rm bc}$	46.00±12.53a	$5.12\pm0.61b$	33.35±9.12a	2.47±0.32a	18.22±4.98a	0.81±0.07a
	50 mmol/L	$0.41\pm0.16f$	$2.81{\pm}0.27{\rm cd}$	$10.75\pm0.20e$	$11.97 \pm 1.62b$	12.47±0.32b	$4.01{\pm}0.76\mathrm{bc}$	5.86 ± 0.05 b	$1.82{\pm}0.48{\rm bcd}$	30.36±14.50d	$4.27{\pm}0.62{\rm c}$	35.23±9.86a	$1.43 \pm 0.28 b$	16.62±8.41a	$0.65\pm0.02b$
	100 mmol/L	0.53±0.33ef	2.98±0.58cde	, 14.20±2.84cd	13.46±1.71ab	14.37±1.08ab	$3.82\pm0.79\mathrm{bc}$	6.49±1.21a	$1.80{\pm}0.30{\rm bcd}$	32.91±15.52cde	s 4.59±0.27bc	32.23±3.81ab	$1.36{\pm}0.59{\rm bcd}$	15.04±6.78ab	$0.64\pm0.08b$
	200 mmol/L	0.78±0.05d	$3.63\pm0.12b$	$12.81{\pm}2.20\mathrm{de}$	14.53±0.69a	$13.56{\pm}1.80{\rm abc}$	$3.90\pm0.81\mathrm{bc}$	6.64±0.78a	$1.86{\pm}0.41\mathrm{b}$	16.48±2.36f	$4.00{\pm}0.14\mathrm{c}$	$17.60\pm 1.30c$	1.07±0.22d	8.60±1.41c	$0.51 \pm 0.05c$
J3	CK	0.43±0.06f	$2.76\pm0.11c$	16.48±0.23c	$9.47\pm0.10c$	14.82±0.64a	$6.67{\pm}0.10{\rm a}$	5.70 ± 0.06 bc	2.39±0.02a	$39.30\pm5.94bc$	3.44 ± 0.23 cd	35.24±4.50a	2.42±0.07a	13.59±1.99a	$0.87 \pm 0.03a$
	50 mmol/L	$0.77\pm0.02d$	4.17±0.03a	15.23 ± 0.26 cd	$9.56\pm0.89c$	13.76±0.27ab	6.86±0.69a	5.20 ± 0.08 cd	2.47±0.31a	19.70±0.89cf	$2.29\pm0.23d$	$17.80\pm0.85c$	$1.64\pm0.15c$	6.73±0.29c	0.59 ± 0.07 bc
	100 mmol/L	$1.03\pm0.01c$	4.57±1.01ab	$18.61{\pm}0.41\mathrm{b}$	$8.75\pm0.39c$	$11.37{\pm}0.35\mathrm{bc}$	6.04±0.09a	4.93 ± 0.12 cd	2.11±0.34a	18.00±0.61f	2.00±0.60d	11.00±0.46d	1.37 ± 0.33 bcd	4.77±0.17d	$0.47\pm0.04c$
	200 mmol/L	2.88±0.04a	4.78±0.93a	23.61±0.24a	$9.78 \pm 0.32c$	$12.70\pm0.06bc$	4.34±1.13b	$4.82{\pm}0.01\mathrm{d}$	1.77 ± 0.30 bcd	$8.20{\pm}0.17g$	2.08±0.34d	4.41±0.07f	$0.90\pm0.13d$	1.67±0.02f	0.37±0.03e
J1: 40	II州黑核桃, Jugle	ms hindsii; J2	:杂种核桃':	中宁异', Jugh	ans major × ,	Juglans regia	' Zhongningy	ⁱ ';J3:'新新	2号,核桃,,	luglans regia	Yinxin No.2	,;不同小写	字母表示处理	 国差异显著	£(P<0.05)

生 态 学 报

表1 盐胁迫下核桃幼苗叶、根中 Na、K、Ca、Mg 含量与 K/Na、Ca/Na、Mg/Na 比值

		Tuble 2 Te, Ou,	En content in icui t	a root of manue securings and r sate stress						
基因型	处理	Fe/(g/kg)	Cu∕(n	ng/kg)	Zn/(n	ng/kg)			
Genotype	Treatment	叶 Leaves	根 Roots	叶 Leaves	根 Roots	叶 Leaves	根 Roots			
J1	СК	$1.11 \pm 0.03 \mathrm{bc}$	$0.21{\pm}0.04{\rm de}$	4.76±0.11c	$7.25{\pm}0.65{\rm d}$	$42.49{\pm}1.60\mathrm{cd}$	$13.46 \pm 0.05 f$			
	50 mmol/L	1.47±0.11a	$0.27{\pm}0.04{\rm d}$	$8.09 \pm 0.51 \mathrm{b}$	$7.89{\pm}1.43{\rm d}$	$50.35{\pm}0.50{\rm b}$	$16.09{\pm}0.21\rm{de}$			
	100 mmol/L	$0.75{\pm}0.01{\rm d}$	$0.23{\pm}0.05{\rm d}$	$4.03{\pm}1.18\mathrm{d}$	$6.38{\pm}0.78{\rm d}$	44.68±2.21c	$15.33 \pm 0.52e$			
	200 mmol/L	$1.21 \pm 0.03 \mathrm{b}$	1±0.03b 0.38±0.13cde		$10.37{\pm}1.53{\rm cd}$	$51.29 \pm 3.33 \mathrm{b}$	$14.56{\pm}0.53{\rm cde}$			
J2	СК	$0.74{\pm}0.01{\rm d}$	$0.40 \pm 0.09 c$	10.15±0.30a	22.41±7.37a	$40.13 \pm 1.07 d$	$25.96 \pm 2.52c$			
	50 mmol/L	1.72±0.07a	$0.59 \pm 0.05 \mathrm{b}$	5b 8.82±0.87ab 15.76±2		64.17±3.41a	$16.68{\pm}2.80{\rm cde}$			
	100 mmol/L	$1.44\pm0.12ab$	b 0.31 ± 0.09 d 7.21 ± 0 .		12.13±3.59c	62.27±5.18a	$16.91{\pm}0.76\mathrm{d}$			
	200 mmol/L	1.52±0.11a	$0.40 \pm 0.06 c$	$7.73{\pm}1.94\mathrm{b}$	$15.19 \pm 3.65 \mathrm{b}$	$58.69{\pm}6.85{\rm ab}$	$22.47{\pm}0.37{\rm c}$			
J3	СК	$1.02 \pm 0.03 c$	$0.28{\pm}0.02{\rm d}$	$8.31 \pm 0.16 \mathrm{b}$	22.44±1.07a	$50.93{\pm}2.89\mathrm{b}$	$34.82 \pm 0.88a$			
	50 mmol/L	$0.71{\pm}0.01{\rm d}$	0.89±0.05a	$7.08 \pm 0.90 \mathrm{b}$	19.64±2.90a	$47.88{\pm}2.84{\rm bc}$	$29.00{\pm}3.08{\rm b}$			
	100 mmol/L	$1.01 \pm 0.02c$	$0.40{\pm}0.10{\rm cd}$	$3.84{\pm}0.64\mathrm{d}$	$15.42 \pm 1.30 \mathrm{b}$	$40.17 \pm 1.26 d$	$27.73{\pm}5.73\mathrm{b}$			
	200 mmol/L	$0.91 \pm 0.02 c$	$0.18 \pm 0.03 e$	2.54±1.25d	$14.82 \pm 1.61 \mathrm{bc}$	$40.80{\pm}0.71\mathrm{d}$	23.50 ± 3.93 c			

表 2 盐胁迫下核桃幼苗叶、根中 Fe、Cu、Zn 含量 Table 2 Fe, Cu, Zn content in leaf and root of walnut seedlings under salt stress

2.4 盐胁迫对营养元素选择性运输能力的影响

随盐浓度的增加,J1的 $S_{Ca,Na}$ 、 $S_{Mg,Na}$ 、 $S_{Cu,Na}$ 、 $S_{Zn,Na}$ 总体上呈先增后降趋势, $S_{Ca,Na}$ 、 $S_{Mg,Na}$ 、 $S_{Zn,Na}$ 在100 mmol/L 达到最大值, $S_{Cu,Na}$ 在50 mmol/L 时增幅最大。 $S_{K,Na}$ 、 $S_{Fe,Na}$ 呈下降趋势,200 mmol/L 时较 CK 降低了56.96%、69.44%。200 mmol/L 时 J1的 $S_{K,Na}$ 、 $S_{Ca,Na}$ 、 $S_{Mg,Na}$ 、 $S_{Fe,Na}$ 、 $S_{Cu,Na}$ 、 $S_{Zn,Na}$ 显著低于 CK,其他盐处理对营养元素转运能力的影响不显著。随盐浓度的增加,J2的 $S_{Ca,Na}$ 、 $S_{Mg,Na}$ 、 $S_{Fe,Na}$ 、 $S_{Cu,Na}$ 、 $S_{Zn,Na}$ 均呈先增后降趋势, $S_{K,Na}$ 呈下降趋势。盐处理下的 $S_{K,Na}$ 显著低于 CK。50、100 mmol/L 时 $S_{Ca,Na}$ 、 $S_{Fe,Na}$ 、 $S_{Zn,Na}$ 起著高于 CK。200 mmol/L 时 $S_{Mg,Na}$ 、 $S_{Cu,Na}$ 、 $S_{Fe,Na}$ 、 $S_{Zn,Na}$ 显著高于 CK。200 mmol/L 时 $S_{Mg,Na}$ 、 $S_{Cu,Na}$ 、 $S_{Zn,Na}$ 显著高于 CK。13 的 $S_{K,Na}$ 、 $S_{Ca,Na}$ 、 $S_{He,Na}$ 、 $S_{Cu,Na}$ 、 $S_{Zn,Na}$ 在盐处理下大幅度降低,除 $S_{Ca,Na}$ 在50、100 mmol/L 时与 CK 差异不显著外,其他处理下的营养元素转运能力均显著低于 CK, $S_{K,Na}$ 、 $S_{Ca,Na}$ 、 $S_{Zn,Na}$ 在200 mmol/L 较 CK 降幅最大,分别为76.88%、66.04%、80.92%、92.31%、79.87%(表3)。双因素方差分析表明,基因型、基因型与浓度的交互作用均对 $S_{K,Na}$ 、 $S_{Ca,Na}$ 、 $S_{Fe,Na}$ 、 $S_{Ca,Na}$ 、 $S_{Fe,Na}$ 、 $S_{Zn,Na}$ 具有显著作用,浓度对 $S_{K,Na}$ 、 $S_{Ca,Na}$ 、 $S_{Fe,Na}$ 、 $S_{Ca,Na}$ 、 $S_{Fe,Na}$ 、 $S_{Zn,Na}$ 具有显著作用,浓度对 $S_{K,Na}$ 、 $S_{Ca,Na}$ 、 $S_{Fe,Na}$ 、 $S_{Ca,Na}$

表 3 盐胁迫对核桃幼苗 $S_{K,Na}$ 、 $S_{Ca,Na}$ 、 $S_{Mg,Na}$ 、 $S_{Fe,Na}$ 、 $S_{Cu,Na}$ 、 $S_{Zn,Na}$ 的影响 Table 3 Effects of salt stress on $S_{K,Na}$ 、 $S_{Ca,Na}$ 、 $S_{Ma,Na}$ 、 $S_{Fe,Na}$ 、 $S_{Cu,Na}$ 、 $S_{Zn,Na}$ of walnut seedlings

					Cujita Engita		
基因型 Genotype	处理 Treatment	$S_{ m K,Na}$	$S_{ m Ca,Na}$	$S_{ m Mg,Na}$	$S_{ m Fe,Na}$	$S_{ m Cu,Na}$	$S_{\rm Zn,Na}$
J1	СК	$4.20{\pm}0.09{\rm d}$	11.84±1.94c	$10.90 \pm 0.07 \mathrm{c}$	$15.64 \pm 3.49 \mathrm{bc}$	1.94±0.22bc	9.27±0.33e
	50 mmol/L	$2.80{\pm}0.26{\rm de}$	$11.13 \pm 1.50c$	$10.78{\pm}1.02{\rm c}$	$13.59 \pm 2.45 c$	$2.58 \pm 0.48 \mathrm{b}$	$7.70 \pm 0.28 e$
	100 mmol/L	$3.96{\pm}0.70{\rm d}$	$15.97{\pm}3.60{\rm bc}$	$12.33{\pm}2.87{\rm c}$	$11.11 \pm 1.88c$	$2.18{\pm}1.13{\rm bc}$	$9.59{\pm}1.39{\rm de}$
	200 mmol/L	$1.81 \pm 0.16e$	$5.73{\pm}1.42\mathrm{d}$	$4.64 \pm 0.74 e$	$4.78{\pm}0.84{\rm d}$	$0.99{\pm}0.13{\rm cd}$	$5.03 \pm 0.58 \mathrm{ef}$
J2	СК	$9.30{\pm}1.66{\rm b}$	$13.92{\pm}1.62{\rm bcd}$	23.72±0.69a	$13.59{\pm}1.12{\rm bc}$	3.52±0.39a	$11.58{\pm}0.66{\rm d}$
	50 mmol/L	$7.55 \pm 0.50c$	23.93±5.50a	24.03±1.88a	22.88±2.38a	4.53±0.21a	29.55±1.36a
	100 mmol/L	$7.10{\pm}0.80{\rm c}$	24.76±5.50a	31.53±4.40a	34.25±3.27a	$3.96 \pm 0.09a$	24.87±1.03a
	200 mmol/L	4.11 ± 0.51 d	$16.79 \pm 4.05 \mathrm{b}$	$16.94 \pm 2.05 \mathrm{b}$	$18.72 \pm 3.08 \mathrm{b}$	$2.38 \pm 0.51 \mathrm{b}$	$12.28 \pm 1.87 \mathrm{c}$
J3	СК	17.31±2.69a	$14.56{\pm}1.80{\rm bc}$	23.72±3.40a	36.38±7.50a	$3.69 \pm 0.59a$	$14.56 \pm 2.29 \mathrm{b}$
	50 mmol/L	5.71 ± 0.52 cd	$10.92 \pm 1.56c$	$7.58{\pm}1.00{\rm d}$	$2.84 \pm 0.16e$	$1.29 \pm 0.11 c$	$5.95 \pm 0.89 \mathrm{e}$
	100 mmol/L	$9.50 \pm 2.60 \mathrm{b}$	$8.34 \pm 1.96c$	$10.29 \pm 1.11c$	11.28±0.51c	$1.10\pm0.31c$	$6.63 \pm 1.22 \mathrm{ef}$
	200 mmol/L	$4.00{\pm}0.73\mathrm{d}$	$4.94{\pm}0.62{\rm d}$	$4.53 \pm 0.39 \mathrm{e}$	$8.43{\pm}1.44{\rm cde}$	$0.28 \pm 0.15 d$	2.93±0.69f

 $S_{X,Na}$:根、叶对营养元素吸收和选择性运输能力, selective transportation index, X 为营养元素

	The the checks of genotype	the state		+ Date March
因子		基因型 C	浓度	基因型×浓度
Factors		Genotype	Concentration	Genotype× concentration
叶 Leaves	Na(g/kg)	0.11	0.23	10.90
	K(g/kg)	0.55	26.12 ***	3.18
	Ca(g/kg)	7.08 *	8.63 *	20.86 **
	Mg(g/kg)	4.43	32.91 ***	11.84
	Fe(g/kg)	3.28	51.17 ***	9.44
	Cu(mg/kg)	3.87	15.87 ***	5.44
	Zn(mg/kg)	23.52 ***	968.29 ***	145.11 ***
	K/Na	2.63	21.31 ***	31.53 ***
	Ca/Na	5.93	16.09 **	58.30 ***
	Mg/Na	7.56 *	8.05 *	47.46 ***
根 Roots	Na(g/kg)	139.70 ***	10.93 *	24.64 ***
	K(g/kg)	147.66 ***	90.43 ***	22.88 **
	Ca(g/kg)	226.07 ***	28.08 **	53.48 ***
	Mg(g/kg)	46.40 ***	1.81	16.67 *
	Fe(g/kg)	62.56 ***	155.32 ***	171.67 ***
	Cu(mg/kg)	126.85 ***	30.82 ***	25.61 ***
	Zn(mg/kg)	285.07 ***	33.58 ***	61.55 ***
	K/Na	286.08 ***	109.97 ***	109.07 ***
	Ca/Na	4.66	294.44 ***	154.38 ***
	Mg/Na	55.77 ***	239.29 ***	111.25 ***
营养元素转运能力	$S_{ m K,Na}$	56.79 ***	20.45 ***	70.42 ***
Selective transportation index	$S_{ m Ca,Na}$	24.86 ***	14.51 **	58.29 ***
	$S_{ m Mg,Na}$	33.13 ***	4.92	32.85 ***
	$S_{ m Fe,Na}$	55.49 ***	36.84 ***	156.68 ***
	$S_{ m Cu,Na}$	1.21	24.20 ***	1.37
	Sa. a	20.60***	8 81 *	40.46***

表 4 基因型和盐浓度及其交互作用对营养元素相关指标影响的双因素方差分析

表中数据为 F 值, *、** 和 *** 分别表示 0.05、0.01 和 0.001 水平差异性

2.5 盐胁迫对解剖和营养元素的综合评价

2.5.1 相关性分析

为判断解剖结构和营养元素之间的关系,对40个指标进行相关性分析(图 5)。解剖结构之间具有一定的相关性,上表皮、栅栏组织的厚度与叶片厚度、组织紧密度,海绵组织厚度与组织疏松度,根直径与维管束直径、根皮层厚度,叶片厚度、下表皮厚度、栅海比与维根比,上表皮厚度、结构疏松度与根维管束直径呈极显著正相关;栅海比与结构紧密度,维管束直径与皮层厚度占径比,皮层厚度与导管直径呈极显著负相关。营养元素之间具有较强的相关性,叶中 Na 含量与营养元素转运能力呈极显著负相关,营养元素转运能力之间呈极显著正相关。叶中 Mg 与叶中 Fe、Cu、Zn 呈极显著正相关。根中 K/Na 与根中 Ca、Mg、Cu、Zn 呈极显著负相 关,根中 Ca、Mg、Cu、Zn 之间呈极显著正相关。解剖结构和营养元素之间具有相关性。下表皮厚度与叶中 Na、Ca 含量呈极显著负相关,与叶和根中 K/Na、Ca/Na、Mg/Na 呈显著正相关。栅栏组织厚度与叶中 Mg、Fe、Zn 含量、根K 含量呈显著负相关,与根中 Fe 含量呈显著正相关。导管直径与根中 Zn 含量呈极显著负相关,

2.5.2 主成分分析

对根、叶的解剖指标和营养元素分别进行主成分分析。筛选级别变量特征值>1的4个主成分,叶中累积 方差贡献率达到81.286%,根中累积方差贡献率达到84.497%。叶的第一主成分(PC1)贡献率前2的是

6805



图 5 盐胁迫的核桃幼苗解剖结构参数与营养元素的相关性

Fig.5 Correlation between anatomical structure parameters and ion content of walnut seedlings under salt stress *表示相关性显著(P<0.05), **表示相关性极显著(P<0.001)

S_{Mg,Na}、S_{Cu,Na},第二主成分(PC2)贡献率前2的是栅栏组织厚度、叶片厚度,第三主成分(PC3)贡献率第1是栅 海比。根的第一主成分(PC1)贡献率前2的是根Ca、根Cu,第二主成分(PC2)贡献率前2的是S_{Cu,Na}、S_{Ca,Na}, 第三主成分(PC3)贡献率第1是根直径(图6)。上述指标可作为核桃幼苗的耐盐评价指标。

	Table 4	Total variance explained	of principal component							
	主成分 Principal component	特征值 Eigen value	方差贡献率/% Proportion of variance	累积方差贡献率/% Cumulative variance						
叶 Leaves	PC1	8.875	40.341	40.341						
	PC2	4.615	20.976	61.316						
	PC3	2.843	12.923	74.239						
	PC4	1.550	7.047	81.286						
根 Roots	PC1	5.702	33.539	33.539						
	PC2	4.673	27.490	61.029						
	PC3	2.771	16.301	77.330						
	PC4	1.218	7.167	84.497						

2.5.3 隶属函数分析及综合评价

表5可知,基于各综合指标的贡献率,叶的4个综合指标权重分别为0.496、0.258、0.159、0.087,J1、J2、J3







综合评价值 D 值分别为 0.44、0.71、0.47。根的 4 个综合指标权重分别为 0.397、0.325、0.193、0.085, J1、J2、J3 综合评价值 D 值分别为 0.40、0.76、0.68。结合叶、根的综合评价指标,表明各基因型耐盐性强弱排序为 J2> J3>J1。

3 讨论

3.1 解剖结构特征对盐胁迫的响应

叶片是植物进化过程中对环境变化敏感且可塑性较大的器官^[2]。有研究表明,叶片厚度增加有利于防止水分过分蒸腾^[28]。叶片表皮厚度增加,可以防止水分过多流失^[29]。栅栏组织增厚可以增加叶片对光能的

捕获机会,促进有机物合成,以维持植物正常新陈代谢,从而适应盐胁迫环境^[30]。海绵组织相对减少,有助于 CO₂等气体从气孔下室到光合作用场所的传导,提高植物对水分的利用率^[2]。本研究中,J2 叶片、表皮、栅栏 组织和海绵组织的厚度在低盐浓度下增加,高盐浓度下有所降低,而 J1、J3 叶片、栅栏组织和表皮的厚度总体 上呈下降趋势。叶片栅栏组织越厚,栅海比和结构紧密度越大,细胞排列会越紧实,植物耐盐性就越强;海绵 组织越厚,细胞排列会越疏松,植物耐盐性就越差^[31]。本研究中,J2 栅海比、结构紧密度在 50、100 mmol/L 时 显著增加,叶肉细胞排列紧密,J2 的耐盐性强于叶肉细胞排列疏松的 J1、J3。

		Table 5	The value	or compi	chensive	muex er	Λ , μ	, anu i		ut securing		
试验材料 Experiment material	处理 Treatment/ (mmol/L)	<i>CI</i> (1)	<i>CI</i> (2)	<i>CI</i> (3)	<i>CI</i> (4)	μ(1)	μ(2)	μ(3)	$\mu(4)$	D 值 D-value	均值 D Average D	综合排序 Order
J1-叶	0	0.336	1.026	0.333	0.420	0.470	1.000	0.560	0.072	0.587	0.470	3
J1-leaves	50	0.396	0.471	-0.214	0.460	0.536	0.416	0.000	0.076	0.380		
	100	0.373	0.619	0.018	0.210	0.511	0.571	0.238	0.047	0.443		
	200	0.044	0.246	0.333	0.707	0.153	0.179	0.560	0.106	0.220		
J2-叶	0	0.683	0.657	0.142	-0.185	0.847	0.612	0.364	0.000	0.636	0.697	1
J2-leaves	50	0.824	0.568	0.365	8.262	1.000	0.519	0.593	1.000	0.811		
	100	0.803	0.315	0.310	0.570	0.978	0.252	0.537	0.089	0.643		
	200	0.523	0.076	-0.119	0.350	0.674	0.000	0.098	0.063	0.355		
J3-叶	0	0.680	0.484	0.763	0.286	0.844	0.430	1.000	0.056	0.693	0.503	2
J3-leaves	50	0.173	0.884	0.220	0.820	0.293	0.851	0.445	0.119	0.446		
	100	0.133	0.825	0.034	0.121	0.250	0.788	0.255	0.036	0.371		
	200	-0.097	0.227	0.680	0.210	0.000	0.159	0.915	0.047	0.190		
权重 Weight						0.496	0.258	0.159	0.087			
J1-根	0	-0.103	0.475	0.749	-0.230	0.000	0.418	1.203	-0.392	0.335	0.402	3
J1-roots	50	-0.088	0.433	0.990	-0.344	0.200	0.371	1.468	-0.526	0.438		
	100	0.046	0.488	0.409	0.076	0.337	0.434	0.831	-0.030	0.433		
	200	0.094	0.099	0.727	0.227	0.387	-0.005	1.179	0.149	0.392		
J2-根	0	0.576	0.554	0.354	0.075	0.883	0.507	0.770	-0.030	0.662	0.764	1
J2-roots	50	0.391	0.825	0.980	0.369	0.694	0.813	1.456	0.318	0.848		
	100	0.334	0.866	0.743	0.316	0.635	0.859	1.196	0.255	0.784		
	200	0.282	0.474	0.842	0.403	0.581	0.418	1.305	0.358	0.649		
J3-根	0	0.868	0.612	0.662	-0.441	1.184	0.573	1.108	-0.642	0.816	0.679	2
J3-roots	50	0.607	-0.006	1.266	0.107	0.916	-0.124	1.770	0.007	0.666		
	100	0.578	0.073	0.697	0.031	0.886	-0.035	1.146	-0.083	0.555		
	200	0.380	-0.021	0.359	0.167	0.683	-0.141	0.776	0.079	0.381		
权重 Weight						0.397	0.325	0.193	0.085			

表 5 核桃幼苗综合指标 CI(X)、隶属函数值 $\mu(X)$ 和综合评价值 D

面对盐胁迫时,根系是最先感知并进行调整的器官^[32]。有研究发现,低盐胁迫下根的发育为植物提供营养,促进了植物量的增加^[33]。紫花苜蓿(*Medicago sativa*)随盐浓度增加,根部显著加粗,增强了根的吸收作用^[34]。这与本研究中根直径在50 mmol/L时增加类似,但200 mmol/L时J1、J3 根直径受到显著抑制,J2 根直径受到促进。根直径与维管束直径和皮层厚度有关。维管束直径增加有利于提高水分输导能力,在一定程度上稀释了组织中 Na⁺浓度,促进了营养物质和光合产物运输^[35]。导管直径与输水效率之间存在密切的关系,导管内径越大,木质部输送水分效率就高^[36]。本研究中盐处理下 J2 维管束直径和导管直径增加,J1 维管束直径在盐胁迫下降低。林双翼等^[37]在芙蓉菊(*Crossostephium chinense*)的研究中发现,盐胁迫下维根比增加,提高了根导管向上的输导能力,有利于水分吸收和纵向运输,缓解盐胁迫导致的生理性干旱,减少对生长的抑

制作用。本研究中,维根比与叶片厚度以及根维管束直径与叶片结构紧密度均具有显著正相关关系。J1、J3 叶片厚度在盐胁迫下降低可能受到根维管束向上运输水分效率降低的影响,J2 因为其向上运输水分能力的 加强,叶片结构受到的损害较小。皮层结构加厚可以有效阻止环境中有害或对植物不利的离子进入,防止植 物受到离子毒害^[1]。金贇^[26]在海刀豆(*Canavalia maritima*)的研究发现一定浓度盐分有利于海刀豆根部皮层 发育,超过一定界限,则会表现出抑制作用。这与本研究根皮层厚度的变化规律相似,盐胁迫下 J2 叶 Na 含量 低于 CK 与 J1、J3,可能与皮层增厚有关。

3.2 离子代谢特征对盐胁迫的响应

植物生长在盐胁迫环境下,根系会吸收大量的 Na⁺,造成离子毒害^[12]。为了减少高盐对植物的危害,植物通常会选择将盐离子排出或区隔到代谢不活跃的区域^[38]。本研究中根 Na 含量显著高于叶 Na 含量,说明核桃幼苗将 Na 集中在根中,同时低盐浓度下叶中 Ca、Mg、Fe、Cu、Zn 增加。这可能是幼苗将营养元素向上运输,增强地上与地下部分之间的渗透势差,进而维持正常生理功能^[39]。本研究中 J2 根 Na 含量的增幅低于 J1、J3,J2 能够更好的抑制对 Na 的吸收。Na⁺积累会破坏 K⁺吸收,K/Na 可以作为离子平衡状态的代表,反映盐胁迫下植物离子毒性程度^[40]。Amorim 等^[41]对葡萄砧木的研究认为葡萄砧木抗性与叶肉有更大的 Na 排斥和更大的 K 保留有关。本研究中,盐胁迫下 J1 叶对 K 吸收降低,J2、J3 叶对 K 吸收保持稳定或增强,说明 J2、J3 在盐胁迫下保持 K 含量稳定性比 J1 强,J2 叶 K/Na 降幅低于 J1、J3,说明 J2 可以通过增强对 K 吸收从而一定程度减轻盐离子毒害。高盐浓度下植物对 Na⁺的大量吸收直接干扰和抑制细胞质膜对 Ca²⁺、Mg²⁺的吸收和转运,造成离子失衡^[5]。本研究中,盐胁迫下 J1、J2 根 Ca 含量显著降低,叶 Ca 含量增加。郝汉等^[4]对槲树(*Quercus dentata*)的研究认为 Ca²⁺向上运输可能是稳定地上部分 K⁺、Na⁺平衡,适应盐胁迫的重要机制。Sara 等^[42]研究发现相对耐盐百日菊(*Zinnia marylandica*)品种根部和地上部分的 Mg 含量没有变化,盐敏感百日菊(*Zinnia elegans*)品种的根部 Mg 含量有所下降。本研究中,盐胁迫下 J1、J2 对 Mg 的吸收略微增强或保持稳定,而 J3 对 Mg 的吸收受到抑制。

微量营养元素参与植物细胞器的构成和功能^[29]。研究表明,低盐浓度下适应胁迫过程中急需补充相应的金属离子^[43],高盐浓度下生物量下降,元素含量在较少的生物量中积累升高^[44]。这与在 J1 中的研究结果类似。盐胁迫下 J2 叶中 Fe、Zn 含量大幅度增加,Cu 的吸收受到显著的抑制,这与郭家鑫等^[45]对盐处理下的棉花(Gossypium)的研究结果类似。J3 对 Cu、Zn 的吸收受到抑制,这与林武星等^[46]在台湾海桐(Pittosporum pentandrum)的研究结果类似。本研究中导管直径与根 Zn 含量呈极显著负相关,与叶 Zn 含量呈显著正相关,可能与导管直径增加将 Zn 向上运输有关。王瑞等^[47]认为抗盐葡萄砧木主要通过根系截留 Na 向地上部运输,加强对 K、Ca、Mg等选择性吸收,维持植株离子平衡,提高其抗盐能力。本研究中,J2 叶对 Ca、Mg 的选择吸收能力,根对 Na 的保留能力均强于 J1、J3,同时 200 mmol/L 浓度下 Ca、Mg、Fe 的转运能力高于 50、100 mmol/L 处理,这与王杰^[48]在胡杨(Populus euphratica)的研究结果类似^[48]。

3.3 核桃幼苗耐盐性综合评价指标

植物响应盐环境是一个复杂的过程,故采用单一指标评价植物耐盐性存在一定片面性^[49]。Ji^[24]等通过 主成分分析、隶属函数分析评估了盐胁迫下 4 种核桃基因型的 16 个指标,并对基因型进行了耐盐评价。张晓 晓等^[50]结合主成分分析和隶属函数法对 NaCl 胁迫处理下白榆(*Ulmus pumila*)品系的 11 个指标分析,客观地 反映了各参试品系的耐盐性,并筛选出 9 个关键指标。本试验通过主成分分析对叶中的 22 个指标、根的 17 个指标分别转换成 4 个彼此独立的综合指标,归纳出 *S_{Mg,Na}、S_{Cu,Na}、*栅栏组织厚度等 11 个关键筛选指标。通 过隶属函数和 *D* 值综合分析可知 J2>J3>J1。

4 结论

核桃幼苗通过增大根皮层厚度有效隔离了 Na 的吸收,同时根输导组织加强对 K、Ca、Mg 的选择性吸收和运输,维持叶片的基本结构与功能,从而抵御盐胁迫。综合考虑主成分分析和隶属函数分析结果,耐盐性排序

为:杂种核桃'中宁异'>'新新2号'核桃>北加州黑核桃。

参考文献(References):

- [1] 魏芝玲,韩元进,卜媛媛.木本植物逆境胁迫研究进展.分子植物育种,2020,18(7):2382-2387.
- [2] 李芳兰,包维楷.植物叶片形态解剖结构对环境变化的响应与适应.植物学通报,2005,40(S1):118-127.
- [3] Wang X P, Geng S J, Shi D C. Selective restriction of root to shoot ion transport by cotyledon node zone in *Kochia sieversiana* may contribute to its tolerance to salt and alkali stresses. Journal of Plant Nutrition, 2019, 42(7): 795-804.
- [4] 郝汉,曹磊,陈伟楠,胡增辉,冷平生.盐胁迫对槲树(Quercus dentata)幼苗离子平衡及其生理生化特性的影响.生态学报,2020,40 (19):6897-6904.
- [5] 罗瀚林,曾凡江,张波,刘波,赵生龙,高欢欢.疏叶骆驼刺适应盐渍生境的离子分布、吸收和运输特征.应用生态学报,2016,27(11): 3514-3520.
- [6] 刘正祥,张华新,杨秀艳,刘涛, 狄文彬. NaCl 胁迫下沙枣幼苗生长和阳离子吸收、运输与分配特性. 生态学报, 2014, 34(2): 326-336.
- [7] 谷俊, 耿贵, 李冬雪, 於丽华. 盐胁迫对植物各营养器官形态结构影响的研究进展. 中国农学通报, 2017, 33(24): 62-67.
- [8] Albaladejo I, Meco V, Plasencia F, Flores F B, Bolarin M C, Egea I. Unravelling the strategies used by the wild tomato species *Solanum pennellii* to confront salt stress: from leaf anatomical adaptations to molecular responses. Environmental and Experimental Botany, 2017, 135: 1-12.
- [9] 卢倩倩. 引入新疆的 10 个鲜食葡萄品种苗期耐盐碱性初步研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2022.
- [10] 罗达,吴正保,史彦江,宋锋惠. 盐胁迫对 3 种平欧杂种榛幼苗叶片解剖结构及离子吸收、运输与分配的影响. 生态学报, 2022, 42(5): 1876-1888.
- [11] Dissanayake B M, Staudinger C, Munns R, Taylor N L, Millar A H. Distinct salinity-induced changes in wheat metabolic machinery in different root tissue types. Journal of Proteomics, 2022, 256: 104502.
- [12] 刘莹. 密胡杨响应 NaCl 胁迫的解剖结构、生长生理特性及转录组与代谢组分析[D]. 阿拉尔: 塔里木大学, 2023.
- [13] Ren Z X, Shi J N, Guo A, Wang Y, Fan X F, Li R Z, Yu C X, Peng Z, Gao Y R, Liu Z Y, Duan L S. Melatonin mediates the regulation of morphological and anatomical traits in *Carex leucochlora* under continuous salt stress. Agronomy, 2022, 12(9): 2098.
- [14] 张瑞群,马晓东,王明慧,邢旭明. 盐旱胁迫对塔里木河下游三种植物幼苗根系解剖结构的影响. 新疆师范大学学报:自然科学版, 2014, 33(2):15-21.
- [15] 王磊,曹亚龙,孟海军,赵伟,张港港,韩轩轩,樊璐,卢战平,董兆斌,王根宪,吴国良.国内外核桃品种选育研究进展.果树学报, 2022, 39(12): 2406-2417.
- [16] Song D G, Pan K W, Zhang A P, Wu X G, Tariq A, Chen W K, Li Z L, Sun F, Sun X M, Olatunji O A, Zhang L. Optimization of growth and production parameters of walnut (*Juglans regia*) saplings with response surface methodology. Scientific Reports, 2018, 8: 9992.
- [17] 朱建峰, 崔振荣, 吴春红, 邓丞, 陈军华, 张华新. 我国盐碱地绿化研究进展与展望. 世界林业研究, 2018, 31(4): 70-75.
- [18] He L R, Luo Y H. Effects of long-term sand mixing ameliorating measures on soil salinity characteristics of saline-alkali land in northern Shaanxi.
 IOP Conference Series: Earth and Environmental Science, 2021, 781(2): 022084.
- [19] 王一峰,陈耀年,赵淑玲,王明霞,胡文斌,蹇小勇.叶面喷施钾、钙肥对核桃幼树抗寒性的影响.经济林研究, 2022, 40(3): 244-250.
- [20] 李惠,梁曼曼,赵爽,李保国,李寒,齐国辉.不同砧木对'绿岭'核桃抗寒性的影响.北方园艺,2017(3):25-31.
- [21] 刘丙花,赵登超,梁静,舒秀阁,贾明,王小芳.4个品种核桃砧木幼苗干旱生理响应及抗旱性评价.经济林研究,2020,38(1):11-19.
- [22] 季琳琳,陈素传,吴志辉,韩文妍,常君,张俊佩.基于叶片解剖结构的山核桃品种的抗旱性评价.经济林研究,2023,41(2):21-29.
- [23] Ji X Y, Tang J L, Zhang J P. Effects of salt stress on the morphology, growth and physiological parameters of Juglans microcarpa L. seedlings. Plants, 2022, 11(18): 2381.
- [24] Ji X Y, Tang J L, Fan W, Li B X, Bai Y C, He J X, Pei D, Zhang J P. Phenotypic differences and physiological responses of salt resistance of walnut with four rootstock types. Plants, 2022, 11(12): 1557.
- [25] 周乃富. 核桃芽接成活的组织学和转录调控机制研究 [D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2019.
- [26] 金贇.水盐胁迫对海刀豆幼苗生长及生理特性的影响[D].南宁:广西大学, 2022.
- [27] 李佳迪. 柳树苗期耐盐性综合评价与盐胁迫下叶片转录组分析[D]. 北京:中国林业科学研究院, 2020.
- [28] Yao X C, Meng L F, Zhao W L, Mao G L. Changes in the morphology traits, anatomical structure of the leaves and transcriptome in *Lycium* barbarum L. under salt stress. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1090366.
- [29] da Silva B R S, Lobato E M S G, dos Santos L A, Pereira R M, Batista B L, Alyemeni M N, Ahmad P, da Silva Lobato A K. How different Na⁺ concentrations affect anatomical, nutritional physiological, biochemical, and morphological aspects in soybean plants: a multidisciplinary and comparative approach. Agronomy, 2023, 13(1): 232.

- [30] Shen Z H, Cheng X J, Li X, Deng X Y, Dong X X, Wang S M, Pu X Z. Effects of silicon application on leaf structure and physiological characteristics of *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. and *Glycyrrhiza inflata* Bat. under salt treatment. BMC Plant Biology, 2022, 22(1): 390.
- [31] 闫森,熊韬,黄全生,吴婷,吴海波,赵准,胡国智.外源水杨酸对单盐胁迫下哈密瓜叶片解剖结构的影响.新疆农业科学,2022,59 (9):2123-2129.
- [32] 毛爽,周万里,杨帆,狄小琳,蔺吉祥,杨青杰.植物根系应答盐碱胁迫机理研究进展.浙江农业学报,2021,33(10):1991-2000.
- [33] Tugbaeva A S, Plotnikov D S, Ermoshin A A, Kiseleva I S. Antioxidant enzymes and cell wall formation in tobacco plants under salt stress. AIP Conference Proceedings, 2019, 2063(1).
- [34] 田晨霞, 张咏梅, 王凯, 张万. 紫花苜蓿组织解剖结构对 NaHCO3 盐碱胁迫的响应. 草业学报, 2014, 23(5): 133-142.
- [35] Gong Z Z, Xiong L M, Shi H Z, Yang S H, Herrera-Estrella L R, Xu G H, Chao D Y, Li J R, Wang P Y, Qin F, Li J, Ding Y L, Shi Y T, Wang Y, Yang Y Q, Guo Y, Zhu J K. Plant abiotic stress response and nutrient use efficiency. Science China Life Sciences, 2020, 63(5): 635-674.
- [36] 孙中元. 盐胁迫下四个竹种的适应性研究[D]. 北京:中国林业科学研究院, 2013.
- [37] 林双冀, 孙明. 耐盐种质芙蓉菊与6种菊属植物的营养器官解剖结构特征. 东北林业大学学报, 2017, 45(5): 62-69, 100.
- [38] 薛琼琼,赵露露,王云霞,赵猛.盐生植物耐盐性研究进展.中国野生植物资源,2021,40(5):60-65.
- [39] Tang X Q, Yang X Y, li H Y, Zhang H X. Maintenance of K⁺/Na⁺ balance in the roots of *Nitraria sibirica* pall. in response to NaCl stress. Forests, 2018, 9(10): 601.
- [40] Yan K, Cui J X, Zhi Y B, Su H Y, Yu S Y, Zhou S W. Deciphering salt tolerance in tetraploid honeysuckle (*Lonicera japonica* Thunb.) from ion homeostasis, water balance and antioxidant defense. Plant Physiology and Biochemistry, 2023, 195: 266-274.
- [41] Amorim T L, Santos H R B, Neto J B, Hermínio P J, Silva J R I, Silva M M A, Simes A N, Souza E, Ferreira-Silva S L. Resistant rootstocks mitigate ionic toxicity with beneficial effects for growth and photosynthesis in grapevine grafted plants under salinity. Scientia Horticulturae, 2023, 317:112053.
- [42] Yasemin S, Koksal N. Comparative analysis of morphological, physiological, anatomic and biochemical responses in relatively sensitive Zinnia elegans 'zinnita scarlet' and relatively tolerant Zinnia marylandica 'double zahara fire improved' under saline conditions. Horticulturae, 2023, 9 (2): 247.
- [43] 陈增焰,陈灿,袁锋,江传阳,金学伟,陈子川,林晗,吴承祯.施盐和磷对台湾相思幼苗光合作用及养分特征的影响.广西植物,2023, 43(4):596-605.
- [44] 王介华, 睢金凯, 崔令军, 石开明. AMF 对盐胁迫下桢楠生长和生理特性的影响. 中南林业科技大学学报, 2023, 43(6): 51-58.
- [45] 郭家鑫, 鲁晓宇, 陶一凡, 郭慧娟, 侯振安, 闵伟. 盐碱胁迫对棉花生长和养分吸收的影响. 干旱地区农业研究, 2022, 40(4): 23-32, 59.
- [46] 林武星,黄雍容,聂森,朱炜. 盐胁迫对台湾海桐幼苗营养吸收和可溶性总糖含量的影响. 西南林业大学学报, 2013, 33(2): 1-5.
- [47] 王瑞,史晓敏,张艳霞,吴轩,王宁,陈泽平,王振平. NaCl 胁迫下不同葡萄砧木耐盐性与其离子吸收、光合特性的关系.干旱地区农业研究, 2023, 41(3):114-126.
- [48] 王杰. 塔里木河上游胡杨体内离子分布、吸收和运输特征及其与土壤盐分关系[D]. 阿拉尔: 塔里木大学, 2023.
- [49] 贾文飞,魏晓琼,聂小兰,王颖,李金英,吴林.盐碱胁迫对越橘生理特性及叶片解剖结构的影响.西北农林科技大学学报:自然科学版,2022,50(5):115-126.
- [50] 张晓晓, 殷小琳, 李红丽, 苏丹, 贾淑友, 董智. NaCl 胁迫对不同白榆品系生物量及光合作用的影响. 生态学报, 2017, 37(21): 7258-7265.