植物营养与肥料学报 2015,21(4): 993 - 1005 doi: 10.11674/zwyf.2015.0419
Journal of Plant Nutrition and Fertilizer http://www.plantnutrifert.org

钙对 NaCl 胁迫下马铃薯脱毒苗离子吸收、分布的影响

魏翠果[1], 陈有君[2], 蒙美莲[1*], 李鑫杰[3], 宋树慧[1], 任少勇[1], 肖 强[1]
(1 内蒙古农业大学农学院,内蒙古呼和浩特 010019;2 内蒙古农业大学生命科学学院,内蒙古呼和浩特 010019;
3 内蒙古科右前旗农业技术推广中心, 内蒙古兴安盟 137400)

摘要:【目的】马铃薯是对盐分较敏感的农作物,土壤盐渍化会严重影响马铃薯的生长发育及其产量和品质。有关钙对 NaCl 胁迫下马铃薯离子吸收、分布的研究较少。本文通过研究不同浓度 $CaCl_2$ 对 NaCl 胁迫下马铃薯脱毒苗离子吸收、分布和运输的影响,探讨钙对 NaCl 胁迫下马铃薯的调控机制,为盐渍土上马铃薯的生产提供理论依据与技术支持。**【方法】**以'克新一号'马铃薯品种为试验材料,采用组织培养方法,将 0、5、10、15 和 20 mmol/L $CaCl_2$ 与 0、25、50 和 75 mmol/L NaCl 分别添加到 MS + 2mg/L B_9 + 3% 蔗糖 + 0.9% 琼脂培养基中,制成不同处理组合的培养基。将继代培养的脱毒苗按单节茎段剪切接种到培养基中进行培养。接种 30 天时调查脱毒苗生物量和 Na^+、Cl^-、K^+、Ca^{2+}、Mg^{2+}、P 积累量,并分析 Na^+/K^+、Na^+/Ca^{2+}、Na^+/Mg^{2+} 比值及根系与茎叶的 $S_{K,Na}$、$S_{Mg,Na}$ 和 $S_{Ca,Na}$ 值,探讨离子吸收、运输及分布情况。**【结果】**NaCl 胁迫抑制马铃薯脱毒苗的生长,随 NaCl 胁迫浓度的增加,马铃薯脱毒苗鲜重、干重显著下降,各器官 Na^+ 和 Cl^- 含量极显著增加,K^+ 含量显著下降,Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 含量减少,茎、叶中 P 含量降低而根中 P 含量增加。Na^+/K^+、Na^+/Ca^{2+}、Na^+/Mg^{2+} 比值随 NaCl 胁迫浓度的增加而升高。随 NaCl 胁迫浓度的增加,马铃薯脱毒苗根系与茎叶的 $S_{K,Na}$ 和 $S_{Mg,Na}$ 值逐渐降低,$S_{Ca,Na}$ 值呈先升高后降低趋势。0、25 和 50 mmol/L NaCl 胁迫浓度下,以 10 mmol/L $CaCl_2$ 处理的马铃薯脱毒苗根、茎叶鲜重和干重最高,75 mmol/L NaCl 胁迫下以 15 mmol/L $CaCl_2$ 处理的马铃薯脱毒苗生物量最高。各 NaCl 胁迫浓度下,添加 $CaCl_2$ 后,马铃薯脱毒苗各器官 Na^+ 含量明显降低,Cl^- 含量显著增加,K^+、Ca^{2+}、Mg^{2+} 含量升高,P 含量先降低后升高。0、25、50 和 75 mmol/L NaCl 胁迫浓度下,添加适量 $CaCl_2$ 可明显降低马铃薯脱毒苗各器官 Na^+/K^+、Na^+/Ca^{2+}、Na^+/Mg^{2+} 比值,提高 $S_{K,Na}$、$S_{Mg,Na}$ 和 $S_{Ca,Na}$ 值,增强 K^+、Ca^{2+}、Mg^{2+} 向地上部的选择运输能力,抑制 Na^+ 向地上部的选择运输能力,维持细胞内离子平衡,缓解盐胁迫造成的营养亏缺。**【结论】**NaCl 胁迫下添加外源钙,能够有效改善马铃薯脱毒苗体内的离子平衡,促进营养吸收,Na^+ 向叶片选择运输能力降低,K^+、Ca^{2+}、Mg^{2+} 向地上部的选择运输能力增强,离子在各器官水平上的区域化分布发生改变是钙缓解盐胁迫的重要生理机制之一。

关键词: 马铃薯; 钙; NaCl 胁迫; 离子吸收分布
中图分类号: S532; S156.4 **文献标识码:** A **文章编号:** 1008-505X(2015)04-0993-13

Effects of calcium on ion absorption and distribution of virus-free potato seedlings under NaCl stress

WEI Cui-guo[1], CHEN You-jun[2], MENG Mei-lian[1*], LI Xin-jie[3], SONG Shu-hui[1], REN Shao-yong[1], XIAO Qiang[1]
(*1 College of Agriculture, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010019, China; 2 College of life, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010019, China; 3 Keyouqianqi, Inner Mongolia Agricultural Technology Promotion Center, Hinggan League 137400, China*)

Abstract:【Objectives】Soil salinization seriously affects the growth and development of potato, decreases its yield and quality. In this paper, the influence of different concentrations of $CaCl_2$ on the ion absorption, distribution and transportation of virus-free potato seedlings under the stress of NaCl was studied to explore the regulating mechanism of calcium against the NaCl stress of potato, providing a theoretical basis and technical support for the potato

收稿日期: 2014-04-02 **接受日期:** 2014-12-02
基金项目: 现代农业产业技术体系建设专项资金(CARS-10-P17)资助。
作者简介: 魏翠果(1987—), 女, 河南濮阳人,硕士研究生,主要从事马铃薯栽培生理研究。E-mail:weicuiguo0607@sina.cn
* 通信作者 E-mail:mmeilian@126.com

production in saline soil.【**Methods**】Tissue culture method was used with 'Kexin No. 1' as tested potato cultivar. The medium of MS + 2mg/L B9 + 3% sucrose + 0.9% agar was chosen and 0, 5, 10, 15 and 20 mmol/L $CaCl_2$ and 0, 25, 50 and 75 mmol/L NaCl were added to make treatment mediums. The subcultured virus-free seedlings were cut into single stem segments and inoculated 30 days. The biomass and Na^+, Cl^-, K^+, Ca^{2+}, Mg^{2+}, P accumulation of the virus-free seedlings were measured, and the ratios of Na^+/K^+, Na^+/Ca^{2+}, and Na^+/Mg^{2+} and the $S_{K,Na}$, $S_{Mg,Na}$and $S_{Ca,Na}$ values in root and stem were calculated.【**Results**】The growth of potato seedlings was inhibited under NaCl stress. With the increase of NaCl stress concentration, the fresh and dry weights of seedlings decreased significantly; the Na^+ and Cl^- contents increased significantly, K^+ content decreased significantly, Ca^{2+} and Mg^{2+} contents decreased in all the tested parts of seedlings; P contents were reduced in stems and leaves, but increased in roots. Consequently, the ratios of Na^+/K^+, Na^+/Ca^{2+} and Na^+/Mg^{2+} were increased, the $S_{K,Na}$, $S_{Mg,Na}$values in roots and stems gradually reduced, and the $S_{Ca,Na}$value increased first and then decreased. Addition of 10 mmol/L of $CaCl_2$ under the NaCl stress of 0, 25, 50 mmol/L, and 15 mmol/L of $CaCl_2$ under 75 mmol/L of NaCl increased the biomass accumulation of potato seedlings obviously. With the addition of $CaCl_2$, the Na^+ accumulation in seedlings obviously reduced, Cl^- content increased significantly, K^+, Ca^{2+} and Mg^{2+} contents increased, and P content decreased at first and then increased. Under all the NaCl stress treatments, the addition of suitable amount of $CaCl_2$ could effectively reduce the Na^+/K^+, Na^+/Ca^{2+}, Na^+/Mg^{2+} ratios in various organs of seedlings, improve $S_{K,Na}$, $S_{Mg,Na}$, $S_{Ca,Na}$ values, increase the selection of up ground transport of K^+, Ca^{2+} and Mg^{2+}, inhibit that of Na^+, maintain intracellular ionic balance and relieve the nutritional deficiency caused by salt stress.【**Conclusions**】Adding exogenous calcium under NaCl stress can effectively improve the ion balance of potato virus-free seedlings, promote the absorption of nutrients, reduce the transportation capacity of Na^+ to leaves, enhance the selection transport of K^+, Ca^{2+}, Mg^{2+} to aboveground, which is one of the physiological mechanisms for calcium alleviating salt stress.

Key words: potato; calcium; NaCl stress; ion absorption and distribution

据统计,中国盐渍土分布十分广泛,约有 2.7×10^7 hm^2,其中 7.0×10^6 hm^2 为农田[1]。近年来,随着工业的发展,灌溉用水的质量不断下降,土壤盐渍化有不断加强的趋势[2]。马铃薯是对盐分较敏感的作物,土壤盐渍化会严重影响马铃薯的生长发育及其产量和品质[3-4]。据报道,NaCl 胁迫能抑制安第斯马铃薯种的匍匐茎生长[5]。Levy 等[6]在以色列一个干旱沙漠地区的沙质土壤上种植 10 个地中海地区普遍栽培的马铃薯品种,以淡水(EC = 2.35 dS/m)、当地含盐井水(EC = 5.1 dS/m)和当地富含 NaCl 井水(EC = 8.5 dS/m)进行浇灌处理,结果发现,中度盐胁迫下马铃薯'Mondial'品种鲜薯产量较对照降低 28%,高盐度胁迫下马铃薯'Charlotte'鲜薯产量较对照降低 41%。内蒙古是中国马铃薯生产的主要省区,2011 年马铃薯播种面积达 $7.127 \times 10^5 hm^2$,居全国首位。但是,内蒙古自治区盐土面积较大,约为 1.254×10^6 hm^2,约占全区土地面积的 0.42%[7],盐渍化土壤给马铃薯生产发展造成一定影响。

应用外源物质被认为是一种有效调控植物耐盐性的重要手段。对植物而言,Ca^{2+} 不仅作为一种必需的营养元素,更重要的是作为耦联胞外信号与胞内生理反应的第二信使。当植物受到外界环境刺激时,细胞中 Ca^{2+} 浓度会出现变化,引起一系列保护性生理反应,从而减轻环境胁迫对植物体的伤害[8]。外源 Ca^{2+} 可以增强植物的抗盐性,这已在玉米[9]、水稻[10]、番茄[11]等植物上得到证实。本实验室之前已初步研究了 Ca^{2+} 对马铃薯抗盐性的调控作用,结果发现在 50 mmol/L NaCl 胁迫下添加 10 mmol/L $CaCl_2$ 可使马铃薯脱毒苗株高、茎粗、叶片数、茎叶干重及根干重较对照分别增加 43.47%、16.11%、7.27%、76.76% 及 14.29%[12]。本研究在此基础上,进一步开展盐胁迫下钙对马铃薯营养元素吸收和分布的影响的研究,探讨 Ca^{2+} 对马铃薯调控的生理生化基础,为马铃薯耐盐品种的筛选和耐盐栽培技术的制定提供理论依据和技术参考。

1　材料和方法

1.1　试验设计

供试马铃薯品种为'克新一号',脱毒苗由内蒙古农业大学马铃薯研究室提供。试验设 NaCl 和 $CaCl_2$ 两个因素,NaCl 设 0、25、50、75 mmol/L 4 个浓度,$CaCl_2$ 设 0、5、10、15、20 mmol/L 5 个浓度,共组成 20 个处理组合,每处理重复 3 次。按设计的处理浓度把 NaCl 和 $CaCl_2$ 分别添加到 MS + 2 mg/L B_9 + 3% 蔗糖 + 0.9% 琼脂培养基中,制成不同处理组合的培养基。将继代培养的脱毒苗按单节茎段剪切到培养基中进行培养。培养瓶直径 6.5 cm,每瓶装 50 mL 培养基,接入 30 个茎段,每个处理 20 瓶。培养温度为 25 ± 1℃,光照强度为 2000 lx,每天光照 15 h。培养 30 d 时测定茎叶和根鲜重、干重,每处理测定 60 株,同时取根、茎、叶干样测定离子含量。

1.2　测定项目与方法

Na^+、K^+ 含量采用火焰光度计法[13],Ca^{2+}、Mg^{2+} 含量用原子吸收法进行测定,P 含量采用钼蓝比色法,Cl^- 含量采用 $AgNO_3$ 滴定法[14]。

采用杨敏生等[15]对根系中 K^+、Na^+、Ca^{2+}、Mg^{2+} 向地上部分运输的选择性的计算方法,运输选择系数($S_{K,Na}$运输,$S_{Ca,Na}$运输,$S_{Mg,Na}$运输)的计算公式如下:

$S_{K,Na}$运输 = (根系 Na^+/K^+)/(茎叶 Na^+/K^+)

$S_{Ca,Na}$运输 = (根系 Na^+/Ca^{2+})/(茎叶 Na^+/Ca^{2+})

$S_{Mg,Na}$运输 = (根系 Na^+/Mg^{2+})/(茎叶 Na^+/Mg^{2+})

采用 Microsoft Excel 2003 对数据进行预处理。利用 SAS 统计软件进行方差分析,用 Duncan 氏新复极差法对不同处理间进行差异显著性检验。

2　结果与分析

2.1　钙对 NaCl 胁迫下马铃薯脱毒苗生物量的影响

由表 1 可知,盐胁迫下马铃薯脱毒苗植株生长受到强烈抑制,随着 NaCl 胁迫浓度的增加,根、茎叶鲜重和干重均显著降低。相同 NaCl 胁迫浓度下,添加 $CaCl_2$ 后,均能不同程度的提高马铃薯脱毒苗根、茎叶鲜重和干重,且变化趋势相似,均随着 $CaCl_2$ 处理浓度的增加呈先升高后降低的变化;0、25 和 50 mmol/L NaCl 胁迫浓度下,以 10 mmol/L $CaCl_2$ 处理的马铃薯脱毒苗根、茎叶鲜重和干重最高,均极显著($P < 0.01$)高于未加钙处理;75 mmol/L NaCl 胁迫浓度下,15mmol/L $CaCl_2$ 处理的根、茎叶鲜重和干重最高,与未加 $CaCl_2$ 处理差异达极显著($P < 0.01$)水平。结果说明,NaCl 胁迫显著抑制了马铃薯脱毒苗的生长,添加适量外源钙能够有效缓解盐胁迫对植株生长的抑制作用。

2.2　钙对 NaCl 胁迫下马铃薯脱毒苗盐分和营养元素含量的影响

图 1 为不同 NaCl、$CaCl_2$ 浓度下马铃薯茎、叶和根中主要离子的含量及变化。

2.2.1 Na^+ 含量　随着 NaCl 胁迫浓度的增加,马铃薯脱毒苗叶片 Na^+ 含量极显著($P < 0.01$)增加。相同 NaCl 胁迫浓度下,马铃薯脱毒苗叶片 Na^+ 含量随着 $CaCl_2$ 处理浓度的增加呈先降低后升高的趋势。在 0、25 和 50 mmol/L NaCl 胁迫下,以 10 mmol/L $CaCl_2$ 处理的马铃薯脱毒苗叶片 Na^+ 含量最低;75 mmol/L NaCl 胁迫浓度下,各 $CaCl_2$ 处理的叶片 Na^+ 含量均极显著($P < 0.01$)低于未加钙处理,其中,以 15 mmol/L $CaCl_2$ 处理的叶片 Na^+ 含量最低,较未加钙处理降低了 25.78%。

NaCl 胁迫下,马铃薯脱毒苗茎中 Na^+ 含量变化趋势与叶片基本一致,也是随着 NaCl 胁迫浓度的增加而极显著($P < 0.01$)增加,同一 NaCl 胁迫浓度下,马铃薯脱毒苗茎中 Na^+ 含量随着 $CaCl_2$ 处理浓度的增加呈先降低后升高的趋势。无 NaCl 胁迫时,各 $CaCl_2$ 处理茎中 Na^+ 含量虽低于无钙处理,但差异不显著;25 和 50 mmol/L NaCl 胁迫下,以 10 mmol/L $CaCl_2$ 处理的马铃薯脱毒苗茎中 Na^+ 含量最低,与未加钙处理差异达极显著($P < 0.01$)水平;75 mmol/L NaCl 胁迫下,各 $CaCl_2$ 处理的茎中 Na^+ 含量均极显著($P < 0.01$)低于无钙处理,其中,以 15 mmol/L $CaCl_2$ 处理的茎中 Na^+ 含量最低,较未加钙处理降低了 28.15%。

马铃薯脱毒苗根中 Na^+ 含量变化趋势与茎叶相似,也是随着 NaCl 胁迫浓度的增加而极显著($P < 0.01$)增加,同一 NaCl 胁迫浓度下,马铃薯脱毒苗根中 Na^+ 含量也是随着 $CaCl_2$ 处理浓度的增加呈先降低后升高的变化趋势。在 0、25 和 50 mmol/L NaCl 胁迫浓度下,以 10 mmol/L $CaCl_2$ 处理的马铃薯脱毒苗根中 Na^+ 含量最低;75 mmol/L NaCl 胁迫浓度下,各 $CaCl_2$ 处理的根中 Na^+ 含量均极显著($P < 0.01$)低于未加钙处理,其中,以 15 mmol/L $CaCl_2$ 处理的根中 Na^+ 含量最低,较未加钙处理降低了 35.74%。

图 1 同时也反映了钙对盐胁迫下马铃薯脱毒苗根、茎、叶中 Na^+ 含量分布的影响,无 NaCl 胁迫时,根中 Na^+ 含量大于茎、叶中 Na^+ 含量,随着 NaCl 胁迫浓

表 1 钙对 NaCl 胁迫下马铃薯脱毒苗生物量的影响

Table 1 The effect of calcium on the biomass of potato seedlings under NaCl stress

NaCl (mmol/L)	$CaCl_2$ (mmol/L)	鲜重 Fresh mass(g)		干重 Dry mass(g)	
		茎叶 Stem and leaf	根 Root	茎叶 Stem and leaf	根 Root
0	0	5.06 ± 0.09 cC	1.10 ± 0.05 dC	0.421 ± 0.014 bB	0.094 ± 0.002 bC
	5	5.69 ± 0.20 bBC	1.33 ± 0.07 bAB	0.448 ± 0.027 bAB	0.113 ± 0.007 aA
	10	6.50 ± 0.15 aA	1.46 ± 0.05 aA	0.489 ± 0.015 aA	0.116 ± 0.006 aA
	15	6.12 ± 0.03 abAB	1.30 ± 0.08 bcB	0.448 ± 0.015 bAB	0.109 ± 0.004 aAB
	20	5.95 ± 0.07 bAB	1.21 ± 0.07 cdBC	0.424 ± 0.009 bB	0.100 ± 0.005 bBC
25	0	4.38 ± 0.12 dD	0.96 ± 0.05 cC	0.363 ± 0.003 cB	0.084 ± 0.002 cB
	5	5.16 ± 0.46 cC	1.15 ± 0.11 bAB	0.396 ± 0.022 bcB	0.093 ± 0.005 abAB
	10	6.38 ± 0.06 aA	1.30 ± 0.13 aA	0.459 ± 0.004 aA	0.097 ± 0.006 aA
	15	6.10 ± 0.07 abAB	1.20 ± 0.06 abA	0.420 ± 0.009 abAB	0.093 ± 0.003 abAB
	20	5.62 ± 0.03 bcBC	1.02 ± 0.03 cBC	0.378 ± 0.004 bcB	0.085 ± 0.002 bcB
50	0	4.15 ± 0.29 cC	0.86 ± 0.08 bB	0.336 ± 0.026 bC	0.068 ± 0.003 cB
	5	5.02 ± 0.06 bB	0.94 ± 0.11 bAB	0.359 ± 0.003 bBC	0.074 ± 0.004 bcAB
	10	5.94 ± 0.11 aA	1.07 ± 0.14 aA	0.446 ± 0.006 aA	0.082 ± 0.005 aA
	15	5.74 ± 0.08 aA	0.98 ± 0.1 abAB	0.410 ± 0.011 aAB	0.077 ± 0.007 abAB
	20	5.52 ± 0.04 aAB	0.87 ± 0.0 bB	0.366 ± 0.015 bBC	0.070 ± 0.002 bcB
75	0	3.58 ± 0.06 bB	0.68 ± 0.07 bB	0.299 ± 0.010 bB	0.051 ± 0.004 cB
	5	4.67 ± 0.10 aA	0.76 ± 0.06 abAB	0.355 ± 0.010 aAB	0.060 ± 0.001 abAB
	10	4.97 ± 0.22 aA	0.84 ± 0.08 aAB	0.373 ± 0.011 aA	0.064 ± 0.003 abA
	15	5.08 ± 0.04 aA	0.86 ± 0.06 aA	0.378 ± 0.011 aA	0.067 ± 0.004 aA
	20	4.57 ± 0.36 aA	0.75 ± 0.06 abAB	0.341 ± 0.024 aAB	0.059 ± 0.002 bAB

注(Note):同列数据后不同小、大写字母表示同一 NaCl 浓度下不同 $CaCl_2$ 处理间差异达 5%、1% 显著水平 Values followed by different small and capital letters are significantly different among different $CaCl_2$ treatments uner the same NaCl level at 0.05 and 0.01 levels, respectively.

度的增加,茎中 Na^+ 含量逐渐大于根、叶中 Na^+ 含量。

综上,NaCl 胁迫导致各器官 Na^+ 大量积累,添加适量 $CaCl_2$ 后,各器官 Na^+ 含量降低,且植株吸收的 Na^+ 较多地在茎中贮存,减轻对叶片的 Na^+ 毒害,进而减轻盐胁迫对植株的离子毒害作用。

2.2.2 K^+ 含量 随着 NaCl 胁迫浓度的增加,马铃薯脱毒苗叶片 K^+ 含量显著降低。相同 NaCl 胁迫浓度下,随着 $CaCl_2$ 处理浓度的增加,马铃薯脱毒苗叶片 K^+ 含量呈先升高后降低的变化。NaCl 0、25 和 50 mmol/L 胁迫浓度下,以 $CaCl_2$10 mmol/L 处理叶片 K^+ 含量最高,显著高于未加 $CaCl_2$ 处理;NaCl 75 mmol/L 胁迫下,各 $CaCl_2$ 处理叶片 K^+ 含量虽都高于无钙处理,但差异不显著,其中,以 $CaCl_2$ 15 mmol/L 处理叶片 K^+ 含量最高。

NaCl 胁迫下,马铃薯脱毒苗茎中 K^+ 含量变化趋势与叶片相似,也是随着 NaCl 胁迫浓度的增加逐渐降低,同一 NaCl 胁迫浓度下,茎中 K^+ 含量也是随着 $CaCl_2$ 处理浓度的增加呈先增加后减少的变化。无 NaCl 胁迫时,$CaCl_2$10 mmol/L 处理马铃薯脱毒苗茎中 K^+ 含量最高,与无钙处理相比差异达极显著($P < 0.01$)水平;NaCl 25 和 50 mmol/L 胁迫浓度下,同样是 $CaCl_2$10 mmol/L 处理马铃薯脱毒苗茎中 K^+ 含量最高,分别较同一 NaCl 胁迫下未加 $CaCl_2$ 处理增加 12.60% 和 16.57%;NaCl 75 mmol/L 胁迫浓度下,以 $CaCl_2$15 mmol/L 处理茎中 K^+ 含量最高,

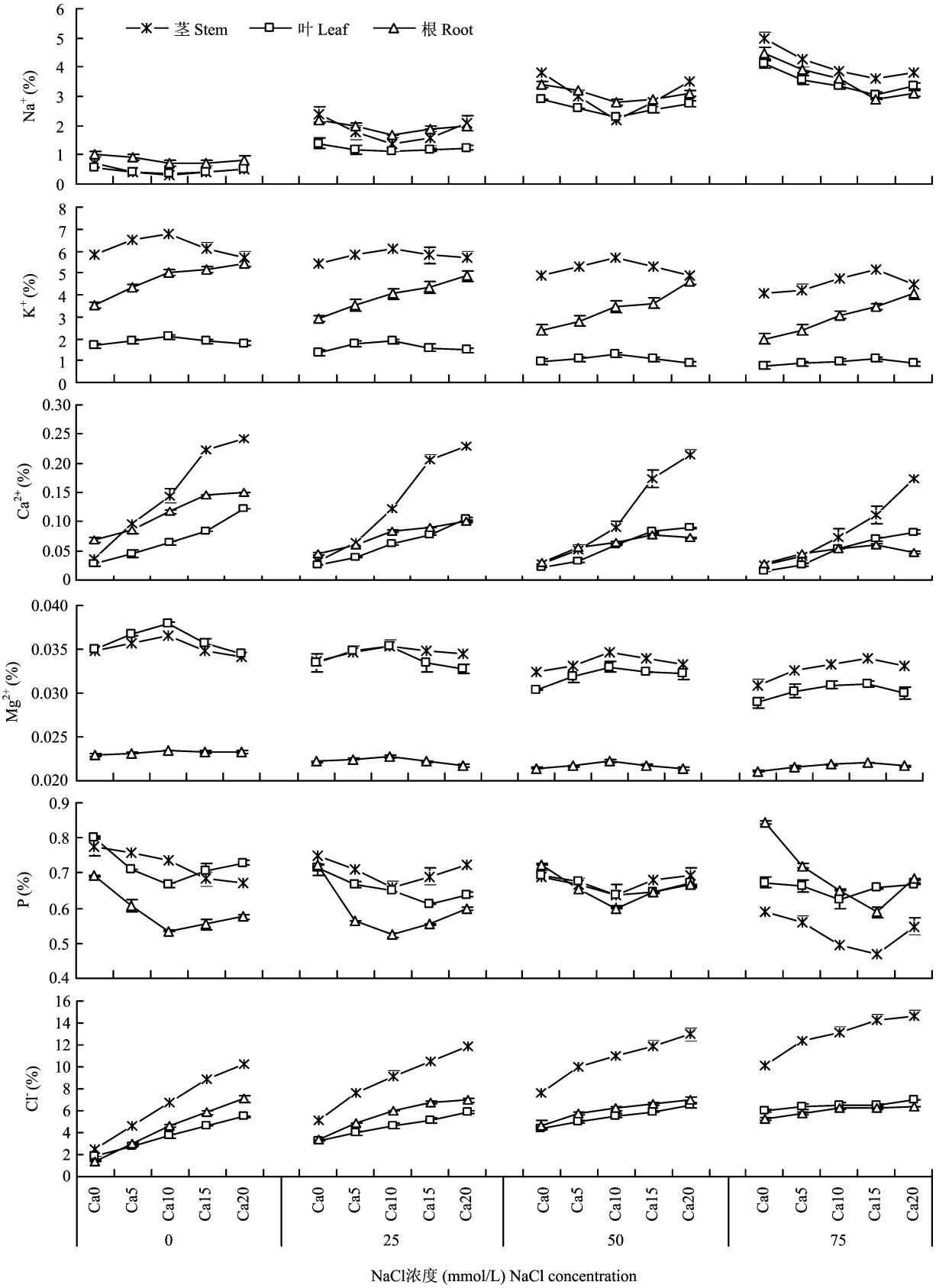

图 1　不同 NaCl、$CaCl_2$ 浓度下马铃薯茎、叶、根中几种元素含量变化

Fig. 1　The several ion contents in the stem, leaf and root of tomato seedlings under different NaCl and $CaCl_2$ concentrations

较未加 $CaCl_2$ 处理增加 26.93%，差异达极显著（$P<0.01$）水平。

马铃薯脱毒苗根中 K^+ 含量随着 NaCl 胁迫浓度的增加极显著（$P<0.01$）减少，同一 NaCl 胁迫浓度下，添加 $CaCl_2$ 后，马铃薯脱毒苗根中 K^+ 含量均显著升高。NaCl 0、25、50 和 75 mmol/L 胁迫浓度下，均是 $CaCl_2$20 mmol/L 处理马铃薯脱毒苗根中 K^+ 含量最高，分别较同一 NaCl 胁迫下未加 $CaCl_2$ 处理增加 55.10%、65.44%、92.46% 和 104.65%。

各 NaCl 胁迫浓度下，添加 $CaCl_2$ 后马铃薯脱毒苗各器官 K^+ 含量分布情况为茎 > 根 > 叶。

综上，NaCl 胁迫引起马铃薯脱毒苗各器官 K^+ 含量降低，添加 $CaCl_2$ 后，各器官 K^+ 含量升高，以维持植株生理活动和离子平衡，从而减轻盐胁迫伤害。

2.2.3 Ca^{2+} 含量　随着 NaCl 胁迫浓度的增加，马铃薯脱毒苗叶片 Ca^{2+} 含量逐渐降低。同一 NaCl 胁迫浓度下，随着 $CaCl_2$ 处理浓度的增加马铃薯脱毒苗叶片 Ca^{2+} 含量持续升高。无 NaCl 胁迫时，添加 $CaCl_2$ 后，马铃薯脱毒苗叶片 Ca^{2+} 含量极显著（$P<0.01$）高于未加钙处理；NaCl 25 和 50 mmol/L 胁迫下，各 $CaCl_2$ 处理马铃薯脱毒苗叶片 Ca^{2+} 含量显著高于同一 NaCl 胁迫下无钙处理；NaCl 75 mmol/L 胁迫浓度下，$CaCl_2$10～20 mmol/L 处理马铃薯脱毒苗叶片 Ca^{2+} 含量极显著高于未加 $CaCl_2$ 处理。

马铃薯脱毒苗茎中 Ca^{2+} 含量也是随着 NaCl 胁迫浓度的增加而逐渐降低。相同 NaCl 胁迫浓度下，随着 $CaCl_2$ 处理浓度的增加马铃薯脱毒苗茎中 Ca^{2+} 含量逐渐升高。无 NaCl 胁迫时，添加 $CaCl_2$ 后，马铃薯脱毒苗茎中 Ca^{2+} 含量极显著（$P<0.01$）高于无钙处理；NaCl 25、50 和 75 mmol/L 胁迫下，$CaCl_2$10～20 mmol/L 处理马铃薯脱毒苗茎中 Ca^{2+} 含量极显著（$P<0.01$）高于同一 NaCl 胁迫下无钙处理。

随着 NaCl 胁迫浓度的增加，马铃薯脱毒苗根中 Ca^{2+} 含量极显著（$P<0.01$）降低。NaCl 0、25 mmol/L胁迫下，随着培养基中钙浓度的增加马铃薯脱毒苗根中 Ca^{2+} 含量持续升高；NaCl 50、75 mmol/L 胁迫下，随着钙处理浓度的增加马铃薯脱毒苗根中 Ca^{2+} 含量呈先增加后降低的趋势，均在 $CaCl_2$ 15 mmol/L 处理时达到最高，与未加钙处理间差异达极显著（$P<0.01$）水平。

各 NaCl 胁迫浓度下，马铃薯脱毒苗各器官 Ca^{2+} 含量分布情况为茎 > 根 > 叶，添加 $CaCl_2$ 后，茎中 Ca^{2+} 含量增加最多。

综上，盐胁迫使马铃薯脱毒苗各器官 Ca^{2+} 含量降低，造成植株营养亏缺，添加外源钙后，各器官 Ca^{2+} 含量升高，以维持植株营养需求和离子平衡，减轻盐害作用。

2.2.4 Mg^{2+} 含量　马铃薯脱毒苗叶片 Mg^{2+} 含量随着 NaCl 胁迫浓度的增加逐渐降低。同一 NaCl 胁迫浓度下，随着 $CaCl_2$ 处理浓度的增加马铃薯脱毒苗叶片 Mg^{2+} 含量呈先增加后减少的趋势。NaCl 0、25 和 50 mmol/L 胁迫下，$CaCl_2$10 mmol/L 处理马铃薯脱毒苗叶片 Mg^{2+} 含量最高，显著高于同一 NaCl 胁迫浓度下未加 $CaCl_2$ 处理；NaCl 75 mmol/L 胁迫浓度下，$CaCl_2$15 mmol/L 处理马铃薯脱毒苗叶片 Mg^{2+} 含量最高，显著高于未加钙处理。

随着 NaCl 胁迫浓度的增加，马铃薯脱毒苗茎中 Mg^{2+} 含量显著下降。相同 NaCl 胁迫浓度下，马铃薯脱毒苗茎中 Mg^{2+} 含量随 $CaCl_2$ 处理浓度的增加呈先升高后降低的变化。NaCl 0、25 和 50 mmol/L 胁迫下，以 $CaCl_2$10 mmol/L 处理马铃薯脱毒苗茎中 Mg^{2+} 含量最高，极显著（$P<0.01$）高于同一 NaCl 胁迫浓度下未加钙处理；NaCl 75 mmol/L 胁迫浓度下，各 $CaCl_2$ 处理马铃薯脱毒苗茎中 Mg^{2+} 含量均极显著（$P<0.01$）高于无钙处理，其中，以 $CaCl_2$ 15 mmol/L 处理 Mg^{2+} 含量最高。

NaCl 胁迫下，马铃薯脱毒苗根中 Mg^{2+} 含量变化趋势与茎叶相似，也是随着 NaCl 胁迫浓度的增加极显著（$P<0.01$）降低。相同 NaCl 胁迫浓度下，马铃薯脱毒苗根中 Mg^{2+} 含量随 $CaCl_2$ 处理浓度的增加呈先升高后降低的趋势。NaCl 0、25 和 50 mmol/L胁迫下，以 $CaCl_2$10mmol/L 处理马铃薯脱毒苗根中 Mg^{2+} 含量最高，显著高于同一 NaCl 胁迫浓度下未加钙处理；NaCl 75 mmol/L 胁迫浓度下，各 $CaCl_2$ 处理马铃薯脱毒苗根中 Mg^{2+} 含量均显著高于无 $CaCl_2$ 处理，其中，以 $CaCl_2$15 mmol/L 处理 Mg^{2+} 含量最高。

无 NaCl 胁迫时，马铃薯脱毒苗各器官 Mg^{2+} 含量分布表现为叶 > 茎 > 根，随着盐浓度的增加，Mg^{2+} 含量在各器官的分布逐渐变为茎 > 叶 > 根。

综上，NaCl 胁迫引起马铃薯脱毒苗植株各器官 Mg^{2+} 含量显著降低；添加钙后，各器官 Mg^{2+} 含量增加，即受盐胁迫抑制程度降低，表现出对盐胁迫的缓解效应。

2.2.5 P 含量　随着 NaCl 胁迫浓度的增加，马铃薯

脱毒苗叶片 P 含量显著降低。相同 NaCl 胁迫浓度下,马铃薯脱毒苗叶片 P 含量均随 $CaCl_2$ 处理浓度的增加呈先降低后增高的趋势。各 NaCl 胁迫浓度下,添加 $CaCl_2$ 后,马铃薯脱毒苗叶片 P 含量均低于未添加 $CaCl_2$ 的处理。

马铃薯脱毒苗茎中 P 含量随 NaCl 胁迫浓度的增加逐渐减少。无 NaCl 胁迫时,添加 $CaCl_2$ 后,马铃薯脱毒苗茎中 P 含量随 $CaCl_2$ 处理浓度的增加呈逐渐减少的变化趋势;NaCl 25、50 和 75 mmol/L 胁迫浓度下,马铃薯脱毒苗茎中 P 含量随 $CaCl_2$ 处理浓度的增加呈先降低后升高的趋势,且同一 NaCl 胁迫下加钙处理基本均低于未加 $CaCl_2$ 处理。

马铃薯脱毒苗根中 P 含量随 NaCl 胁迫浓度的增加而升高。相同 NaCl 胁迫浓度下,马铃薯脱毒苗根中 P 含量同样是随 $CaCl_2$ 处理浓度的增加呈先减少后增加的趋势,添加 $CaCl_2$ 后,马铃薯脱毒苗根中 P 含量均极显著($P<0.01$)低于无钙处理。NaCl 0、25 和 50 mmol/L 胁迫浓度下,以 $CaCl_2$10 mmol/L 处理马铃薯脱毒苗根中 P 含量最低;NaCl 75 mmol/L 胁迫下,$CaCl_2$15 mmol/L 处理根中 P 含量最低。

无 NaCl 胁迫时,马铃薯脱毒苗各器官 P 含量分布情况为叶 > 茎 > 根,随着 NaCl 胁迫浓度的增加变为根 > 叶 > 茎。综上,NaCl 胁迫引起向茎叶输送 P 含量降低,根中 P 积累,造成地上部由磷参与的生理代谢活性减弱,添加 $CaCl_2$ 能够提高茎叶的含 P 量,增强植株适应盐胁迫环境的能力。

2.2.6 Cl^-含量　无 NaCl 胁迫时,马铃薯脱毒苗茎、叶、根各器官 Cl^-含量较低,分别为 2.49%、1.90%、1.43%。随着 NaCl 胁迫浓度的增加,马铃薯脱毒苗各器官 Cl^-含量极显著($P<0.01$)增加。NaCl 25、50 和 75 mmol/L 胁迫浓度下,茎中 Cl^-含量较无 NaCl 胁迫的分别增加 108.03%、205.22%、308.84%,叶中分别增加 72.11%、128.95%、216.32%,根中分别增加 132.87%、226.57%、267.83%。同一 NaCl 胁迫浓度下,添加 $CaCl_2$ 后,植株各器官 Cl^-含量显著增加,且茎中 Cl^-含量增加最多。NaCl 胁迫下,马铃薯脱毒苗各器官 Cl^-含量分布情况为茎 > 根 > 叶。说明 NaCl 和 $CaCl_2$ 造成马铃薯脱毒苗各器官 Cl^-大量积累,且以茎中 Cl^-含量增加最多。

2.3　钙对 NaCl 胁迫下马铃薯脱毒苗盐分和营养元素吸收比的影响

2.3.1 Na^+/K^+比　Na^+/K^+比值常被用来表示盐害程度,比值越大,说明 Na^+对 K^+吸收的抑制作用越大,盐害越严重,反之植物受盐害作用则轻。由表 2 可知,随 NaCl 胁迫浓度的增加,马铃薯脱毒苗各器官Na^+/K^+值极显著($P<0.01$)增加,升高幅度随着 NaCl 胁迫浓度的升高而增大。Na^+/K^+值在叶中最高,根中次之,茎中最低。

同一 NaCl 胁迫浓度下,随着 $CaCl_2$ 处理浓度的增加马铃薯脱毒苗茎、叶中 Na^+/K^+值呈先降低后升高的趋势,根中 Na^+/K^+值基本呈逐渐降低的变化趋势。无 NaCl 胁迫时,添加 $CaCl_2$ 后,马铃薯脱毒苗各器官 Na^+/K^+值虽低于未加钙处理但差异不显著;NaCl 25 mmol/L 胁迫浓度下,添加钙后马铃薯脱毒苗各器官 Na^+/K^+值也均低于无钙处理,其中,根中 $CaCl_2$10、15、20 mmol/L 处理 Na^+/K^+值与无钙处理相比差异达显著水平,茎中 $CaCl_2$5、10、15 mmol/L 处理 Na^+/K^+值与未加 $CaCl_2$ 处理相比差异均达显著水平,但叶中各 $CaCl_2$ 处理 Na^+/K^+值与无钙处理间差异不显著;NaCl 胁迫浓度为 50 mmol/L 时,马铃薯脱毒苗根中 Na^+/K^+值以 $CaCl_2$ 20 mmol/L 处理最低,茎、叶中以 $CaCl_2$10 mmol/L 处理最低,与无 $CaCl_2$ 处理差异达显著($P<0.05$)水平;75 mmol/L NaCl 胁迫浓度下,添加 $CaCl_2$ 后马铃薯脱毒苗各器官 Na^+/K^+值均极显著($P<0.01$)低于未加 $CaCl_2$ 处理,根中以 $CaCl_2$20 mmol/L 处理最低,茎、叶中以 $CaCl_2$15 mmol/L 处理最低。

综上,NaCl 胁迫使马铃薯脱毒苗对 K^+的吸收量显著降低,而对 Na^+的吸收量显著增加,添加外源钙提高了各器官吸 K^+排 Na^+能力,有利于缓解 NaCl 胁迫对植株的伤害。

2.3.2 Na^+/Ca^{2+}比　马铃薯脱毒苗各器官 Na^+/Ca^{2+}比值在 NaCl 胁迫下极显著($P<0.01$)升高,增加幅度最高的是叶,其次是茎,根增加幅度最小(表 3)。

无 NaCl 胁迫时,添加 $CaCl_2$ 后马铃薯脱毒苗各器官 Na^+/Ca^{2+}值均低于未加 $CaCl_2$ 处理,根、茎中 Na^+/Ca^{2+}比值以 $CaCl_2$15 mmol/L 处理最低,但与未加钙处理差异不显著,叶中 Na^+/Ca^{2+}比值以 $CaCl_2$20 mmol/L 处理最低,且各 $CaCl_2$ 处理均显著($P<0.05$)低于未加钙处理。NaCl 25、50、75 mmol/L胁迫浓度下,各 $CaCl_2$ 处理马铃薯脱毒苗各器官 Na^+/Ca^{2+}比值均极显著($P<0.01$)低于未加钙处理。

表 2 钙对 NaCl 胁迫下马铃薯 Na^+/K^+ 比值的影响

Table 2 The effect of calcium on Na^+/K^+ ratio of potato under NaCl stress

植株部位 The position of plant	$CaCl_2$ (mmol/L)	NaCl(mmol/L) 0	25	50	75
根 Root	0	0.288 ± 0.04 aA	0.753 ± 0.07 aA	1.455 ± 0.18 aA	2.357 ± 0.37 aA
	5	0.210 ± 0.03 aA	0.578 ± 0.04 abA	1.156 ± 0.10 bAB	1.660 ± 0.16 bB
	10	0.139 ± 0.02 aA	0.423 ± 0.03 bA	0.815 ± 0.09 cBC	1.171 ± 0.05 cC
	15	0.136 ± 0.02 aA	0.446 ± 0.05 bA	0.805 ± 0.05 cBC	0.832 ± 0.03 dCD
	20	0.147 ± 0.03 aA	0.416 ± 0.06bA	0.675 ± 0.02 cC	0.772 ± 0.05 dD
茎 Stem	0	0.121 ± 0.02 aA	0.445 ± 0.06 aA	0.781 ± 0.00 aA	1.248 ± 0.11 aA
	5	0.060 ± 0.01 aA	0.307 ± 0.04 bcAB	0.571 ± 0.05 bBC	1.040 ± 0.09 bB
	10	0.043 ± 0.01 aA	0.231 ± 0.04 cB	0.389 ± 0.03 cD	0.825 ± 0.02 cC
	15	0.064 ± 0.01 aA	0.277 ± 0.05 bcAB	0.532 ± 0.03 bCD	0.701 ± 0.02 dC
	20	0.086 ± 0.03 aA	0.373 ± 0.06 abAB	0.724 ± 0.06 aAB	0.855 ± 0.04 cC
叶 Leaf	0	0.347 ± 0.06 aA	1.047 ± 0.18 aA	3.188 ± 0.46 abA	6.555 ± 1.93 aA
	5	0.229 ± 0.05 aA	0.664 ± 0.10 aA	2.550 ± 0.36 abA	4.329 ± 0.45 bB
	10	0.171 ± 0.05 aA	0.589 ± 0.04 aA	1.852 ± 0.15 bA	3.684 ± 0.54 bB
	15	0.219 ± 0.04 aA	0.762 ± 0.07 aA	2.485 ± 0.39 abA	2.974 ± 0.35 bB
	20	0.283 ± 0.07 aA	0.856 ± 0.06 aA	3.368 ± 0.45 aA	4.064 ± 0.42 bB

注(Note):同列数据后不同小、大写字母分别表示同一部位不同处理间差异达 5% 和 1% 显著水平 Values followed by different small and capital letters are significantly different in the same organ among treatments at 0.05 and 0.01 levels, respectively.

表 3 钙对 NaCl 胁迫下马铃薯 Na^+/Ca^{2+} 比值的影响

Table 3 The effect of calcium on Na^+/Ca^{2+} ratio of potato under NaCl stress

植株部位 The position of plant	$CaCl_2$ (mmol/L)	NaCl(mmol/L) 0	25	50	75
根 Root	0	14.631 ± 1.96 aA	48.494 ± 4.45 aA	116.118 ± 7.56 aA	165.617 ± 3.74 aA
	5	10.448 ± 0.60 aA	33.884 ± 0.72 bB	57.105 ± 3.80 bB	89.264 ± 7.35 bB
	10	5.953 ± 0.89 aA	20.286 ± 0.68 cC	42.974 ± 0.80 cC	66.501 ± 1.96 cC
	15	4.803 ± 0.69 aA	21.057 ± 1.08 cC	37.264 ± 0.56 cC	47.985 ± 2.44 dD
	20	5.308 ± 1.16 aA	19.912 ± 2.40 cC	42.897 ± 1.82 cC	65.862 ± 5.03 cC
茎 Stem	0	18.673 ± 2.89 aA	76.911 ± 10.29 aA	142.197 ± 10.74 aA	197.882 ± 14.68 aA
	5	4.087 ± 0.96 aA	28.719 ± 5.70 bB	58.522 ± 4.83 bB	106.912 ± 4.77 bB
	10	2.174 ± 0.76 aA	12.534 ± 3.22 bcB	24.867 ± 3.15 cC	58.171 ± 12.21 cC
	15	1.831 ± 0.51 aA	7.674 ± 1.18 cB	16.260 ± 1.38 cC	33.087 ± 4.53 dD
	20	2.003 ± 0.65 aA	9.215 ± 1.15 cB	16.297 ± 1.31 cC	21.875 ± 0.76 dD
叶 Leaf	0	21.759 ± 2.90 aA	50.717 ± 8.25 aA	139.063 ± 1.41 aA	265.040 ± 1.30 aA
	5	9.288 ± 2.76 bAB	28.609 ± 5.08 bB	80.668 ± 3.76 bB	138.633 ± 9.6 bB
	10	6.241 ± 1.61 bB	17.532 ± 0.07 cBC	38.014 ± 1.45 cC	63.450 ± 2.77 cC
	15	5.952 ± 0.11 bB	15.467 ± 1.31 cBC	30.037 ± 1.69 cC	42.688 ± 0.88 dD
	20	4.053 ± 1.40 bB	12.473 ± 1.06 cC	31.215 ± 0.98 cC	40.122 ± 1.94 dD

注(Note):同列数据后不同小、大写字母分别表示同一部位不同处理间差异达 5% 和 1% 显著水平 Values followed by different small and capital letters are significantly different in the same organ among treatments at 0.05 and 0.01 levels, respectively.

结果说明,NaCl 胁迫下马铃薯脱毒苗各器官对 Ca^{2+} 的吸收量显著降低,添加外源钙能够有效缓解盐胁迫对 Ca^{2+} 吸收的抑制作用,增强植株抗盐害能力。

2.3.3 Na^+/Mg^{2+} 比　马铃薯脱毒苗各器官 Na^+/Mg^{2+} 比值随 NaCl 胁迫浓度的增加极显著($P<0.01$)升高,升高幅度随着 NaCl 胁迫浓度的增加而增大。Na^+/Mg^{2+} 比值在根中最高,茎中次之,叶中最低。

同一 NaCl 胁迫浓度下,马铃薯脱毒苗各器官 Na^+/Mg^{2+} 比值随 $CaCl_2$ 处理浓度的增加呈先降低后升高趋势。无 NaCl 胁迫时,各 $CaCl_2$ 处理马铃薯脱毒苗各器官 Na^+/Mg^{2+} 值均低于未加钙处理,且均是在 $CaCl_2$ 浓度为 10 mmol/L 时最低。NaCl 25 mmol/L 胁迫浓度下,马铃薯脱毒苗各器官 Na^+/Mg^{2+} 值同样是在 $CaCl_2$ 处理浓度为 10 mmol/L 时最低,且根中 Na^+/Mg^{2+} 比值与 $CaCl_2$ 0、5、20 mmol/L 处理间、茎中 Na^+/Mg^{2+} 比值与 $CaCl_2$ 0、20 mmol/L 处理间均达到极显著($P<0.01$)差异水平。NaCl 50 mmol/L 胁迫浓度下,马铃薯脱毒苗各器官 Na^+/Mg^{2+} 值在 $CaCl_2$ 处理浓度为 10 mmol/L 时极显著($P<0.01$)低于未加钙处理。NaCl 75 mmol/L 胁迫下,添加 $CaCl_2$ 后,马铃薯脱毒苗各器官 Na^+/Mg^{2+} 值均极显著($P<0.01$)低于未加 $CaCl_2$ 处理,以 15 mmol/L $CaCl_2$ 处理最低。

综上,NaCl 胁迫使马铃薯脱毒苗各器官对 Mg^{2+} 的吸收量显著降低,添加 $CaCl_2$ 使各器官吸收 Mg^{2+} 的量明显升高,从而减轻盐胁迫对植株的伤害。

表 4　钙对 NaCl 胁迫下马铃薯 Na^+/Mg^{2+} 比值的影响

Table 4　The effect of calcium on Na^+/Mg^{2+} ratio of potato under NaCl stress

植株部位 Organ	$CaCl_2$ (mmol/L)	NaCl (mmol/L) 0	25	50	75
根 Root	0	43.443 ± 4.36 aA	98.705 ± 4.38 aA	158.097 ± 4.87 aA	213.086 ± 8.95 aA
	5	38.783 ± 4.39 abA	89.015 ± 0.23 aAB	148.019 ± 0.37 abAB	181.740 ± 3.95 bB
	10	29.675 ± 4.26 bA	74.566 ± 0.31 bB	125.233 ± 5.06 cC	164.822 ± 4.60 cC
	15	29.982 ± 4.37 bA	85.743 ± 4.78 abAB	132.688 ± 0.26 cBC	131.074 ± 0.09 eD
	20	34.152 ± 7.55 abA	91.583 ± 7.60 aAB	144.869 ± 4.18 bAB	143.479 ± 4.64 dD
茎 Stem	0	20.100 ± 3.03 aA	71.606 ± 9.23 aA	117.507 ± 5.61 aA	162.043 ± 7.01 aA
	5	11.129 ± 2.86 aA	52.137 ± 8.10 bcABC	90.683 ± 6.15 bcBC	131.662 ± 3.46 bB
	10	8.202 ± 2.89 aA	39.617 ± 5.10 cC	63.468 ± 2.94 dD	117.217 ± 3.88 cBC
	15	11.408 ± 2.91 aA	45.728 ± 7.75 bcBC	82.181 ± 3.00 cCD	105.669 ± 2.64 cC
	20	14.570 ± 5.08 aA	60.721 ± 7.87 abAB	104.938 ± 5.06 abAB	114.802 ± 6.02 cBC
叶 Leaf	0	17.007 ± 2.75 aA	38.744 ± 5.96 aA	95.240 ± 0.07 aA	141.991 ± 7.65 aA
	5	10.846 ± 2.75 aA	31.383 ± 4.90 aA	81.412 ± 1.07 bABC	115.678 ± 5.25 bB
	10	10.479 ± 2.65 aA	30.985 ± 0.11 aA	69.651 ± 0.64 cC	109.526 ± 3.31 bBC
	15	13.922 ± 0.10 aA	35.790 ± 3.06 aA	77.045 ± 2.97 bcBC	96.355 ± 2.79 cC
	20	14.398 ± 5.03 aA	39.538 ± 43.11 aA	86.745 ± 4.16 abAB	110.253 ± 4.69 bBC

注(Note): 同列数据后不同小、大写字母分别表示同一部位不同处理间差异达 5% 和 1% 显著水平 Values followed by different small and capital letters are significantly different in the same organ among treatments at 0.05 and 0.01 levels, respectively.

2.4　钙对 NaCl 胁迫下马铃薯脱毒苗离子运输选择性的影响

$S_{K,Na}$、$S_{Ca,Na}$ 和 $S_{Mg,Na}$ 值反映的是植物根中的 Na^+、K^+、Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 向地上部分运输的选择性。$S_{K,Na}$、$S_{Ca,Na}$ 和 $S_{Mg,Na}$ 值越大,K^+、Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 向地上部运输的选择性越高,留在根中的 Na^+ 越多。由表

5 可知,随 NaCl 胁迫浓度的增加,马铃薯脱毒苗根系与茎叶的 $S_{K,Na}$、和 $S_{Mg,Na}$值逐渐降低,表明马铃薯脱毒苗选择运输 Na^+ 而抑制 K^+ 和 Mg^{2+} 的运输,$S_{Ca,Na}$值随 NaCl 胁迫浓度的增加呈先升高后降低趋势,表明低盐胁迫下有助于 Ca^{2+} 选择运输,高盐胁迫抑制 Ca^{2+} 选择运输。

同一 NaCl 胁迫下,添加 5 mmol/L $CaCl_2$ 后马铃薯脱毒苗根系与茎叶 $S_{K,Na}$值较未加 $CaCl_2$ 处理升高,其它 $CaCl_2$ 处理则降低。各 NaCl 胁迫浓度下,随着 $CaCl_2$ 处理浓度的增加马铃薯脱毒苗根系与茎叶 $S_{Ca,Na}$值逐渐升高,$S_{Mg,Na}$值呈先升高后降低趋势。表明 NaCl 胁迫下,添加外源钙有助于马铃薯对 Ca^{2+} 选择运输,而对 K^+、Mg^{2+} 的选择运输并不是 Ca^{2+} 浓度越高越好。

表 5 钙对 NaCl 胁迫下马铃薯 $S_{K,Na}$、$S_{Ca,Na}$和 $S_{Mg,Na}$的影响

Table 5 The effect of calcium on $S_{K,Na}$, $S_{Ca,Na}$ and $S_{Mg,Na}$ of potato under NaCl stress

NaCl(mmol/L)	$CaCl_2$(mmol/L)	$S_{K,Na}$	$S_{Ca,Na}$	$S_{Mg,Na}$
0	0	0.601 ± 0.031 aA	0.360 ± 0.039 bB	1.172 ± 0.124 bB
	5	0.644 ± 0.112 aA	0.857 ± 0.198 aA	1.770 ± 0.024 aA
	10	0.655 ± 0.132 aA	0.784 ± 0.143 aA	1.703 ± 0.231 aA
	15	0.440 ± 0.085 bAB	0.630 ± 0.118 abAB	1.243 ± 0.291 bB
	20	0.345 ± 0.085 bB	0.927 ± 0.245 aA	1.180 ± 0.263 bB
25	0	0.578 ± 0.107 abAB	0.391 ± 0.062 bB	0.916 ± 0.120 aA
	5	0.647 ± 0.149 aA	0.592 ± 0.019 bAB	1.070 ± 0.046 aA
	10	0.539 ± 0.023 abAB	0.693 ± 0.085 abAB	1.067 ± 0.079 aA
	15	0.458 ± 0.054 bcAB	0.909 ± 0.016 aA	1.061 ± 0.096 aA
	20	0.356 ± 0.062 cB	0.943 ± 0.171 aA	0.940 ± 0.146 aA
50	0	0.400 ± 0.070 aAB	0.412 ± 0.011 bB	0.743 ± 0.011 aA
	5	0.412 ± 0.040 aA	0.415 ± 0.045 bB	0.862 ± 0.033 aA
	10	0.378 ± 0.059 aAB	0.690 ± 0.047 abAB	0.940 ± 0.014 aA
	15	0.300 ± 0.015 abAB	0.809 ± 0.037 aAB	0.834 ± 0.014 aA
	20	0.174 ± 0.027 bB	0.910 ± 0.076 aA	0.761 ± 0.054 aA
75	0	0.303 ± 0.091 abA	0.359 ± 0.016 bB	0.702 ± 0.028 aA
	5	0.337 ± 0.066 aA	0.368 ± 0.049 bB	0.735 ± 0.020 aA
	10	0.284 ± 0.044 abA	0.564 ± 0.071 bB	0.729 ± 0.038 aA
	15	0.228 ± 0.027 abA	0.640 ± 0.064 bB	0.649 ± 0.010 aA
	20	0.146 ± 0.006 bA	1.060 ± 0.037 aA	0.640 ± 0.034 aA

注(Note):同列数据后不同小、大写字母分别表示同一部位不同处理间差异达 5% 和 1% 显著水平 Values followed by different small and capital letters are significantly different in the same organ among treatments at 0.05 and 0.01 levels, respectively.

3 讨论

马铃薯对盐分非常敏感,在盐胁迫下最普遍的变化就是生长受到抑制,生物量显著下降[16-17]。本研究也证明了这一点,随 NaCl 胁迫浓度的增加,马铃薯脱毒苗鲜重、干重显著下降,添加 $CaCl_2$ 能够有效增加脱毒苗鲜重、干重,从而缓解盐胁迫对脱毒苗生长的抑制作用。在 25 和 50 mmol/L NaCl 胁迫下,添加 10 mmol/L $CaCl_2$ 处理的马铃薯脱毒苗生物量最高,在 75 mmol/L NaCl 胁迫浓度下,以 15 mmol/L $CaCl_2$ 处理的马铃薯脱毒苗生长最好。

盐胁迫对植物的伤害主要表现为渗透胁迫和离子毒害,Na^+ 和 Cl^- 是盐胁迫下植物进行渗透调节的主要无机离子,但过量的 Na^+ 和 Cl^- 在植物体内

的积累会破坏细胞内的离子和水分平衡[18-22]。马艳萍[23]采用 0～400 mmol/L NaCl 营养液浇灌法对芦荟进行胁迫处理,结果表明,根、茎、叶中 Na^+ 和 Cl^- 含量显著增加,本研究结果与其一致,随着 NaCl 胁迫浓度的增加,马铃薯脱毒苗各器官 Na^+ 和 Cl^- 含量极显著增多;马铃薯脱毒苗 Na^+ 含量在低盐胁迫时分布为根 > 茎 > 叶,高盐胁迫时表现为茎 > 根 > 叶,Cl^- 含量为茎 > 根 > 叶,这与韩志平等[24]在小型西瓜上的研究结果一致,这可能是由于茎中代谢活性相对较弱,马铃薯把吸收的大量 Na^+ 和 Cl^- 贮藏于茎中,以减轻盐胁迫对根系和叶片的伤害。朱义等[25]研究表明,在 100 mmol/L NaCl 胁迫下,添加适当浓度的 $CaCl_2$ 后,高羊茅细胞质膜透性降低,抑制 Na^+ 进入,表明钙能稳定细胞质膜,抑制了盐胁迫对细胞膜的伤害,从而使 Na^+ 含量降低。本研究也发现,NaCl 胁迫下添加适量钙后,马铃薯脱毒苗 Na^+ 含量下降,表明钙能够抑制植株对 Na^+ 的吸收,缓解盐胁迫对马铃薯的离子毒害作用。由于外源钙盐采用的是 $CaCl_2$,所以在 NaCl 和 $CaCl_2$ 的共同作用下,马铃薯脱毒苗 Cl^- 含量持续升高,但对马铃薯的生长并未产生影响,主要是因为马铃薯体内氯含量和磷素含量的总和是比较稳定的,约占无机元素总量的 15% 左右[26],虽然过多的 Cl^- 含量影响马铃薯对 P 的吸收,但本研究对马铃薯各器官磷素含量的测定结果表明,磷素含量在马铃薯正常生长所需范围之内,故在 NaCl 0～75 mmol/L 胁迫下,添加适量的 $CaCl_2$ 能够有效缓解盐胁迫对马铃薯的伤害,这从另一方面也说明了 NaCl 胁迫对马铃薯的伤害主要表现为 Na^+ 毒害。

K^+、Ca^{2+}、Mg^{2+} 和 P 是植物所需的大量或中量元素,在植物生长和代谢中具有重要作用,在过量 Na^+ 竞争下,K^+、Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 等营养元素的吸收受到抑制,P 的转移受阻,造成植物无法正常吸收营养,导致营养亏缺[27]。

据报道,钾营养是影响非盐生植物耐盐性的一个关键性因素[28]。多数研究表明,盐胁迫下植株 K^+ 含量下降[29,30];柳斌等[31]研究指出,Ca^{2+} 提高了 NaCl 胁迫下苜蓿根、叶 K^+ 含量,植株根、叶 Na^+/K^+ 比值下降。本研究结果也表明,随着 NaCl 浓度的增加马铃薯脱毒苗各器官 K^+ 含量显著下降,添加适量钙后,K^+ 含量升高,Na^+/K^+ 值降低。原因是 Ca^{2+} 能够在一定程度上缓解 NaCl 胁迫对马铃薯脱毒苗根系细胞膜的伤害,降低质膜的通透性,增强了细胞膜对离子的选择吸收[31]。对马铃薯脱毒苗 Na^+、K^+ 选择运输性研究表明,NaCl 胁迫下 $S_{K,Na}$ 降低,添加适量钙后,$S_{K,Na}$ 值升高,说明钙具有提高马铃薯体内 K^+ 选择运输性的作用,抑制 Na^+ 选择运输,调控 Na^+、K^+ 在各器官内区域化分布情况,能有效缓解 NaCl 对马铃薯的离子毒害作用。

盐胁迫下 Ca^{2+} 对维持细胞膜的完整性和离子的选择性吸收起着重要作用[32,33],大量 Ca^{2+}、Mg^{2+} 的积累有助于维持较低的细胞渗透势,促进根系吸水[34]。有研究表明盐胁迫下紫花苜蓿[18]、沙棘[35]根的 Ca^{2+}、Mg^{2+} 含量均显著下降。赵长江等[36]认为,外源钙可明显增加盐胁迫下玉米幼苗 Ca^{2+}、Mg^{2+} 的吸收量和运输量,降低 Na^+/Ca^{2+} 比值。本研究结果显示,随着 NaCl 胁迫浓度的增加,马铃薯脱毒苗各器官 Ca^{2+}、Mg^{2+} 含量下降,Na^+/Ca^{2+}、Na^+/Mg^{2+} 值极显著升高,随添加 $CaCl_2$ 浓度的增加,各器官 Ca^{2+} 含量持续升高,Na^+/Ca^{2+} 值明显下降,各器官 Mg^{2+} 含量在低浓度 $CaCl_2$ 处理下增加,高浓度 $CaCl_2$ 处理下反而降低,Na^+/Mg^{2+} 值同样如此。对马铃薯脱毒苗 Na^+、Ca^{2+}、Mg^{2+} 选择运输性研究表明,NaCl 胁迫下 $S_{Ca,Na}$ 先升高后降低,$S_{Mg,Na}$ 下降,说明马铃薯脱毒苗在低盐胁迫下有助于 Ca^{2+} 选择运输,高盐胁迫抑制 Ca^{2+} 选择运输,盐胁迫抑制 Mg^{2+} 选择运输,而且随着 NaCl 胁迫浓度的增加,马铃薯脱毒苗各器官 Mg^{2+} 含量分布情况由叶 > 茎 > 根变为茎 > 叶 > 根,也说明 Mg^{2+} 向叶中的选择运输量减少。添加适量的钙后,马铃薯脱毒苗 $S_{Ca,Na}$、$S_{Mg,Na}$ 值升高,说明添加外源钙能够增强马铃薯对 Ca^{2+}、Mg^{2+} 的选择性运输,从而抑制 Na^+ 的选择运输,这证实 $CaCl_2$ 与 Na^+ 选择吸收和运输之间有密切关系,通过维持离子平衡和营养需求减轻盐害是钙调控马铃薯适应盐胁迫的生理基础之一。

磷是细胞核和细胞质的组成成分,在蛋白质代谢、糖类代谢以及脂肪代谢中起着非常重要的作用。大部分情况下,植物组织中的磷含量在盐胁迫下降低[37-38]。冯固等[39]研究表明,NaCl 胁迫下玉米植株地上部磷含量降低,地下部磷含量升高,本研究也得出了相似的结果,随着 NaCl 胁迫浓度的增加马铃薯脱毒苗茎、叶磷含量下降,根中磷含量增加,植株平均磷含量下降,各器官 P 含量分布情况由叶 > 茎 > 根变成根 > 叶 > 茎。这说明在盐胁迫下马铃薯脱毒苗中的磷由根部向地上部再分配的作用减弱,可能与盐胁迫下植株对营养元素运输特性有关[40]。添加 $CaCl_2$ 后,马铃薯脱毒苗磷含量先降低后升高,

说明低浓度 $CaCl_2$ 具有缓解盐胁迫抑制磷素再分配的作用,而高浓度 $CaCl_2$ 的这种作用减弱,故马铃薯自身需积累较多的磷供给植株生长。

4 结论

NaCl 胁迫下马铃薯脱毒苗体内 Na^+ 和 Cl^- 含量极显著增加,K^+、Ca^{2+}、Mg^{2+} 和 P 含量减少,植株营养亏缺,离子代谢紊乱,导致生长受到抑制。在 NaCl 0、25、50 mmol/L 胁迫浓度下添加 $CaCl_2$ 10 mmol/L,以及在 NaCl 75 mmol/L 胁迫下添加 $CaCl_2$ 15 mmol/L能够有效改善马铃薯脱毒苗体内的离子平衡,促进营养吸收,增强植株向地上部选择运输 K^+、Ca^{2+}、Mg^{2+} 的能力,调控离子在器官间的区域化分布,缓解 NaCl 胁迫对马铃薯的伤害。

参 考 文 献:

[1] 刘国花. 植物抗盐机理研究进展[J]. 安徽农业科学, 2006, 34(23): 6111-6112.
Liu G H. Research progress in mechanism of plant resistance to salt stress[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2006, 34(23): 6111-6112.

[2] 赵自国, 陆静梅. 植物耐盐性研究及发展[J]. 长春师范学院学报, 2002, 21(1): 51-53.
Zhao Z G, Lu J M. Progress or research in plants salt tolerance [J]. Journal of Changchun Normal College, 2002, 21(1): 51-53

[3] Silva J V B, Otoni W C, Martinez A *et al*. Microtuberization of Andean potato species (*Solamun* spp.) as affected by salinity [J]. Scientia Horticulturae, 2001, 89(2): 91-101.

[4] Patell R M, Prasher S O, Donnelly D, Bonnell R B. Effect of initial soil salinity and subirrigation water salinity on potato tuber yield and size[J]. Agricultural Water Management. 2001, 46(3): 231-239.

[5] Martinez C A, Maestri M, Lani E G. In vitro salt tolerance and proline accumulation in Andean potato (*Solamun* spp) differing in frost resistance[J]. Plant Science, 1996, 116(2): 177-184.

[6] Levy D, Tai G C C. Differential response of potatoes (*Solanum tuberosum* L.) to salinity in an arid environment and field performance of the seed tubers grown with fresh water in the following season [J]. Agricultural Water Management, 2013, 116: 122-127.

[7] 内蒙古自治区土壤普查办公室, 内蒙古自治区土壤肥料工作站. 内蒙古土壤[M]. 北京: 科学出版社, 1994. 489-499.
Soil Survey Office of Inner Mongolia Autonomous Region, Soil and Fertilizer Station of Inner Mongolia Autonomous Region. Inner Mongolia Soil[M]. Beijing: Science Press, 1994. 489-499.

[8] 王芳, 万书波, 孟庆伟, 等. Ca^{2+} 在植物盐胁迫响应机制中的调控作用[J]. 生命科学研究, 2012, 16(4): 362-367.
Wang F, Wan S B, Meng Q W *et al*. Regulation of Ca^{2+} in plant response mechanisms under salt stress[J]. Life Science Research, 2012, 16(4): 362-367.

[9] Lauchli A. Calcium, salinity and the plasma membrane [A]. Leonard R T, Hepler P K (ed.). Calcium in plant growth and development[C]. The American Society of Plant Physiologists Symposium Series, 1990, 4. 26-35.

[10] 朱晓军. 钙对盐胁迫下水稻幼苗盐害缓解的效应及机理研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2004.
Zhu X J. Mitgative effects and mechanisms of exogenous calcium on rice seedlings under salt stress [D]. Nanjing: Nanjing Agriculture University, 2004.

[11] 杨凤军, 李天来, 臧忠婧, 等. 外源钙施用时期对缓解盐胁迫番茄幼苗伤害的作用[J]. 中国农业科学, 2010, 43(6): 1181-1188.
Yang F J, Li T L, Zang Z J *et al*. Effects of timing of exogenous calcium application on the alleviation of salt stress in the tomato seedlings[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2010, 43(6): 1181-1188.

[12] 王朝霞. 钙、钾营养对 NaCl 胁迫下马铃薯生长和生理特性的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学硕士论文, 2011.
Wang Z X. Effects of calcium potassium nutrition on growth and physiological characteristics of potato under NaCl stress [D]. Hohhot: MS Thesis of Inner Mongolia Agricultural University, 2011.

[13] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.
Gao J F. Plant physiology experimental guidance[M]. Beijing: Higher Education Press, 2006.

[14] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 北京: 中国农业出版社, 2008.
Bao S D. Soil and agro-chemistry analysis[M]. Beijing: China Agricultural Press, 2008.

[15] 杨敏生, 李艳华, 梁海永, 等. 盐胁迫下白杨无性系苗木体内离子分配及比较[J]. 生态学报, 2003, 23(2): 271-277.
Yang M S, Li Y H, Liang H Y *et al*. Ion distribution and comparison in seedlings of white poplar clones under salt stress [J]. Acta Ecologica Sinica, 2003, 23(2): 271-277.

[16] 王清, 黄惠英, 张金文, 等. 外源硅及脯氨酸对盐胁迫下马铃薯试管苗的影响[J]. 中国蔬菜, 2005, (9): 16-18.
Wang Q, Huang H Y, Zhang J W *et al*. Effect of exogenous silicon and proline on potato plantlet in vitro under salt stress [J]. China Vegetables, 2005, (9): 16-18.

[17] 王新伟, 滕伟丽, 马异泉, 等. 盐胁迫下马铃薯脱毒苗生物产量及 Vc 含量的变化[J]. 东北农业大学学报, 2000, 31(3): 221-224.
Wang X W, Teng W L, Ma Y Q *et al*. The difference in biological yields and Vc content of potato virus-free plantlets under sodium stress [J]. Journal of Northeast Agricultural University, 2000, 31(3): 221-224.

[18] Li R L, Shi F C, Fukuda K J *et al*. Effects of salt and alkali stresses on germination, growth, photosynthesis and ion accumulation in alfalfa (*Medicago sativa* L.)[J]. Soil Science and Plant Nutrition, 2010, 56: 725-733.

[19] Parida A K, Das A B. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review[J]. Ecotoxicology and Environment Safety, 2005, 60: 324-349

[20] Zhu J K. Regulation of ion homeostasis under salt stress[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2003, 6: 441-445.

[21] Tavakkoli E, Fatehi F, Coventry S. Additive effects of Na^+ and Cl^- ions on barley growth under salinity stress[J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62: 2189-2203.

[22] Munns R, Tester M. Mechanisms of salinity tolerance[J]. Annual Review of Plant Biology, 2008, 59: 651-681.

[23] 马艳萍. 不同盐度胁迫对芦荟生长和离子吸收分配的影响[J]. 中国农学通报, 2012, 28(25): 172-178.
Ma Y P. Effects of salt concentration on growth, ion absorption and distribution of *Aloe vera* L.[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2012, 28(25): 172-178.

[24] 韩志平, 郭世荣, 郑瑞娜, 等. 盐胁迫对小型西瓜幼苗体内离子分布的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2013, 19(4): 908-917.
Han Z P, Guo S R, Zheng R N *et al*. Effect of salinity on distribution of ions in mini-watermelon seedlings[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizer, 2013, 19(4): 908-917.

[25] 朱义, 何池全, 杜玮, 等. 盐胁迫下外源钙对高羊茅种子萌发和幼苗离子分布的影响[J]. 农业工程学报, 2007, 23(11): 133-137.
Zhu Y, He C Q, Du W *et al*. Effects of exogenous calcium on the seed germination and seedling ions distribution of Festuca arundinacea under salt stress[J]. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 2007, 23(11): 133-137.

[26] 门福义, 刘梦芸. 马铃薯栽培生理[M]. 北京: 中国农业出版社, 1995, 178.
Men F Y, Liu M Y. Potato cultivation physiology[M]. Beijing: China Agricultural Press, 1995. 178.

[27] 李先婷. 盐胁迫对豌豆幼苗离子平衡和根际 pH 变化的影响[D]. 兰州: 兰州大学硕士论文, 2013.
Li X T. Effects of salinity stress on ion balance and rhizosphere pH change of pea (*Pisum sativum* L.) seedlings[D]. Lanzhou: MS Thesis of Lanzhou University, 2013.

[28] Zhu J K. Genetic analysis of plant salt tolerance using Arabidopsis[J]. Plant Physiology, 2000, 124: 941-948.

[29] 杨小菊, 赵昕, 石勇, 等, 盐胁迫对砂蓝刺头不同器官中离子分布的影响[J]. 草业学报, 2013, 22(4): 116-122.
Yang X J, Zhao X, Shi Y et al. Effects of salt stress on ion distribution in different *Echinops gmelini* organs[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2013, 22(4): 116-122.

[30] 孙孟超, 尹赜鹏, 马晓蕾, 等. 盐胁迫对欧李幼苗生理响应及离子含量的影响[J]. 经济林研究, 2012, 30(2): 33-37.
Sun M C, Yin Z P, Ma X L *et al*. Effects of salt stress on physiological characteristics and ion contents in cerasus humilis seedlings[J]. Nonwood Forest Research, 2012, 30(2): 33-37.

[31] 柳斌, 周万海, 师尚礼, 等. 外源 Ca^{2+} 和水杨酸对苜蓿幼苗盐害的缓解效应[J]. 中国草地学报, 2011, 01: 42-47.
Liu B, Zhou W H, Shi S L *et al*. Ameliorating effects of exogenous Ca^{2+} and salicylic acid on alfalfa seedlings under salt stress[J]. Chinese Journal of Grassland, 2011, 01: 42-47.

[32] 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.
Zheng Q S, Wang R L, Liu Y L. Effects of Ca^{2+} on absorption and distribution of ions in salt-treated cotton seedlings[J]. Plant Physiology Journal, 2001, 27(4): 325-330.

[33] 晏斌, 戴秋杰, 刘晓忠, 等. 钙提高水稻耐盐性的研究[J]. 作物学报, 1995, 21(6): 685-690.
Yan B, Dai Q J, Liu X Z *et al*. The study on increasing salt resistance of rice by calcium[J]. Acta Agronomic Sinica, 1995, 21(6): 685-690.

[34] Shabala S, Demidchik V, Shabala L *et al*. Extracellular Ca^{2+} ameliorates NaCl induced K^+ loss from arabidopsis root and leaf cells by controlling plasma membrane K^+ permeable channels[J]. Plant Physiology, 2006, 141: 1653-1665.

[35] Chen W C, Cui P J, Sun H Y *et al*. Comparative effects of salt and alkali stresses on organic acid accumulation and ionic balance of seabuckthorn (*Hippophae rhamnoides* L.)[J]. Industrial Crops and Products, 2009, 30: 351-358.

[36] 赵长江, 薛盈文, 杨克军, 等. 外源钙对盐胁迫下玉米幼苗不同器官离子含量的影响[J]. 玉米科学, 2012, 20(3): 68-72.
Zhao C J, Xue Y W, Yang K J *et al*. Effects of exogenous calcium on the ionic contents in different organs of maize seedlings under salt stress[J]. Journal of Maize Sciences, 2012, 20(3): 68-72.

[37] Gnes A, Inal A. Effect of salinity on P induced Zn deficiency in pepper plants[J]. Journal of Agriculture and Forestry, 1999, 23: 459-464.

[38] 李佳霓, 田秀平. 不同玉米品种盐胁迫条件下苗期性状与吸磷量关系的研究[J]. 天津农学院学报, 2013, 20(2): 1-5.
Li J N, Tian X P. Studies on relationship between seedling traits and phosphorus uptake in different maize varieties under salt stress[J]. Journal of Tianjin Agricultural University, 2013, 20(2): 1-5.

[39] 冯固, 李晓林, 张福锁, 李生秀. 盐胁迫下丛枝菌根真菌对玉米水分和养分状况的影响[J]. 应用生态学报, 2000, 11(4): 595-598.
Feng G, Li X L, Zhang F S, Li S X. Effect of AM fungi on water and nutrition status of corn plants under salt stress[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2000, 11(4): 595-598.

[40] Martinez V, Lauchli A. Phosphorus translocation in salt-stressed cotton[J]. Plant Physiology, 1991, 83: 627-632.