

盐水和盐雾胁迫对异叶南洋杉幼苗生长、光合特性及离子分布的影响

梁育勤

(厦门市园林植物园, 福建 厦门 361003)

摘要: [目的] 研究异叶南洋杉(*Araucaria heterophylla*) 在盐水和盐雾胁迫下的生长适应性, 探讨其耐盐能力及耐盐机制, 为其在我国南方滨海城市的推广应用提供理论依据。[方法] 选取长势一致的异叶南洋杉 1 年生水培幼苗进行盐水胁迫及盐雾胁迫试验, 设置 6 个 NaCl 质量分数梯度(0, 0.7%, 1.4%, 2.1%, 2.8% 和 3.5%), 胁迫第 30 天统计其盐害情况, 并测定叶片最大光化学效率(F_v/F_m)、非光化学淬灭系数(NPQ)、光化学淬灭系数(q_p)以及 K^+ 、 Na^+ 、 Cl^- 3 种矿质离子在根、茎、叶中的质量分数, 计算 K^+/Na^+ 质量比及运输选择比($S_{K/Na}$)。[结果] 随着 NaCl 质量分数的增大, 两种盐胁迫处理下的盐害指数和盐害率均增大, 异叶南洋杉幼苗在盐水胁迫下的耐盐阈值为 2.18%, 在盐雾胁迫下的耐盐阈值为 3.02%; 相同 NaCl 质量分数下, 异叶南洋杉幼苗对盐雾胁迫响应快, 但盐水胁迫对异叶南洋杉幼苗生长危害重; 盐水胁迫下, 随着 NaCl 质量分数的增大, 根中 Na^+ 质量分数显著增大、 Cl^- 质量分数变化不显著、 K^+ 质量分数显著减小, 茎中 Na^+ 和 Cl^- 质量分数显著增大, K^+ 质量分数显著下降, 而叶中 Na^+ 、 Cl^- 质量分数均显著增大, 叶片 F_v/F_m 和 q_p 均显著下降, 而 NPQ 无明显变化; 盐雾胁迫下, 随着 NaCl 质量分数的增大, 茎、叶中 Na^+ 和 Cl^- 质量分数均显著增大, 茎、叶中 K^+ 质量分数变化不显著, 但根中 K^+ 质量分数有一定减小, 叶片的 F_v/F_m 和 q_p 下降不显著, NPQ 增大不显著。两种盐胁迫下, 异叶南洋杉幼苗根、茎、叶中的 K^+/Na^+ 质量比均显著减小, 根—茎的 $S_{K/Na}$ 在高盐处理下均显著增大。[结论] 异叶南洋杉是良好的滨海耐盐植物。盐水胁迫下通过根系阻止过多的 Cl^- 进入植物体, 并将进入体内的 Na^+ 、 Cl^- 积累到生长不活跃的茎部, 以减轻其在叶片等生长活跃部位的过量积累, 同时积极向叶运输 K^+ , 提高 K^+/Na^+ 质量比以减缓盐分对其生理代谢的伤害; 盐雾胁迫下则依靠叶片抵御盐分进入植物体内, 并将进入叶中 Na^+ 积极运往生长不活跃的茎部, 从而减轻盐分对叶的伤害, 同时提升叶片热耗散来减轻光抑制造成的危害。

关键词: 异叶南洋杉; 盐水胁迫; 盐雾胁迫; 幼苗生长; 光合特性; 离子分布

中图分类号: Q945.78

文献标志码: A

文章编号: 0438-0479(2025)05-0849-09

Effects of salt water and salt spray stress on seedling growth, photosynthetic characteristics and ion distribution of *Araucaria heterophylla*

LIANG Yuqin

(Xiamen Botanical Garden, Xiamen 361003, China)

Abstract: [Objective] *Araucaria heterophylla* was introduced into China in the early 20th century, and its landscaping application in South China coastal areas in recent years has shown good wind and salt resistance. In order to provide a theoretical basis for the popularization and application of *A. heterophylla* in coastal cities in southern China, and to study its growth adaptability under salt water and salt spray stress, and to explore its salt tolerance and corresponding mechanism, two types of salt stress tests were carried

收稿日期: 2024-01-07 录用日期: 2024-04-25

基金项目: 厦门市科技局社会指导性项目(3502Z20214ZD4002)

Email: 978152578@qq.com

引文格式: 梁育勤. 盐水和盐雾胁迫对异叶南洋杉幼苗生长、光合特性及离子分布的影响[J]. 厦门大学学报(自然科学版), 2025, 64(5): 849-857.

Citation: LIANG Y Q. Effects of salt water and salt spray stress on seedling growth, photosynthetic characteristics and ion distribution of *Araucaria heterophylla* [J]. J Xiamen Univ Nat Sci, 2025, 64(5): 849-857. (in Chinese)



out on the hydroponic seedlings of *A. heterophylla* with uniform growth. [Methods] The seeds of *A. heterophylla* germinated under non-salt stress condition. After one year of cultivation with 1/2 Hoagland nutrient solution, six NaCl mass fractions (0, 0.7%, 1.4%, 2.1%, 2.8% and 3.5%) were set for salt water and salt spray stress experiments. The damage to *A. heterophylla* seedlings was calculated after 30 d salt stress. The maximum photochemical efficiency (F_v/F_m), non-photochemical quenching coefficient (NPQ), photochemical quenching coefficient (q_p) of leaves, and the K^+ , Na^+ , Cl^- mass fractions in roots, stems and leaves, were also determined. [Results] Under the salt water and salt spray stress, with increasing NaCl mass fractions, the degree of damage to the aboveground parts and roots of the seedlings gradually increased; new roots reduced and blackened, leaf spots increased, branches gradually drooped and withered, and the salt damage index and rate increased. The salt tolerance threshold of *A. heterophylla* seedlings was 2.18% under salt water stress and 3.02% under salt spray stress. Under the same NaCl mass fractions, the seedlings of *A. heterophylla* responded more quickly to salt spray stress, but the salt water stress was more harmful to their growth. Under salt water stress, as the NaCl mass fractions increased; Na^+ mass fractions in roots increased significantly; Cl^- mass fractions did not change significantly, and K^+ mass fractions decreased significantly; in stems, Na^+ and Cl^- mass fractions increased significantly, while K^+ mass fractions decreased significantly; in leaves, Na^+ and Cl^- mass fractions all increased significantly; K^+/Na^+ mass ratio in roots, stems and leaves decreased significantly; transport selectivity ratio ($S_{K/Na}$) from roots to stems and from stems to leaves increased significantly; F_v/F_m and q_p in leaves decreased significantly, while NPQ did not change significantly. Under salt spray stress, Na^+ and Cl^- mass fractions in stems and leaves increased significantly with increasing NaCl mass fraction; K^+ mass fractions in stems and leaves did not change significantly, but K^+ mass fractions in roots decreased to a certain extent; K^+/Na^+ mass ratio in roots, stems and leaves decreased significantly; $S_{K/Na}$ from roots to stems increased while $S_{K/Na}$ from stems to leaves decreased significantly under high salt stress; F_v/F_m and q_p in leaves decreased non-significantly, and NPQ increased non-significantly. [Conclusion] Under salt water stress, *A. heterophylla* seedlings limit Cl^- entry into the plant through the roots, and accumulate Na^+ and Cl^- in inactive stems to reduce their excessive accumulation in actively growing parts such as leaves, and actively transport K^+ to leaves to increase K^+/Na^+ mass ratio, thereby reducing the damage of salt stress on physiological metabolism. The small and leathery needles of *A. heterophylla* do not easily capture water droplets, and the pores are covered with thick waxy fibers, both of which help resist the entry of salt spray. Under salt spray stress, the seedlings actively transport Na^+ entered from leaves to the inactive stems, thereby reducing the salt damage to leaves, while enhancing leaf heat dissipation to alleviate the harm caused by light suppression. In conclusion, *A. heterophylla* seedlings show good resistance to both salt water and salt spray. When the NaCl mass fraction in salt water is below 1.4% or in salt spray below 2.8%, the seedlings are mildly affected by salt damage and the roots can grow normally. It can be inferred that adult *A. heterophylla* have stronger salt tolerance, and can be popularized and applied in landscaping coastal cities of South China to obtain good landscaping effect.

Keywords: *Araucaria heterophylla*; salt water stress; salt spray stress; seedling growth; photosynthetic characteristic; ion distribution

滨海地区自然条件恶劣, 风大、沙多、缺(淡)水、土壤瘠薄、盐碱化严重, 存在着绿化材料种类少, 生态多样性脆弱等问题^[1]. 同时, 滨海地区由于受大风和海浪的动力作用, 形成无数含盐离子的水滴(盐雾), 在风力和重力的作用下, 沉降于植物的枝叶和茎杆上, 造成生理脱水, 严重时引起枯萎渍死^[2-3]. 滨海地区生长的植物同时承受土壤盐渍化和盐雾对其生长发育的影响, 给滨海城市园林绿化带来了一系列困难. 在滨海地区筛选出既能耐受土壤盐渍化又能耐受盐雾的园林绿化植物, 具有重大的经济与生态价值^[4].

异叶南洋杉(*Araucaria heterophylla*)是南洋杉科常绿乔木, 原产于澳大利亚的诺福克岛、菲利普岛^[5], 株形挺拔清秀, 是著名的园林观赏植物. 自20世纪引种以来, 我国福建、海南、广东等南方滨海省份有

少量应用, 取得了良好的绿化效果, 已有成熟母树可以采收种子. 目前国内尚未广泛应用, 且未见关于异叶南洋杉耐盐性的系统研究. 近年来许多学者基于植物生理学、细胞分子生物学、生态学等不同学科, 从植物整体、器官、组织和分子等不同层次研究了滨海植物的耐盐性^[6-7], 但这些研究以植物对盐碱土的适应性为主, 较少研究盐雾对植物的影响, 更少见将植物对盐碱土和盐雾的响应一起对比的研究. 本研究对1年生异叶南洋杉幼苗进行盐水与盐雾两种胁迫试验, 分析盐水与盐雾胁迫对异叶南洋杉生长、光合作用的影响, 以及 K^+ 、 Na^+ 、 Cl^- 在不同器官中的分布与运输情况, 探讨异叶南洋杉幼苗在盐水和盐雾环境下的适应性及耐盐机制, 以期对异叶南洋杉在我国南方滨海城市的推广应用提供理论依据.

1 材料和方法

1.1 材料与试剂

试验材料为异叶南洋杉 1 年生实生苗,种子来自厦门市园林植物园同一母株.试验用盐采用国药集团化学试剂有限公司生产的 NaCl(分析纯).水培营养液采用山东拓普生物工程有限公司生产的 Hoagland 营养液及其补充剂.

1.2 方法

1.2.1 幼苗培养

2021 年 7 月采集异叶南洋杉种子,将 KMnO_4 消毒后的种子播于 25 °C 的人工气候箱中,发芽并培育至有两对小枝时,转入人工气候室用泡沫板水培,每孔 1 株苗,在水培箱里用 1/2 Hoagland 营养液培养,每两周换一次培养液,人工气候室光照 2 800~3 000 lx,温度 25~28 °C.

1.2.2 盐胁迫处理

地球上海水中的盐质量分数平均接近 3.5%^[8],为寻找异叶南洋杉可耐受的盐度范围,本研究在 NaCl 质量分数 0~3.5% 范围划分 6 个梯度处理(0, 0.7%, 1.4%, 2.1%, 2.8% 和 3.5%),于 2022 年 7 月对异叶南洋杉 1 年生幼苗进行盐胁迫试验.选取长势一致(株高约 8 cm,已有 2 轮枝叶)的 1 年生幼苗,每个处理 3 个重复,每个重复 20 株,处理 30 d.试验在上述人工气候室里进行,定期观察幼苗的生长情况、受害情况.

1) 盐水胁迫组:将幼苗置于含盐的 1/2 Hoagland 营养液中水培,每箱处理液为 10 L,记录液面高度,每日观察补充营养液,保持液面高度及 NaCl 质量分数不变.

2) 盐雾胁迫组:将幼苗置于不含盐的 1/2 Hoagland 营养液中水培,每日用喷雾器均匀喷雾于叶片正面和背面,每次每株喷盐雾 20 mL,泡沫隔板上放置吸水纸,及时将滴落的盐液吸干,保证盐雾不会影响到根系.每日早(9:00)、晚(16:00)各喷 1 次.

1.3 指标测定

1.3.1 盐害指数和盐害率的测定

异叶南洋杉幼苗经盐胁迫处理后第 30 天,统计不同盐害分级下的植株数量,计算盐害指数和盐害率.根据异叶南洋杉幼苗盐害症状的表现,并参考前人的定级方法^[8-9]将异叶南洋杉幼苗的盐害分级标准定为:0 级,全株无明显盐害症状;1 级, <25% 叶片发黄;2 级, 25%~<50% 叶片发黄;3 级, 50%~<75%

叶片黄化,枝条下垂;4 级, ≥75% 叶片黄化,枝条枯萎或全株死亡.

$$\text{盐害指数} = \frac{\sum (\text{盐害级值} \times \text{该级盐害株数})}{(\text{盐害最高级值} \times \text{总株数})} \times 100\%$$

$$\text{盐害率} = \frac{\text{出现盐害症状株数}}{\text{总株数}} \times 100\%$$

1.3.2 离子质量分数的测定

将幼苗取出,用纯净水快速漂洗 3 次,用吸水纸擦干植物表面水分,每个处理按根、茎、叶 3 部分(子叶去除)分开,测定 K^+ 、 Na^+ 和 Cl^- 的质量分数. K^+ 、 Na^+ 的质量分数使用火焰光谱仪(上海仪电, FP 6410)测定; Cl^- 质量分数以分光光度法测定^[10].

K^+/Na^+ 质量比即 K^+ 质量分数与 Na^+ 质量分数的比值.植物对 K^+ 、 Na^+ 离子运输的选择性用选择比 $S_{\text{K}/\text{Na}}$ 表示^[11], $S_{\text{K}/\text{Na}}$ 为库器官 K^+/Na^+ 质量比与源器官 K^+/Na^+ 质量比的比值,其中源器官是指提供离子的器官(即选择性输出离子的器官),库器官是指接纳和储存离子的器官(即选择性输入离子的器官).

1.3.3 叶绿素荧光参数的测定

叶绿素荧光参数的测定采用生产的叶绿素荧光成像仪[IMAGING-PAM(MINI),德国 WALZ 公司]和相应的软件 ImagingWinGige.取质量分数为 0 和 2.8% 的 NaCl 处理组的异叶南洋杉各 3 株,于上午剪取上层小枝,经过 30 min 暗处理检测最大光化学效率(F_v/F_m)、非光化学淬灭系数(NPQ)和光化学淬灭系数(q_p).

1.4 数据分析

所有数据采用 SPSS24 软件及 Excel2013 软件进行分析,采用 GraphPad Prism 8 软件绘图.

2 结果与分析

2.1 两种盐胁迫对异叶南洋杉幼苗生长的影响

从表 1 和 2 可知:两种盐胁迫下,随着 NaCl 质量分数的增大,异叶南洋杉幼苗地上部分与根系的受害程度逐渐加重,新根减少、发黑,叶片病斑增多,枝条逐渐下垂、枯萎,盐害指数和盐害率增大.盐水胁迫下,根是主要受害部位,当 NaCl 质量分数 ≥2.1% 时,新根、新叶不再长出,老根慢慢发黑、腐烂,叶片出现大量病斑,枝条逐渐枯萎.而盐雾胁迫下叶是主要受害部位,根系受害较叶片轻,当 NaCl 质量分数 ≤2.8% 时,植株的根系仍能正常生长,新根不断长出;但新叶的生长自 NaCl 质量分数 ≥0.7% 时就开始减

少,当 NaCl 质量分数 $\geq 2.1\%$ 时新叶不再生长,大量叶片出现病斑,枝条逐渐萎焉、下垂。

此外,异叶南洋杉幼苗对盐雾胁迫的响应比盐水胁迫快.当 NaCl 质量分数较低(0.7%)时,盐雾胁迫组的叶片先发黄;当 NaCl 质量分数 $\leq 1.4\%$ 时,盐雾胁迫组的盐害指数、盐害率均大于盐水胁迫组,但盐害指数较小,属于轻度危害;而当 NaCl 质量分数 $\geq 2.1\%$ 时,盐水胁迫的盐害指数、盐害率均大于盐雾胁迫(3.5% NaCl 处理下,盐害率均为 100%),且盐害指数 $\geq 50\%$,为重度危害^[12],说明 NaCl 质量分数较高时

盐水胁迫对异叶南洋杉幼苗生长的危害比盐雾胁迫大。

以 6 个梯度处理的盐浓度为自变量,相应的盐害指数为因变量,通过 Excel 软件建立异叶南洋杉盐害评价的线性回归方程,盐水胁迫下的线性回归方程为 $Y=26.429X-7.8124 (R^2=0.9291, P=0.0314)$,盐雾胁迫下的线性回归方程为 $Y=17.792X-3.819 (R^2=0.9106, P=0.0283)$. 经计算可知异叶南洋杉幼苗在盐水胁迫下的耐盐阈值为 2.18%,在盐雾胁迫下的耐盐阈值为 3.02%,可见异叶南洋杉耐盐水和耐盐雾的能力都很强,是良好的耐盐植物。

表 1 两种盐胁迫 30 d 对异叶南洋杉幼苗生长的影响

Tab. 1 Effects of two types of salt stress on seedling growth of *A. heterophylla* for 30 d

处理	NaCl 质量分数/%	新根	新叶	全株	受害情况
盐水胁迫	0	100%植株新根旺盛	较多	良好	叶片未出现病斑,最高盐害等级为 0 级
	0.7	75%植株长新根	较多	较好	极少量叶片出现病斑,最高盐害等级为 1 级
	1.4	60%植株长新根	较少	较好	少量叶片出现病斑,最高盐害等级为 1 级
	2.1	无	无	一般	较多叶片出现病斑,最高盐害等级为 3 级
	2.8	无	无	差	大量叶片出现病斑,枝条枯萎,最高盐害等级为 4 级
	3.5	无	无	差	大量叶片出现病斑,枝条枯萎,最高盐害等级为 4 级
盐雾胁迫	0	100%植株新根旺盛	较多	良好	叶片未出现病斑,最高盐害等级为 0 级
	0.7	100%植株长新根	较少	较好	少量叶片出现病斑,最高盐害等级为 1 级
	1.4	100%植株长新根	较少	较好	较多叶片出现病斑,最高盐害等级为 1 级
	2.1	80%植株长新根	无	一般	大量叶片出现病斑,最高盐害等级为 3 级
	2.8	80%植株长新根	无	一般	大量叶片出现病斑,最高盐害等级为 4 级
	3.5	60%植株长新根	无	一般	大量叶片出现病斑,枝条下垂,最高盐害等级为 4 级

表 2 两种盐胁迫 30 d 异叶南洋杉幼苗的盐害指数和盐害率

Tab. 2 Salt damage index and salt damage rate of the seedlings of *A. heterophylla* under two types of salt stress for 30 d

处理	NaCl 质量分数/%	盐害指数/%	盐害率/%
盐水胁迫	0	0	0
	0.7	8.33	22.2
	1.4	13.9	55.6
	2.1	50.0	100
	2.8	77.8	100
	3.5	80.6	100
盐雾胁迫	0	0	0
	0.7	11.1	44.4
	1.4	16.7	66.7
	2.1	30.6	77.8
	2.8	36.1	88.9
	3.5	69.4	100

2.2 两种盐胁迫对异叶南洋杉幼苗不同器官中离子分布的影响

盐水胁迫下异叶南洋杉幼苗根、茎、叶中的 Na^+ 质量分数均随着 NaCl 质量分数的增大而总体增大,在 NaCl 质量分数较低(0.7%)时就与对照组出现显著差异,在 NaCl 质量分数为 2.8% 时达到最高值;且在 NaCl 质量分数 $\geq 2.8\%$ 时茎中的 Na^+ 质量分数远高于叶、根,达 2 倍以上[图 1(a)~(c)]. 推测高盐胁迫下大量的 Na^+ 贮存于茎中,以减少叶中 Na^+ 的质量分数,减轻 Na^+ 对叶片的毒害。

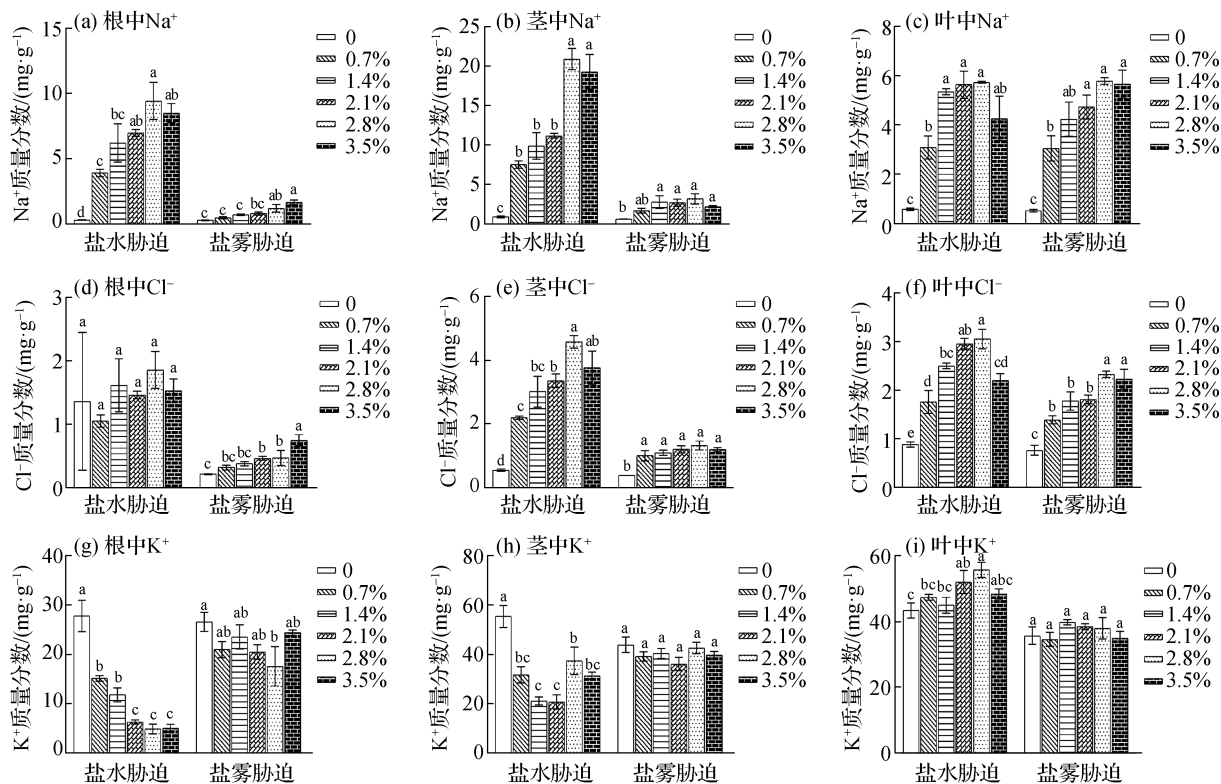
盐水胁迫下,异叶南洋杉幼苗茎、叶中 Cl^- 的质量分数随着 NaCl 质量分数的增大而总体增大,在 NaCl 质量分数较低(0.7%)时就出现显著差异;但根中的 Cl^- 质量分数与对照组并无显著差异[图 1(d)~(f)]. 推测其根系可能存在某种机制限制过多的 Cl^- 积累,以降低 Cl^- 对细胞的损伤。

盐水胁迫下,异叶南洋杉幼苗根中 K^+ 的质量分数随着 NaCl 质量分数的增大而减小,在 NaCl 质量分数较低(0.7%)时就出现显著差异;茎中 K^+ 的质量分数随着盐胁迫的增大先减小后增大,但均显著低于对照组;而叶中 K^+ 的质量分数随着盐胁迫的增大而总体略增大,并在 NaCl 质量分数为 2.1% 时出现显著差异,2.8% 时达到最高值[图 1(g)~(i)]. 推测环境中高 Na^+ 含量抑制了植物根对 K^+ 的吸收, Na^+ 对 K^+ 有拮抗作用^[13-14]. 盐水胁迫下根在从外界环境中吸收的 K^+ 含量减少的情况下还积极向茎、叶运输 K^+ 的机制,可能是异叶南洋杉幼苗抵抗盐水胁迫的一种策略.

盐雾胁迫下,异叶南洋杉幼苗根、茎、叶中 Na^+ 、 Cl^- 的质量分数随着 NaCl 质量分数的增大而总体增大,根中 Na^+ 、 Cl^- 质量分数分别在 NaCl 质量分数为 2.8%、2.1% 时与对照组出现显著差异,茎中 Na^+ 、 Cl^- 质量分数分别在 NaCl 质量分数为 1.4%、0.7% 时

与对照组出现显著差异,而叶中 Na^+ 、 Cl^- 质量分数在 NaCl 质量分数为 0.7% 时就与对照组出现显著差异[图 1(a)~(f)]. 异叶南洋杉幼苗根中 K^+ 质量分数随 NaCl 质量分数的增大而总体略减小[图 1(g)],在 NaCl 质量分数为 2.8% 时与对照组出现显著差异;而茎、叶中 K^+ 质量分数在各盐雾胁迫处理组与对照组无显著差异[图 1(h)~(i)].

盐雾胁迫中,盐离子是通过异叶南洋杉幼苗茎、叶上的气孔进入植物体的,由于叶的气孔数量较茎多,吸收的盐离子数量也较多,故叶中 Na^+ 、 Cl^- 质量分数最高,也最早出现显著差异. 异叶南洋杉幼苗的根没有直接接触盐雾,但根中 Na^+ 、 Cl^- 质量分数也随着 NaCl 质量分数的增大而增大,可见异叶南洋杉幼苗通过茎把盐离子往根部转移,并利用这些积累在根部的盐离子进行渗透调节,降低植物的水势,维持植物吸收水分的能力,以减少生理干旱^[15].



不同字母表示在不同 NaCl 质量分数的盐胁迫处理之间差异显著($P < 0.05$),下同.

图 1 盐水和盐雾胁迫下异叶南洋杉幼苗根、茎、叶中 Na^+ 、 Cl^- 和 K^+ 的质量分数

Fig. 1 Na^+ , Cl^- and K^+ mass fractions in the roots, stems and leaves of *A. heterophylla* seedlings under salt water and salt spray stress

2.3 两种盐胁迫对异叶南洋杉幼苗不同器官中 K^+/Na^+ 质量比和 K^+ 、 Na^+ 运输选择性的影响

盐胁迫影响了异叶南洋杉幼苗体内 K^+ 、 Na^+ 的

运输及分配. 由图 2 可知:盐水胁迫下,当 NaCl 质量分数为 0.7% 时,异叶南洋杉幼苗根、茎、叶中的 K^+/Na^+ 质量比均显著小于对照组,而后随着 NaCl 质量分数增大,各处理组之间 K^+/Na^+ 质量比的减小并不

显著. 可见, 盐水胁迫下大量 Na^+ 通过根系的吸收作用进入植物体, 由于 Na^+ 对 K^+ 的拮抗作用, 抑制了根系对 K^+ 的吸收, Na^+ 的输入及 K^+ 的输出导致根 K^+/Na^+ 质量比的减小; 同时根、茎中的 K^+ 开始往叶转移, 以利于叶片维持适宜的 K^+/Na^+ 质量比, 因此茎中的 K^+/Na^+ 质量比因 Na^+ 的移入和 K^+ 的移出而呈下降的趋势; 而叶的 K^+/Na^+ 质量比由于茎截留 Na^+ 且向叶输入 K^+ 而增大, 且大于根、茎中的 K^+/Na^+ 质量比.

盐雾胁迫下, 异叶南洋杉幼苗根、茎、叶中 K^+/Na^+ 质量比在低 NaCl 质量分数 (0.7%) 时就显著下降, 随着 NaCl 质量分数的增大, 根中 K^+/Na^+ 质量比持续显著下降, 而茎中 K^+/Na^+ 质量比呈不显著的先

降后升, 叶中 K^+/Na^+ 质量比呈不显著的下降. 盐雾胁迫下盐离子通过茎、叶的气孔进入植物体, 茎、叶中 Na^+ 质量分数显著增加, 最高达到对照组的 3 倍以上 [图 1(b) 和 (c)], 异叶南洋杉幼苗茎、叶为了维持渗透调节, 不断地把盐离子向根部运输, 大量 Na^+ 严重阻碍根从外界吸收 K^+ , 但根还是选择性地 K^+ 向茎、叶运输. Na^+ 的输入与 K^+ 的输出使根中 K^+/Na^+ 质量比显著下降; 而茎、叶中 K^+/Na^+ 质量比在 NaCl 质量分数较低 (0.7%) 时由于 Na^+ 的大量吸入而急剧下降, 并与对照组之间差异显著. 随着 NaCl 质量分数增大, 由于茎、叶向根输出 Na^+ 且根又选择性地 K^+ 输送到茎、叶, 各处理组之间茎、叶中 K^+/Na^+ 质量比差异不显著.

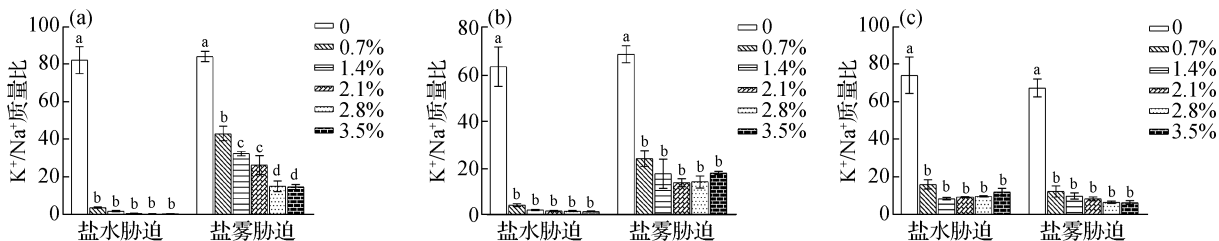


图 2 盐水和盐雾胁迫下异叶南洋杉幼苗根(a)、茎(b)、叶(c)中的 K^+/Na^+ 质量比

Fig. 2 K^+/Na^+ mass ratio in roots (a), stems (b) and leaves (c) of *A. heterophylla* seedlings under salt water and salt spray stress

从图 3(a) 可以看出: 盐水胁迫下, 异叶南洋杉幼苗中根—茎、茎—叶的运输选择比 $S_{\text{K}/\text{Na}}$ 均随着 NaCl 质量分数的增大而总体增大, 但根—茎 $S_{\text{K}/\text{Na}}$ 增大较缓慢, 直到 NaCl 质量分数为 2.8% 时才出现显著差异; 而茎—叶 $S_{\text{K}/\text{Na}}$ 在 NaCl 质量分数为 0.7% 时就出现显著差异, 说明盐水胁迫下根向茎、茎向叶运输 K^+ 的能力均有所提高, 以保证叶维持较高的 K^+/Na^+ 质量比, 从而减小盐害. 尤其是根系, 在高盐胁迫下从环境中吸收 K^+ 的能力显著下降, 但仍积极向地上部分输送 K^+ , 可见异叶南洋杉幼苗对 K^+ 有较强的运输选择性, 盐水胁迫下可以选择性地将 K^+ 运输到叶中, 以减

缓叶中 K^+/Na^+ 质量比的降低, 维持光合活性及生长能力.

从图 3(b) 可以看出: 盐雾胁迫下, 异叶南洋杉幼苗根—茎的运输选择比 $S_{\text{K}/\text{Na}}$ 随着 NaCl 质量分数的增大先不显著减小后显著增大, 说明当 NaCl 质量分数较高 ($\geq 2.8\%$) 时, 为了维持地上部分适宜的 K^+/Na^+ 质量比, 根加强了向茎运输 K^+ 的能力; 而茎—叶的运输选择比 $S_{\text{K}/\text{Na}}$ 随着 NaCl 质量分数的增大而总体呈减小趋势, 但直到 NaCl 质量分数为 3.5% 时才出现显著差异, 说明叶积极往茎运输 Na^+ , 茎作为 Na^+ 库积累大量的 Na^+ , 以减缓叶 K^+/Na^+ 质量比下降的速率.

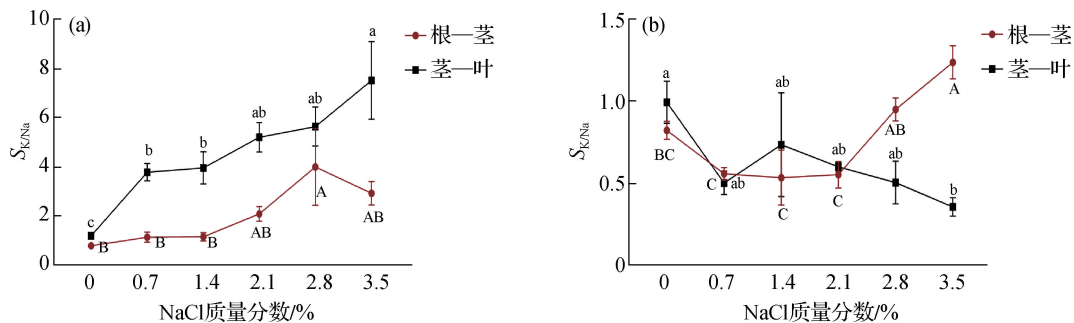


图 3 盐水(a)和盐雾(b)胁迫下异叶南洋杉幼苗不同器官的 $S_{\text{K}/\text{Na}}$

Fig. 3 $S_{\text{K}/\text{Na}}$ in different organs of *A. heterophylla* under salt water (a) and salt spray (b) stress

2.4 两种盐胁迫对异叶南洋杉幼苗叶绿素荧光参数的影响

F_v/F_m 为光合系统II(PSII)最大光化学效率,即植物光合潜能^[16]。从图4(a)可知,NaCl质量分数2.8%的盐水和盐雾胁迫下异叶南洋杉叶片的 F_v/F_m 均下降,盐水胁迫下的 F_v/F_m 降幅为42.42%,与对照组有显著差异,说明叶片出现较严重的光抑制;而盐雾胁迫下的 F_v/F_m 降幅为24.24%,与对照组无显著差异。

NPQ 反映植物耗散过剩光能为热的能力^[16]。从图4(b)可知,盐水胁迫下异叶南洋杉叶片的 NPQ 与对照组基本无差异;而盐雾胁迫下异叶南洋杉叶片的

NPQ 略增大,但与对照组无显著差异,说明盐雾胁迫下异叶南洋杉叶片的热耗散较盐水胁迫稍强,对叶片起到一定的保护作用。

q_p 反映 PS II 反应中心的开放程度,即植物光合活性的高低,其值越大说明 PS II 的光合活性越大^[16]。由图4(c)可知,NaCl质量分数为2.8%时,盐雾胁迫下的 q_p 略大于盐水胁迫下,说明盐雾胁迫下异叶南洋杉叶片的光合活性稍高于盐水胁迫。两种盐胁迫下异叶南洋杉叶片的 q_p 与对照相比均下降,盐水胁迫下的降幅为30.43%,与对照组有显著差异;而盐雾胁迫下的降幅为19.57%,与对照组无显著差异。

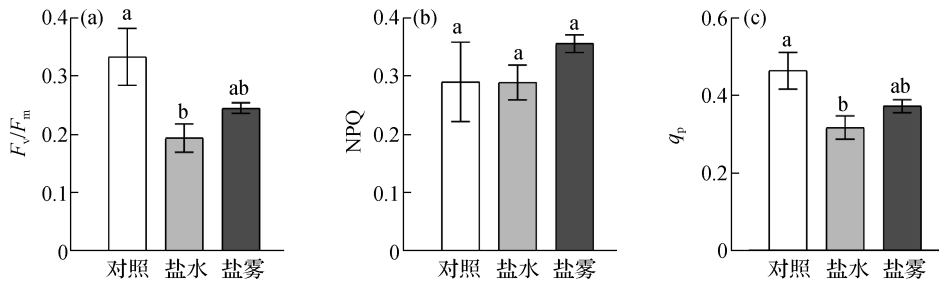


图4 2.8%盐水和盐雾胁迫对异叶南洋杉 F_v/F_m (a)、NPQ(b)和 q_p (c)的影响

Fig. 4 Effects of 2.8% salt water and salt spray stress on F_v/F_m (a), NPQ (b) and q_p (c) of *A. heterophylla*

3 讨论与结论

3.1 盐水和盐雾胁迫对异叶南洋杉幼苗生长的影响

植物的生长形态可以作为评判植物受盐胁迫的首要指标^[17]。异叶南洋杉幼苗受盐水胁迫时,地上部分的病症主要表现为叶片枯焦,枝条萎蔫,且病症从下层枝条发展到上层枝条,从枝条基部向先端发展。这些都与前人的研究结果一致^[2,18-19],说明盐水胁迫是通过根的吸收作用来影响植物生长的,根系吸收的盐分随蒸腾作用通过木质部经茎输送到叶,途径为根—茎—叶,路程长,速率慢,盐分在植物体内的分布为自下往上,由内向外,即距离源头大导管近的下层枝条、枝条基部的叶片先表现出受害症状。

一般来说,生长于盐渍环境中的植物会采取一切可能方式减少盐分到达叶片或繁殖器官。但在华南滨海地区,对于一些用含盐再生水喷灌的植物和生长于盐雾弥漫区的植物而言,由于植物的地上部分直接暴露于含盐环境,叶片的形态结构成为耐盐的关键因素^[2,20]。异叶南洋杉叶片的形态及特殊的气孔结构使其具有较强的抗盐雾能力,其针叶小且革质,不易挂

水,气孔上方还覆盖着蜡质原纤维^[21-22],这些都有利于抵御盐雾的进入。而叶脉是植物矿质离子在叶片内运输的主要通道,叶片内的矿质离子分布与叶脉类型有很大关系。异叶南洋杉的叶脉类型为平行脉,叶片从盐雾中吸收盐分,通过叶脉运输的途径为从吸收点到叶尖、叶缘,路程短,速率快,盐分主要积累到叶尖、叶缘,因此在盐雾胁迫下叶尖、叶缘较早表现出受害症状^[2,18]。盐水和盐雾胁迫下异叶南洋杉幼苗在盐害初期均是嫩叶叶尖最先出现病症,而叶尖或叶缘枯焦则是 Cl^- 毒害的典型症状^[2,18],推测盐胁迫下异叶南洋杉幼苗叶片以 Cl^- 毒害为主。

3.2 盐水和盐雾胁迫对异叶南洋杉幼苗光合特性的影响

对叶片的叶绿素荧光参数进行分析能够反映胁迫条件下植物光合器官的伤害程度^[23]。 F_v/F_m 与光合作用的净产率呈正相关,任何影响 PS II 效能的环境胁迫均会使 F_v/F_m 降低^[24],降幅越大说明叶绿体受到的伤害越严重。NPQ 反映的是 PS II 吸收的光能中不能用于光合电子传递而以热的形式耗散的部分;热耗散可以防御光抑制带来的破坏,是植物保护 PS II 免受伤害的重要机制^[25]。 q_p 反映的则是 PS II 反应中心吸收光能用于光化学电子传递的份额^[24]。本研究中,NaCl

质量分数 2.8% 的盐胁迫下,异叶南洋杉盐水处理组的 F_v/F_m 和 q_p 均比对照组显著降低,NPQ 无明显变化,而盐雾处理组的 F_v/F_m 、NPQ、 q_p 均与对照组无显著差异.可见,虽然盐水和盐雾胁迫均损伤了异叶南洋叶片中的叶绿体,使得光合活力和光合能力有所下降,但是盐水胁迫中叶片出现光抑制现象较盐雾胁迫严重.推测异叶南洋杉存在一定的机制来调节热耗散,以维持光合作用与光抑制作用之间的平衡,有待进一步研究.

3.3 盐水和盐雾胁迫对异叶南洋杉幼苗离子分布的影响

盐胁迫对植物的伤害方式主要有渗透胁迫、离子毒害和离子不平衡或营养缺乏,它们都与盐胁迫下植物对离子的吸收有直接或间接的关系^[26-27],可见,研究植物的耐盐机制可以从矿质营养角度研究植物对不同离子的吸收、运输、分配的调控机制.盐胁迫下,保持植物体及细胞内的离子平衡对维持正常生长至关重要,而离子的选择性吸收和区域化分布是实现离子平衡的重要途径^[28].植物可通过调控形态构建、离子转运及代谢等多种途径来响应盐胁迫,以维持机体正常生长发育^[15].决定树种耐盐能力的关键在于其对 Na^+ 、 K^+ 和 Cl^- 等离子的吸收,即限制 Na^+ 和 Cl^- 进入体内,并选择性地吸收 K^+ ,才能提高其耐盐能力.其中, Na^+ 和 Cl^- 对植物的危害较重,极易造成特殊离子效应的单盐毒害,同时对其他离子(如 K^+ 、 Ca^{2+})的吸收产生拮抗作用,使植株发生营养亏缺,并破坏渗透调节^[29-31]. K^+/Na^+ 质量比也是反映植物耐盐能力的一个重要指标,植物生长受抑制与植物组织内 Na^+ 的质量分数增大和 K^+/Na^+ 质量比降低有关^[32-34],维持叶片中较高的 K^+ 质量分数和较低的 Na^+ 质量分数是提高植物耐盐性的必要途径^[35].

盐水胁迫下,异叶南洋杉幼苗不同器官中 Na^+ 、 Cl^- 的质量分数以茎为最高,这与异叶南洋杉幼苗的茎偏肉质,含水量较大,有利于将盐分稀释到安全浓度水平有关^[28].异叶南洋杉幼苗抵抗盐水胁迫的策略主要是:通过根系阻止过多的 Cl^- 进入植物体,并将进入体内的 Na^+ 、 Cl^- 主要积累到生长不活跃的茎部,以减轻其在叶片等生长活跃部位的过量积累,同时积极向叶运输 K^+ ,提高 K^+/Na^+ 质量比以减缓盐分对其生理代谢的伤害.而异叶南洋杉幼苗抵抗盐雾胁迫的策略是:通过特殊的叶片形态及气孔结构抵御盐分进入植物体内,同时提升叶片热耗散来减轻光抑制造成的危害,并将进入叶片的 Na^+ 积极运往生长不活跃的茎部,同时根部积极向地上部分运输 K^+ ,从而减轻盐

分对地上部分的伤害.

$S_{\text{K}/\text{Na}}$ 值反映的是植物体中 K^+ 、 Na^+ 运输的选择性, $S_{\text{K}/\text{Na}}$ 值越大,说明植物体对 K^+ 运输的选择性越高,对 Na^+ 的截留能力越强^[36].两种盐胁迫下,异叶南洋杉幼苗根—茎的运输选择比 $S_{\text{K}/\text{Na}}$ 在高盐浓度时都显著上升,可见异叶南洋杉幼苗的根对 K^+ 具有很强的运输选择性.在高盐胁迫下,根部 K^+ 吸收受阻时,还积极向地上部分供应 K^+ ,以减轻对地上部分生长代谢的影响.异叶南洋杉幼苗对盐胁迫的适应性,与其根部对 K^+ 较强的选择性运输以及叶片维持较高的 K^+/Na^+ 质量比有密切关系,其全面机制还有待进一步研究.

综上,异叶南洋杉 1 年生幼苗具有较强的耐盐水与耐盐雾能力,在盐水胁迫下的耐盐阈值为 2.18%,在盐雾胁迫下的耐盐阈值为 3.02%.由于植物幼苗早期对盐分最敏感,随后的生长发育阶段耐盐性会增强^[17],可以推断异叶南洋杉成年个体的耐盐能力更强,可在同等环境下正常生长,取得良好的绿化效果.我国华南地区的气候适合异叶南洋杉的生长,加之其较强的耐盐能力和良好的抗风性,可以在我国华南滨海城市的园林绿化中推广应用.

参考文献:

- [1] 王文卿,陈琼.南方滨海耐盐植物资源(一)[M].厦门:厦门大学出版社,2013.
- [2] 林鹏.厦门马銮湾湿地及其生态重构示范区生态背景调查报告[M].厦门:厦门大学出版社,2003.
- [3] TESTER M, DAVENPORT R. Na^+ tolerance and Na^+ transport in higher plants[J]. Annals of Botany, 2003, 91(5):503-527.
- [4] 陈新,张宗文,吴斌.裸燕麦萌发期耐盐性综合评价与耐盐种质筛选[J].中国农业科学,2014,47(10):2038-2046.
- [5] FARJON A. A Handbook of the world's conifers (volume 1) [M]. Leiden:Koninklijke Brill NV,2010:200-201.
- [6] 梁育勤,黄小萍,陈佳纬.厦门 4 种南洋杉科植物的抗风性比较[J].福建林业科技,2017,44(3):139-142,147.
- [7] 卞阿娜,林鸣,王文卿.根系与叶片盐处理对枇杷幼苗生长及体内矿质元素分布的影响[J].植物生理学报,2015,51(3):273-279.
- [8] 梁育勤.盐胁迫对肯氏南洋杉幼苗生长及离子分布的影响[J].厦门大学学报(自然科学版),2023,62(1):144-150.
- [9] 胡爱双,吴雅琴,程和禾,等.八棱海棠耐盐株组培方法及其后代的耐盐性研究[J].中国果树,2020(6):12-15.
- [10] 周强,李萍,曹金花,等.测定植物体内氯离子含量的滴定法和分光光度法比较[J].植物生理学通讯,2007,43:

- 1163-1166.
- [11] 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[J]. 植物生理学报,2001,27(4):325-330.
- [12] 杨佳鑫,李庆卫,郭子燕,等. 3个梅花品种幼苗耐盐性综合评价[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2019,47(8):65-74.
- [13] GLENN E P, BROWN J J. Effects of soil salt levels on the growth and water use efficiency of *Atriplex canescens* (Chenopodiaceae) varieties in drying soil[J]. American Journal of Botany,1998,85(1):10-16.
- [14] 孟繁昊,王聪,徐寿军. 盐胁迫对植物的影响及植物耐盐机理研究进展[J]. 内蒙古民族大学学报(自然科学版),2014,29(3):315-318,373.
- [15] 谢颖悦,王琦,王春平,等. 植物响应盐胁迫的机制研究进展[J]. 激光生物学报,2022,31(5):398-403.
- [16] 王秀田,卢秋巍,苍晶,等. 低温驯化对冬小麦叶绿素荧光特性及抗氧化酶活性的影响[J]. 植物生理学报,2016,52(12):1959-1969.
- [17] 郎志红. 盐碱胁迫对植物种子萌发和幼苗生长的影响[D]. 兰州:兰州交通大学,2008:5-10.
- [18] 卞阿娜,林鸣,王文卿. 盐雾胁迫对榄仁幼苗生长及体内矿质元素分布的影响[J]. 生态环境学报,2014,23(11):1752-1758.
- [19] 王树凤,胡韵雪,孙海菁,等. 盐胁迫对2种栎树苗期生长和根系生长发育的影响[J]. 生态学报,2014,34(4):1021-1029.
- [20] HUMPHREYS M O, KRAUS M P, JONES R G W. Leaf surface properties in relation to tolerance of salt spray in *Festuca rubra* spp. *litoralis* (G. F. W. Meyer) aquire[J]. New Phytologist,1986,103(4):717-723.
- [21] GRIEVE A M, PITMAN M G. Salinity damage to Norfolk Island pines caused by surfactant III: evidence for stomatal penetration as the pathway of salt entry to leaves[J]. Plant Physiol,1978,5(3):397-413.
- [22] 梁育勤,卞阿娜,陈伯毅,等. 盐雾胁迫对肯氏南洋杉幼苗生长及离子分布的影响[J]. 植物生理学报,2023,59(9):1803-1810.
- [23] 冯玉龙,冯志立,曹坤芳. 砂仁叶片光破坏的防御[J]. 植物生理学报,2001,27(6):483-488.
- [24] 王振,丁印龙,董怡然,等. 三角梅对盐胁迫的响应研究[J]. 亚热带植物科学,2015,44(2):91-95.
- [25] 付晴晴,孙永江,翟衡,等. 盐胁迫对葡萄种间杂交砧木 F₁ 株系光合特性的影响[J]. 植物生理学报,2017,53(9):1640-1648.
- [26] GRIFFITHS M E. Salt spray and edaphic factors maintain dwarf stature and community composition in coastal sandplain heathlands[J]. Plant Ecology,2006,186(1):69-86.
- [27] LIN Y M, LI J, BAKKER J D, et al. Wind and salt spray alter tree shape and dry mass density in *Casuarina equisetifolia* L. [J]. Trees,2017,31(1):15-26.
- [28] 王东明,贾媛,崔继哲. 盐胁迫对植物的影响及植物盐适应性研究进展[J]. 中国农学通报,2009,25:124-128.
- [29] 罗达,吴正保,史彦江,等. 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[J]. 生态学报,2022,42(5):1876-1888.
- [30] 李品芳,侯振安,龚元石. NaCl 胁迫对苜蓿和羊草苗期生长及养分吸收的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2001,7(2):211-217.
- [31] CHEESEMAN J M. Mechanisms of salinity tolerance in plants[J]. Plant Physiol,1988,87(3):547-550.
- [32] CHAKRABORTY K, BHADURI D, MEENA H N, et al. External potassium (K⁺) application improves salinity tolerance by promoting Na⁺-exclusion, K⁺-accumulation and osmotic adjustment in contrasting peanut cultivars[J]. Plant Physiology and Biochemistry,2016,103(10):143-153.
- [33] 彭振. 棉花苗期耐盐和耐热的生理机制及其基因转录调控分析[D]. 雅安:四川农业大学,2016:47-49.
- [34] REJILI M, VADEL A, GUETE T, et al. Effect of NaCl on the growth and the ionic balance K⁺/Na⁺ of two populations of *Lotus creticus* (L.) (Papilionaceae)[J]. South African Journal of Botany,2007,73(4):623-631.
- [35] 朱蕾,田松,黄金侠,等. 植物对盐胁迫的响应及调控研究进展[J/OL]. 分子植物育种,2022. [2024-01-07]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20221116.1548.020.html>.
- [36] 王新英,史军辉,刘茂秀. NaCl 胁迫对胡杨和新疆杨幼苗体内 K⁺、Na⁺ 和 Cl⁻ 分布的影响[J]. 中国沙漠,2013,33(1):126-132.

(责任编辑:徐婷婷)