

盐胁迫对四种基因型冬小麦幼苗 Na^+ 、 K^+ 吸收和累积的影响

赵 旭^{1,3}, 王林权¹, 周春菊^{2,*}, 尚浩博¹

(1. 西北农林科技大学资源环境学院; 2. 西北农林科技大学生命科学院, 杨凌 712100 3. 中国科学院南京土壤研究所, 南京 210008)

摘要:以 4 种不同基因型冬小麦品种为试验材料, 研究了盐胁迫下小麦幼苗的生长及 Na^+ 、 K^+ 和 Cl^- 的吸收、累积规律。结果表明, 盐胁迫下小麦吸水困难, 幼苗生长受抑, 幼苗含水量、生物量及干物质质量明显下降, Na^+ 、 Cl^- 含量和单株累积量显著增加, K^+ 含量和单株累积量则明显降低。 Na^+/K^+ 比值随介质中的盐浓度的增加而升高。盐胁迫下各基因型冬小麦幼苗 Na^+ 、 K^+ 和 Cl^- 的单株累积量及其在地上部分和根系中的含量变化较大, 说明小麦根系对 Na^+ 、 K^+ 和 Cl^- 的吸收存在基因型差异。盐处理下, 暖型小麦 NR9405 对 K^+ 的选择吸收能力强, 对 Na^+ 的吸收和累积少, 植株体内的 K^+ 浓度较高, Na^+/K^+ 比值小, 幼苗的生物量较大, 耐盐性强。冷型小麦 RB6 对 K^+ 的选择能力差, 对 Na^+ 的吸收和累积量大, 幼苗的 Na^+/K^+ 比值大, 生物量小, 耐盐性较差。低盐浓度下, Na^+ 可作为渗透调节物质维持植物体内渗透平衡。高盐浓度下, Na^+ 的过度吸收和累积可能是盐害的主要原因。维持体内较低的 Na^+ 水平和 Na^+/K^+ 比值是小麦耐盐性的一个重要特征。

关键词: 盐胁迫; 基因型; 冬小麦; Na^+ 累积量; Na^+/K^+

文章编号: 1000-0933 (2007) 01-0205-09 中图分类号: Q142, Q945.78, S314 文献标识码: A

Effects of salt stress on the absorption and accumulation of Na^+ and K^+ in seedlings of four winter wheat (*Tritium aestivum*) genotypes

Zhao Xu^{1,3}, Wang Linquan¹, Zhou Chunju^{2,*}, Shang Haobo¹

1 College of Resources and Environmental Science, Northwest A & F University, Yangling 712100, China

2 College of Life Science, Northwest A&F University, Yangling 712100, China

3 Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 2100008, China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (1) 0205 ~ 0213.

Abstract: This research investigated the growth response and Na^+ and K^+ absorption and accumulation in seedlings of four winter wheat genotypes under salt stress. The results showed that the water content, biomass, dry weight, and K^+ concentration and accumulation of the seedlings decreased greatly under salt stress. In contrast, the concentration and accumulation of Na^+ and Cl^- in the seedlings increased. The Na^+/K^+ ratio in the seedlings increased as the salt concentration increased in the growth medium. There were differences in the concentration and accumulation of Na^+ and Cl^- among the wheat genotypes, which indicated that wheat roots had genotypic differences in total absorption of Na^+ , K^+ and Cl^- . Genotype NR9405 has a higher canopy temperature compared to the other genotypes. Under salt stress, it had a

基金项目: 西北农林科技大学优秀人才专项基金资助项目 (08080244); 国家自然科学基金重点资助项目 (30230230); 国家自然科学基金资助项目 (30571085)

收稿日期: 2005-11-18; 修订日期: 2006-05-09

作者简介: 赵旭 (1982 ~), 男, 河南陕县人, 博士生, 主要从事植物营养生理与调控研究. E-mail: zhaoxu@mail.issas.ac.cn

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

Foundation item: The project was financially supported by Elitist Special Foundation of Northwest A&F University (No. 08080244); National Natural Science Foundation of China (No. 30230230 & No. 30571085)

Received date: 2005-11-18; **Accepted date:** 2006-05-09

Biography: Zhao Xu, Ph. D. candidate, mainly engaged in plant nutrition physiology and adjustment. E-mail: zhaoxu@mail.issas.ac.cn

higher capacity for selective K^+ uptake and lower Na^+ uptake and translocation compared to the other genotypes. As a result ,it had a higher cytosolic K^+ concentration and a lower Na^+/K^+ ratio. It also had greater biomass production compared to the other genotypes. In contrast ,genotype RB6 has a relatively low canopy temperature. Our results indicated that it had a lower capacity for K^+ uptake and a higher capacity for Na^+ accumulation compared to the other genotypes. This resulted in a higher Na^+/K^+ ratio and lower biomass production. Na^+ entering the plant could function as an osmotica and adjust the osmosis potential and maintain the osmosis balance under low NaCl concentration. Excessive Na^+ absorption is one of the main causes of plant injury and a reduction in growth under high salt stress. The ability to maintain a low cytosolic Na^+ concentration and a small Na^+/K^+ ratio could be a major characteristic of salt tolerance in wheat.

Key Words : salt stress ; genotype ; winter wheat ; Na^+ accumulation ; Na^+/K^+ ratio

减少土壤盐碱化的蔓延 ,充分利用有农用潜力的大面积盐碱土 ,增加高产作物的耐盐能力 ,是一项全球性的研究课题。盐胁迫对作物造成的危害主要有离子毒害、渗透胁迫和营养失衡等^[1,2]。这些危害均与作物对盐分离子的吸收累积有着直接和间接的关系^[3]。因此 ,作物的耐盐性与其吸收、运输和累积盐分离子的能力有关。

许多作物通过减少到达地上部分的盐分数量 ,或减少地上部分的盐分累积来增加耐盐性。这种方法比在地上部分处理盐分更为普遍^[4]。整株水平上作物可通过各种途径降低盐分在地上部的累积。其中包括减少根系对盐分的吸收 ,抑制盐分向地上部分的运输 ,或通过其它调节机制来实现^[5]。对许多植物来说 ,如果 Na^+ 的毒性基础是由于 Na^+ 和 K^+ 竞争 K^+ 的结合位点 ,低的 Na^+/K^+ 就比简单的维持低 Na^+ 更有意义^[4]。作物抗盐力与 Na^+/K^+ 的选择性有关 ,一般抗盐性小麦品种在各生育时期均具有较高的 K^+/Na^+ ,小麦的籽粒产量在一定范围内与其植株地上部各器官的 K^+/Na^+ 呈一定正相关^[6]。可通过盐分胁迫下作物对 Na^+/K^+ 选择性来分析作物膜系统的稳定性及与之相联系的作物抗盐机制^[7]。西北农林科技大学冷源小麦研究室经过多年研究将小麦划分为冷型小麦和暖型小麦等类型 ,冷型小麦和暖型小麦在一系列生理生态特性方面具有明显的分异性 ,冷型小麦具有的抗逆性能优于暖型小麦^[8~11]。作者研究发现 ,不同温度型小麦在萌发过程中的耐盐性具有明显差异^[12]。为进一步研究不同温度型小麦的抗盐性及其生理机制 ,本文以 4 种不同温度型冬小麦为材料 ,系统研究了冬小麦幼苗在盐胁迫下的生长和 Na^+ 、 K^+ 、 Cl^- 的吸收累积规律及 Na^+/K^+ 选择性 ,探讨它们与冬小麦幼苗耐盐性的关系 ,为不同温度型小麦在耐盐育种和抗盐栽培中的应用提供依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

选用 4 个性能各异的小麦品种 (系)NR9405 (暖型小麦)、小偃 6 号 (中间偏冷型)、陕 229 和 RB6 (冷型小麦)。以上品种均为西北农林科技大学冷源小麦研究室提供的同一年收获种子。培养容器为 500ml 圆形黑色塑料盒直径 $\phi = 10\text{cm}$,盖板为 1.5cm 厚塑料泡沫板 ,其上有 5 个 $\phi = 1\text{cm}$ 的小孔。

1.2 试验方法

水培试验 挑选大小一致、饱满的小麦籽粒用 10% 的次氯酸钠消毒 10min。将种子放入蒸馏水中吸涨 4h ,然后均匀播于湿润粗滤纸上 ,表面再覆盖一层粗滤纸 ,置于 25℃ 培养箱中催芽 24h。将萌发一致的露白种子均匀播于沙盘 ,每天浇水保持沙盘湿润。出苗后 ,将沙盘置于自然光照处。取长势良好、大小一致的 3 叶期小麦幼苗 ,用消过毒的棉花固定在盖板的孔中 ,根系浸在溶液中 ,每孔植苗 3 株。每个盒子的 4 个孔中分别移植 4 种小麦基因型 ,每盒定植 12 株 ,留一孔作为通气孔。

营养液采用 Hoagland 全营养液 + Arnon 微量元素混合液。处理溶液如下 :

(1)T1 ,营养液 (CK) , pH7.44 , $Ec1.825\text{msecm}^{-1}$; (2)T2 ,营养液 + $50\text{mmolL}^{-1}\text{NaCl}$, pH6.57 , $Ec7.85\text{msecm}^{-1}$; (3)T3 ,营养液 + $150\text{mmolL}^{-1}\text{NaCl}$, pH6.64 , $Ec16.25\text{msecm}^{-1}$; (4)T4 ,营养液 + $250\text{mmolL}^{-1}\text{NaCl}$, pH6.65 , $Ec23.0\text{msecm}^{-1}$;每处理重复 10 次。于 ZPW-350 智能植物培养箱内培养 ,培养温度为 25℃ (昼)/

20℃ (夜), 光周期为 12h/12h, 照度 (lx) 为 7430/0, 湿度为 65%/50%。每天用充气泵通气 10min。每周更换 1 次处理溶液, 两周后取试验材料测定, 重复 3 次。

1.3 测定项目

生物量测定 取 3 株小麦幼苗用蒸馏水洗净根系, 吸水纸吸干根系表面水分, 湿布擦净地上部分后, 称量鲜重。将材料放入烘箱内 105℃ 杀青, 85℃ 烘干 24h, 称干重, 计算含水量 (% Fresh)。取 7 株小麦幼苗将地上部分和根系分开后, 按照上述操作分别测定地上部分和根系的干、鲜重。

Na^+ 、 K^+ 和 Cl^- 含量测定 Na^+ 、 K^+ 和 Cl^- 提取参照王宝山、赵可夫方法^[13]略作修改后进行。将烘干样品研磨粉碎后, 取约 50mg 粉末放入 15ml 具塞刻度试管中, 加 10ml 去离子水, 于沸水浴中浸提 2h 后, 定容至 50ml 容量瓶。过滤后, 测定滤液中的 Na^+ 、 K^+ 和 Cl^- 含量。 Na^+ 和 K^+ 用火焰光度计测定, Cl^- 用 250mmolL⁻¹ AgNO_3 标准溶液滴定法测定 (指示剂为铬酸钾)。

2 结果与讨论

2.1 盐胁迫对 4 种基因型冬小麦幼苗生长的影响

2.1.1 对小麦幼苗含水量的影响

盐胁迫下, 小麦幼苗含水量降低。随盐浓度的增加, 降幅逐渐增大 (表 1)。与对照 (T1) 相比, NaCl 浓度在 50mmolL⁻¹ (T2) 和 150mmolL⁻¹ (T3) 时, NR9405、小偃 6 号和陕 229 幼苗含水量受盐胁迫影响较小, 降幅仅为 2% ~ 11%, 在 150mmolL⁻¹ (T3) NaCl 处理下 RB6 幼苗含水量则有明显下降, 降幅为 50%, 250mmolL⁻¹ NaCl 处理 (T4) 下 4 个小麦品种幼苗的含水量均显著降低, NR9405 降幅最小, 为 15%, 小偃 6 号和陕 229 次之, 分别为 28% 和 32%, RB6 最大, 达 43%。这表明盐胁迫显著抑制幼苗的吸水。

2.1.2 对小麦幼苗鲜重和干重的影响

盐胁迫下, 小麦幼苗生长受到不同程度的抑制, 表现在各小麦品种幼苗的单株鲜重和干重下降 (表 1)。随盐浓度增加, 各小麦品种幼苗的单株鲜重和干重呈明显的下降趋势, 与对照 (T1) 相比分别下降 17% ~ 85% 和 10% ~ 67%。小麦幼苗的单株鲜重对盐胁迫的反应较干重更为敏感。4 种基因型冬小麦对盐胁迫的反应不同。随盐浓度的上升, 与对照 (T1) 相比, NR9405 的单株鲜重和干重分别下降了 17% ~ 76% 和 10% ~ 50%, 小偃 6 号分别下降 18% ~ 84% 和 11% ~ 67%, 陕 229 则下降 32% ~ 83% 和 25% ~ 50%, RB6 分别下降了 22% ~ 85% 和 12% ~ 50%。与其它品种相比, NR9405 干重显著大于陕 229 和 RB6, 对盐胁迫有较强的适应性。

2.1.3 对小麦幼苗干物质净累积量的影响

盐胁迫下各品种小麦幼苗单株干物质净累积量显著降低 (表 1)。在各种处理条件下, NR9405 的干物质产量高于其余 3 个基因型, 在盐胁迫下可维持较高的干物质生产能力。在低盐条件下, 小偃 6 号的干物质生产较高, 但在中、高盐条件下小偃 6 号的干物质生产与陕 229 和 RB6 相当。

2.2 盐胁迫对 4 种基因型冬小麦幼苗 Na^+ 、 K^+ 、 Cl^- 吸收、累积的影响

2.2.1 小麦幼苗整株的 Na^+ 、 K^+ 、 Cl^- 累积与耐盐性

与对照 (T1) 相比, 随盐浓度增加各小麦品种幼苗体内 Na^+ 含量明显上升。50mmolL⁻¹ NaCl (T2) 处理下, NR9405 整株 Na^+ 浓度最低, 小偃 6 号 Na^+ 浓度最高, 陕 229 和 RB6 介于两者之间 (图 1b)。150 ~ 250mmolL⁻¹ NaCl (T3, T4) 处理下, 仍以 NR9405 的 Na^+ 浓度最低, 小偃 6 号次之, 陕 229 和 RB6 则相对较高。50mmolL⁻¹ NaCl (T2) 处理下, 小偃 6 号单株 Na^+ 累积量最高 (图 1a)。150 ~ 250mmolL⁻¹ NaCl (T3, T4) 处理下, Na^+ 累积量下降。表明在低盐浓度胁迫下, Na^+ 可能作为渗透物质进入体内调节体内渗透压, 维持渗透平衡, 增加吸水, 150 ~ 250mmolL⁻¹ NaCl (T3, T4) 高盐浓度胁迫下, 小偃 6 号渗透调节能力下降, 植株生长量大幅度降低, 体内 Na^+ 的总积累量减少 (图 1a), 但单位干物质含量反而增加 (图 1b)。盐处理下, NR9405 单株 Na^+ 累积量较低, 体内 Na^+ 浓度也最低, 说明 NR9405 根系可能对 Na^+ 的渗透性吸收相对较小, 根部拒 Na^+ 能力较强, 且可通过快速生长来稀释盐分, 从而减轻伤害。陕 229 和 RB6 体内 Na^+ 含量较高, 尤其在高盐浓度下,

Na⁺ 累积量大 ,浓度高 ,表明其根系对 Na⁺ 的渗透性吸收大 ,根部拒 Na⁺ 能力较弱 ,盐害较重。盐胁迫下 4 种基因型冬小麦品种幼苗整株的 Cl⁻ 吸收和累积状况与 Na⁺ 完全一致。图 1c 和图 1d 反映了盐胁迫下 4 种基因型冬小麦品种幼苗整株的 K⁺ 累积状况。结果显示 ,各小麦品种幼苗的 K⁺ 含量和单株累积量均随盐浓度的增加而显著降低。K⁺ 含量和累积量均以 NR9405 最高 ,小偃 6 号和陕 229 的 K⁺ 含量次之 ,RB6 最低。说明 NR9405 对 K⁺ 的选择吸收能力高于其余 3 个基因型。

表 1 盐胁迫下 4 种基因型冬小麦幼苗的含水量、单株鲜重、单株干重及干物质净累积量的变化
Table 1 Changes of water content ,fresh weight ,dry weight and net dry weight of the seedlings of four winter wheat genotypes under salt stress

品种 Varieties		处理 Treatments			
		T1	T2	T3	T4
小偃 6 号 Xiaoyan6	含水量 (% FW)	84.8 ± 0.6 (100)aA	82.4 ± 1.7 (97)abA	78.5 ± 3.3 (93)aB	60.9 ± 0.0 (72)bC
	Water content				
	单株鲜重 (mg)	574.2 ± 21.7 (100)abA	469.7 ± 63.1 (82)aB	246.3 ± 51.4 (44)bC	87.3 ± 0.0 (16)bD
	Fresh weight				
NR9405	单株干重 (mg)	87.6 ± 7.0 (100)aA	82.4 ± 10.3 (89)abA	51.9 ± 3.0 (55)bB	34.2 ± 0.0 (33)cC
	Dry weight				
	单株干物质净累积量 (mg)	86.8 ± 0.1 (100)bA	78.5 ± 0.0 (90)bB	48.9 ± 0.0 (56)bC	31.5 ± 0.2 (36)dD
	Net dry weight				
陕 229 Shaan229	含水量 (% FW)	86.0 ± 0.2 (100)aA	84.4 ± 0.7 (98)aAB	81.8 ± 0.8 (95)aB	72.8 ± 3.3 (85)aC
	Water content				
	单株鲜重 (mg)	706.2 ± 78.5 (100)aA	586.6 ± 40.1 (83)bB	365.9 ± 52.4 (52)aC	167.9 ± 8.3 (24)aD
	Fresh weight				
RB6	单株干重 (mg)	98.7 ± 10.7 (100)aA	91.4 ± 2.0 (90)aA	66.2 ± 5.8 (70)aB	45.4 ± 3.6 (50)aC
	Dry weight				
	单株干物质净累积量 (mg)	98.3 ± 0.0 (100)aA	89.0 ± 0.1 (91)aB	62.9 ± 0.1 (64)aC	42.4 ± 0.0 (43)aD
	Net dry weight				
小偃 6 号 Xiaoyan6	含水量 (% FW)	84.7 ± 1.1 (100)aA	81.7 ± 1.2 (96)bA	75.1 ± 4.6 (89)aB	58.1 ± 0.0 (68)bC
	Water content				
	单株鲜重 (mg)	526.0 ± 96.3 (100)bA	355.8 ± 52.7 (68)cB	214.3 ± 45.2 (40)bC	88.9 ± 0.0 (17)bD
	Fresh weight				
NR9405	单株干重 (mg)	79.7 ± 9.6 (100)aA	64.8 ± 5.2 (75)cB	51.9 ± 0.4 (63)bC	37.2 ± 0.0 (50)bcD
	Dry weight				
	单株干物质净累积量 (mg)	79.0 ± 0.1 (100)cA	62.4 ± 0.2 (79)dB	48.2 ± 0.1 (61)cC	33.7 ± 0.0 (42)cD
	Net dry weight				
陕 229 Shaan229	含水量 (% FW)	83.2 ± 0.7 (100)bA	80.4 ± 0.2 (97)bA	41.8 ± 10.7 (50)bB	47.2 ± 0.0 (57)cB
	Water content				
	单株鲜重 (mg)	463.1 ± 84.2 (100)bA	362.2 ± 36.8 (78)cB	76.3 ± 10.4 (17)cC	72.1 ± 0.0 (15)cC
	Fresh weight				
RB6	单株干重 (mg)	77.8 ± 14.5 (100)aA	70.9 ± 6.5 (88)bcA	44.0 ± 5.9 (50)bB	38.0 ± 0.0 (50)bB
	Dry weight				
	单株干物质净累积量 (mg)	77.2 ± 0.2 (100)dA	68.9 ± 0.1 (89)cB	40.1 ± 0.2 (52)dC	34.8 ± 0.1 (45)bD
	Net dry weight				

单株干物质净累积量 = 单株干重 - 单株 Na⁺ 累积量 ,表中数值为平均值 ± 标准差 (n = 3) ,括号内数值为占对照的百分数 ;小写字母表示纵向不同品种 5% 水平的差异显著性 ,大写字母表示横向不同处理间 5% 水平的差异显著性 ;下同 Net dry mass of the seedling equal to dry weight subtracts Na⁺ accumulations ; Means ± SD , data in the parentheses is the percentage of treatments to control ; The small letters and capital letters show difference significance at 5% between varieties in column and treatments in horizon , respectively ; the same below

2.2.2 盐胁迫下小麦幼苗细胞内 Na⁺ 和 K⁺ 浓度

盐胁迫下小麦幼苗的细胞内 Na⁺ 浓度明显增加。相同处理下 ,NR9405 细胞内 Na⁺ 浓度最低 ,为 213.60 ~ 1083.26mmolL⁻¹ ,RB6 则高达 303.72 ~ 4185.72mmolL⁻¹。小偃 6 号和陕 229 介于二者之间 ,分别为 446.79 ~ 2203.18mmolL⁻¹和 357.48 ~ 2937.34mmolL⁻¹ (表 2)。250mmolL⁻¹NaCl (T4)胁迫下 ,陕 229 和 RB6 细胞内 Na⁺ 浓度比对照分别增加 43.7 倍和 64.9 倍。各小麦幼苗细胞内 K⁺ 浓度在 50mmolL⁻¹NaCl (T2)处理下 ,均

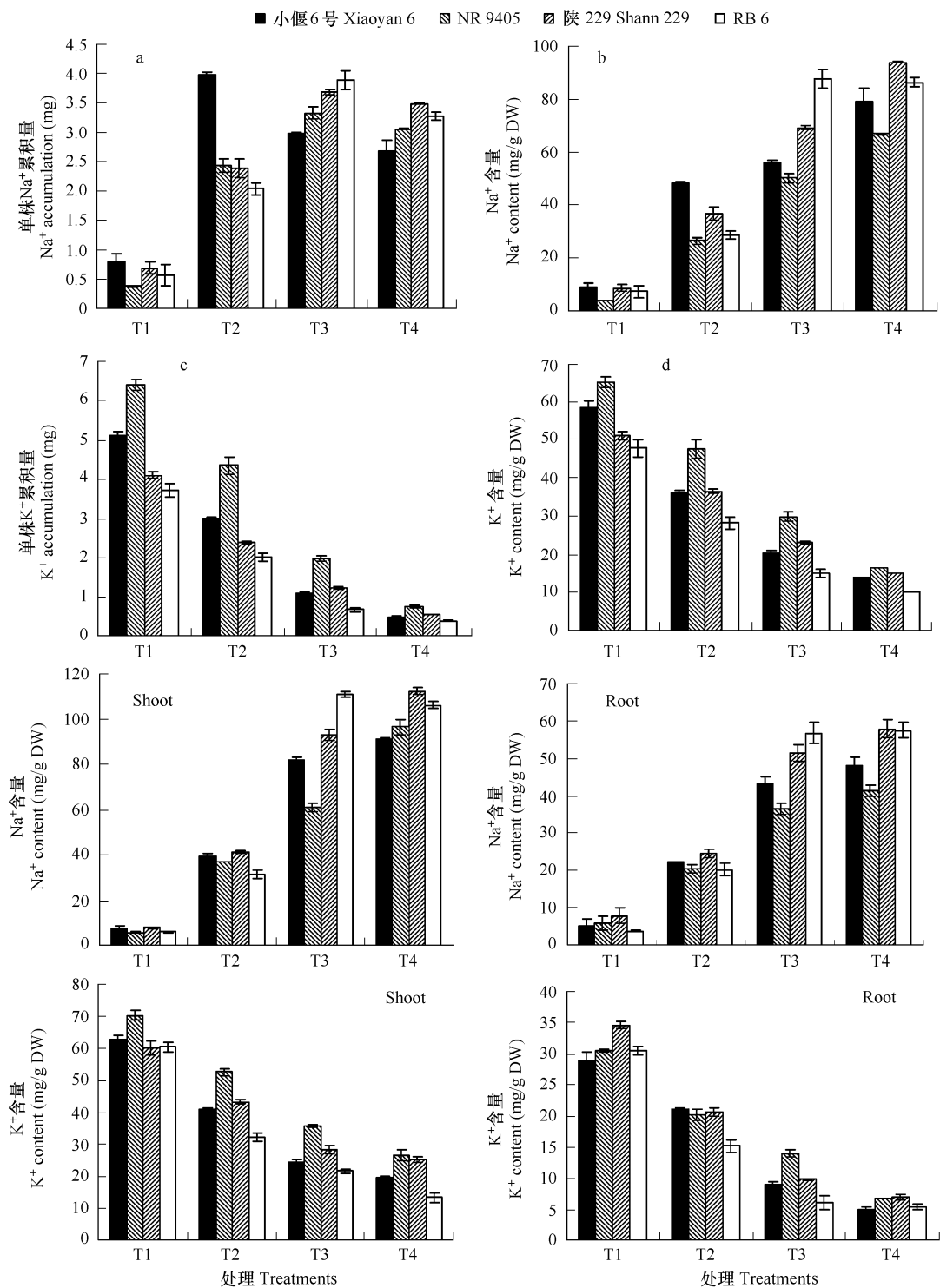


图1 盐胁迫对4种基因型冬小麦幼苗Na⁺和K⁺含量与累积量的影响

Fig.1 Effects of salt stress on the concentration and accumulation of Na⁺ and K⁺ in the seedlings of four winter wheat genotypes

比对照 (T1) 明显下降。150mmolL⁻¹NaCl (T3)胁迫下,小偃6号、NR9405 和陕229 细胞 K⁺ 浓度均较对照明显降低,而 RB6 细胞 K⁺ 浓度增加。250mmolL⁻¹NaCl (T4)胁迫下,小偃6号、陕229 和 RB6 小麦幼苗幼苗细胞 K⁺ 相对增加,NR9405 细胞内 K⁺ 浓度反而较低。这与各基因型小麦含水量差异有关,T4 处理的 NR9405 的含水量较高,其余3 品种含水量低。在低盐处理 (50mmolL⁻¹NaCl)下,小偃6号的 Na⁺ 浓度相对较高,表明 Na⁺

可作为渗透调节物质进入体内 ,部分代替 K^+ 维持细胞渗透压 ,增加作物吸水 ; $150 \sim 250\text{mmolL}^{-1}\text{NaCl}$ (T3 ,T4) 胁迫下 ,由于 Na^+ 过度吸收累积 ,生长严重受到抑制。盐胁迫下 ,陕 229 和 RB6 小麦幼苗根系对盐分离子渗透性吸收多 ,自身渗透调节能力差 ,吸水和保水能力差 ,细胞质中的 Na^+ 过量累积造成离子伤害。

由表 2 可以看出 ,各种小麦基因型的钾离子浓度在 $142 \sim 536\text{mmolL}^{-1}$ 之间 ,超过钾离子的生理需求 ($40 \sim 80\text{mmolL}^{-1}$)^[4] ,尽管盐胁迫减少了钾吸收 ,但并没有影响到植株对钾的生理需求。因此盐胁迫的危害主要是干旱胁迫和钠离子的毒害效应。在盐胁迫条件下减少钠离子的吸收累积 ,增加吸水 ,降低细胞质中的钠离子浓度是提高抗盐性的关键所在。

表 2 盐胁迫下 4 种基因型冬小麦幼苗细胞内 Na^+ 和 K^+ 浓度变化 (mmolL^{-1})

Table 2 Changes of Na^+ and K^+ concentration in cells of the seedlings of four winter wheat genotypes under salt stress					
品种 Varieties		处理 Treatments			
		T1	T2	T3	T4
小偃 6 号 Xiaoyan6	$[\text{Na}^+]$	$70.85 \pm 11.87\text{aD}$	$446.79 \pm 4.38\text{aC}$	$667.42 \pm 8.48\text{cB}$	$2203.18 \pm 139.32\text{cA}$
	$[\text{K}^+]$	$267.77 \pm 7.67\text{aA}$	$197.51 \pm 3.69\text{bC}$	$142.13 \pm 5.59\text{cD}$	$227.53 \pm 16.01\text{bB}$
	$[\text{Na}^+ + \text{K}^+]$	$338.62 \pm 4.20\text{aD}$	$644.30 \pm 7.03\text{aC}$	$809.56 \pm 11.55\text{cB}$	$2430.72 \pm 151.44\text{cA}$
NR9405	$[\text{Na}^+]$	$27.46 \pm 0.64\text{bD}$	$213.60 \pm 10.12\text{dC}$	$483.45 \pm 15.99\text{cB}$	$1083.26 \pm 3.94\text{dA}$
	$[\text{K}^+]$	$269.98 \pm 5.77\text{aA}$	$224.49 \pm 11.65\text{aB}$	$169.01 \pm 6.79\text{bcC}$	$156.38 \pm 4.43\text{cC}$
	$[\text{Na}^+ + \text{K}^+]$	$297.43 \pm 6.22\text{bD}$	$438.09 \pm 19.77\text{dC}$	$652.46 \pm 21.07\text{cB}$	$1239.63 \pm 3.90\text{dA}$
陕 229Shaan229	$[\text{Na}^+]$	$67.20 \pm 9.70\text{aD}$	$357.48 \pm 22.93\text{bC}$	$992.18 \pm 12.48\text{bB}$	$2937.34 \pm 10.21\text{bA}$
	$[\text{K}^+]$	$235.26 \pm 5.33\text{bB}$	$208.89 \pm 2.87\text{bC}$	$194.87 \pm 3.13\text{bD}$	$273.95 \pm 4.34\text{aA}$
	$[\text{Na}^+ + \text{K}^+]$	$302.46 \pm 10.70\text{bD}$	$566.37 \pm 25.03\text{bC}$	$1187.04 \pm 14.39\text{bB}$	$3211.29 \pm 14.55\text{bA}$
RB6	$[\text{Na}^+]$	$64.45 \pm 21.16\text{aD}$	$303.72 \pm 14.29\text{cC}$	$5300.51 \pm 220.64\text{aA}$	$4185.72 \pm 86.75\text{aB}$
	$[\text{K}^+]$	$246.29 \pm 11.03\text{bC}$	$175.14 \pm 8.99\text{cD}$	$536.31 \pm 35.12\text{aA}$	$286.79 \pm 10.69\text{aB}$
	$[\text{Na}^+ + \text{K}^+]$	$310.74 \pm 19.73\text{bC}$	$478.86 \pm 11.71\text{cC}$	$5836.82 \pm 255.69\text{aA}$	$4472.51 \pm 89.45\text{aB}$

细胞内 Na^+ 和 K^+ 浓度 = 植株中 Na^+ 和 K^+ 的摩尔数/含水量 Na^+ and K^+ concentration equal to Na^+ and K^+ mols divided by water content in the seedlings of different winter wheat genotypes , respectively

2.2.3 Na^+/K^+ 比与耐盐性

从表 3 可得 ,各小麦幼苗 Na^+/K^+ 比值与盐浓度呈显著正相关 ,相关系数在 $0.9784^* \sim 0.9909^{**}$ 之间。盐胁迫下 ,不同基因型小麦的 Na^+/K^+ 差异明显。相同处理下 NR9405 的 Na^+/K^+ 比值均较低 ,小偃 6 号和陕 229 次之 ,RB6 的 Na^+/K^+ 比值最高。Schachtman D P 和 Mumms R 研究表明 ,小麦的耐盐性与小麦保持地上部分相对较低的 Na^+ 浓度和维持较高的 K^+/Na^+ 比值有关^[15]。本试验结果亦表明 ,NR9405 幼苗耐盐性较强的原因是维持体内较低 Na^+/K^+ 。RB6 对 K^+ 选择吸收能力较差 ,体内累积大量的 Na^+ , Na^+/K^+ 高 ,因而耐盐性最差。小偃 6 号和陕 229 耐盐性则介于两者之间。

2.3 盐胁迫下 Na^+ 、 K^+ 和 Cl^- 在小麦幼苗地上部分和根系的累积差异

2.3.1 地上部分和根系 Na^+ 、 K^+ 和 Cl^- 含量

从图 1 可以看出 ,随 NaCl 处理浓度的升高 ,小麦幼苗地上部分和根系的 Na^+ 含量明显增加。刘寄陵、Yeo A R 和 Flowers T J 认为非盐生植物 (Nonhalophytes) 吸收的 Na^+ 主要累积在根部^[16 ,17]。张海燕研究认为鲁麦 14 和晋旱 47 根部 Na^+ 含量均高于叶片 ,耐盐力强的小麦品种 Na^+ 主要累积在根部。根部 Cl^- 含量则低于叶片 ,地上部无明显的拒 Cl^- 作用^[18]。王丽燕等研究表明盐胁迫下玉米根部的 Na^+ 、 Cl^- 含量明显高于地上部 ,通过将盐分离子储藏在根部 ,从而减少盐分的伤害作用^[19]。本试验结果则表明 ,相同盐处理下 ,地上部的 Na^+ 含量明显高于根系 ,为根系的 $1.5 \sim 2.3$ 倍。说明小麦根部并无明显的贮存盐分作用。这种差异可能与作物基因型和生育期有关。 Cl^- 在天上部和根系的累积差异与 Na^+ 一致。地上部和根系的 K^+ 含量也随盐浓度的上升明显下降 (图 1)。

4 种基因型冬小麦幼苗地上部分和根系的 Na^+ 和 K^+ 含量存在明显差异。对照 (T1) 和 $50\text{mmolL}^{-1}\text{NaCl}$

处理 (T2)下 4 个小麦品种地上部分和根系的 Na⁺ 含量差异较小。随盐浓度的升高 ,小麦品种间地上部分和根系的 Na⁺ 含量差异明显。150mmolL⁻¹ (T3) NaCl 处理下 ,NR9405 地上部分和根系的 Na⁺ 含量均最低 ,小偃 6 号次之 ,陕 229 和 RB6 最高。250mmolL⁻¹ (T4)NaCl 处理下 ,地上部分和根系的 Na⁺ 含量也以 NR9405 和小偃 6 号较低 ,陕 229 和 RB6 则相对较高。4 种基因型冬小麦幼苗 Cl⁻ 含量在 地上部和根系的差异与 Na⁺ 一致。同处理下 ,NR9405 地上部分 K⁺ 含量最高 ,小偃 6 号和陕 229 次之 ,RB6 最低。同其它品种相比 ,50 和 150mmolL⁻¹ (T2 ,T3) NaCl 处理下 NR9405 根系中 K⁺ 含量降幅较小 ,K⁺ 含量也相对较高 ,尤其是 150mmolL⁻¹ NaCl 处理下更明显。250mmolL⁻¹NaCl 处理时 ,NR9405 仍有较高的 K⁺ 含量。而盐处理下 RB6 根系的 K⁺ 含量始终较低 ,小偃 6 号和陕 229 根系 K⁺ 含量介于两者之间。

表 3 盐胁迫下 4 种基因型冬小麦 Na⁺/K⁺ 变化

Table 3 Changes of Na⁺/K⁺ ratio in the seedlings of four winter wheat genotypes under salt stress

品种 Varieties		处理 Treatments				相关系数 Correlation coefficient
		T1	T2	T3	T4	
小偃 6 号 Xiaoyan6	整株 the seedling	0.14 ± 0.03aD	1.33 ± 0.02aC	2.77 ± 0.11cB	5.72 ± 0.27cA	0.9887 *
	地上部分 shoots	0.11 ± 0.02bcD	0.96 ± 0.03aC	3.35 ± 0.03bB	4.70 ± 0.12bA	0.9932 **
	根系 roots	0.19 ± 0.04abD	1.06 ± 0.00bC	4.69 ± 0.21bB	9.83 ± 0.43bA	0.9879 *
NR9405	整株 the seedling	0.06 ± 0bD	0.56 ± 0.02cC	1.69 ± 0.05dB	4.09 ± 0.13dA	0.9784 *
	地上部分 shoots	0.08 ± 0.00cD	0.70 ± 0.02bC	1.72 ± 0.04cB	3.67 ± 0.34cA	0.9881 *
	根系 roots	0.19 ± 0.06abD	1.02 ± 0.10bC	2.62 ± 0.03cB	6.19 ± 0.17dA	0.9785 *
陕 229Shaan229	整株 the seedling	0.17 ± 0.03aD	1.01 ± 0.06bC	3.00 ± 0.04bB	6.32 ± 0.08bA	0.9888 *
	地上部分 shoots	0.13 ± 0.00aD	0.95 ± 0.01aC	3.31 ± 0.08bB	4.43 ± 0.21bA	0.9889 *
	根系 roots	0.23 ± 0.06aD	1.19 ± 0.03abC	5.24 ± 0.24bB	8.41 ± 0.31cA	0.9962 **
RB6	整株 the seedling	0.16 ± 0.05aD	1.03 ± 0.09bC	5.83 ± 0.15aB	8.61 ± 0.33aA	0.9909 **
	地上部分 shoots	0.10 ± 0.00bD	0.98 ± 0.03aC	5.13 ± 0.09aB	7.97 ± 0.86aA	0.9943 **
	根系 roots	0.13 ± 0.00bB	1.35 ± 0.21aB	9.74 ± 1.57aA	10.78 ± 0.69aA	0.9497

* (**)表示盐浓度与各指标显著 (极显著)相关 * and ** indicate correlation between salt concentration and other indexes , significant at *p* < 0.05 and *p* < 0.01 , respectively

2.3.2 地上部分和根系 Na⁺/K⁺ 比值

盐胁迫下 ,小麦幼苗地上部分和根系 Na⁺/K⁺ 均明显高于对照 ,且随盐浓度的上升而增大。地上部、根系 Na⁺/K⁺ 和盐浓度正相关 ,相关系数分别在 0.9881 * ~ 0.9943 ** 和 0.9497 ~ 0.9962 ** 间 ,与盐对小麦幼苗整株的 Na⁺/K⁺ 影响基本一致 (表 3)。小麦幼苗地上部分 Na⁺/K⁺ 比值明显低于根系 ,说明植物向地上部运输过程中对钾、钠具有明显的选择性 ,或地上部的 Na⁺ 通过韧皮部向根系的回流大于 K⁺。相同盐处理下 ,NR9405 地上部分和根系 Na⁺/K⁺ 最低 ,小偃 6 号和陕 229 地上部分和根系 Na⁺/K⁺ 次之 ,RB6 最高。

3 讨论与结论

生长是植物对盐胁迫反应的综合体现及对盐胁迫的综合适应 ,也是植物耐盐性的最优评价指标^[20]。本研究表明 ,盐胁迫下小麦幼苗生长受到明显抑制。小麦幼苗含水量、单株鲜重及干重均随 NaCl 浓度的升高而降低。说明盐胁迫条件下 ,渗透胁迫效应 ,幼苗吸水困难是影响幼苗生长的主要原因之一。相同盐处理下 ,NR9405 吸钾量较高 ,幼苗含水量、单株鲜重及干重均较高 ,而 RB6 则相反。

Schubert 和 Läuchli ,Davenport 和 Tester 认为根系吸收 Na⁺ 的能力对整个植株的累积起决定性的作用^[21-22]。本试验中 ,不同基因型冬小麦的幼苗 Na⁺、K⁺ 和 Cl⁻ 累积量的显著差异 ,说明根系对离子选择性吸收能力具有明显的基因型差异 ,冷型小麦对 K⁺ 的选择性小于暖型小麦。

小麦幼苗整株 Na⁺ 和 Cl⁻ 含量间呈极显著正相关 ,相关系数为 0.9974 ~ 0.9996。表明植物根系对 Na⁺ 和 Cl⁻ 吸收可能相关联。在植物体内 ,质膜 H⁺-ATPase 产生跨膜 H⁺ 梯度和膜电势差 ,Cl⁻ 伴随 H⁺ 通过 2H⁺/Cl⁻ 同向共运输体等沿电化学质子梯度进入植物细胞内^[23]。Greenway 和 Munns 认为 ,NaCl 胁迫下 ,Na⁺ 是伴

随 Cl^- 进入细胞的,即 Cl^- 对 Na^+ 的吸收起促进作用^[24]。晏斌和汪宗立研究表明,水稻根系对 Na^+ 和 K^+ 具有拮抗效应,高浓度的 Na^+ 抑制了 K^+ 进入胞内^[5]。本试验结果显示,小麦幼苗整株 Na^+ 和 K^+ 含量间呈显著负相关,相关系数为 $-0.9512^* \sim -0.9999^{**}$,盐处理下小麦幼苗整株 K^+ 含量明显下降, Na^+ 和 K^+ 拮抗效应明显。有人认为 K^+ 营养是植物耐盐的关键性因素^[25]。本试验中各种小麦基因型的钾离子浓度在 $142 \sim 536\text{mmolL}^{-1}$ 之间,尽管盐胁迫减少了钾吸收,但并没有影响到植株对钾的生理需求。因此认为盐胁迫的危害主要是干旱胁迫和 Na^+ 的毒害效应。

盐胁迫下,小麦幼苗地上部分 Na^+ 和 Cl^- 含量明显高于根系,说明有较多的盐分离子由根部向地上部分运移,根系并无明显的累积盐分,地上部分也未表现出明显的拒盐特征。盐胁迫下,双子叶植物(Dicotyledon)通过将 Na^+ 贮存在液泡中,保持高的 Na^+/K^+ 比来提高其抗盐性,而单子叶植物(Monocotyledon)通过降低 Na^+ 吸收,保持较低的 Na^+/K^+ 提高其抗盐性。试验表明,地上部分 Na^+/K^+ 比值较根系低,表明可能有部分 Na^+ 在向地上部运输过程中经韧皮部环流到根系^[26],以维持地上部较低的 Na^+/K^+ 比值,减轻盐分对地上部分的伤害。Kannan、晏斌和汪宗立等研究认为,盐胁迫下,耐盐品种根系的 Na^+ 总吸收明显低于不耐盐品种,且在低盐浓度下显示出其根系具有较低的 Na^+ 吸收速率。水稻根系在 Na^+ 吸收方面存在着基因型差异^[27,5]。在本研究的盐处理中耐盐性强的 NR9405 表现出了较高的钾含量和较低的钠含量, Na^+/K^+ 比值也较低,耐盐性较差的 RB6 和陕 229 等则相反。但小偃 6 号在 50mmolL^{-1} 的低盐处理中表现出了较高的钠吸收能力,说明不同基因型小麦对钠离子吸收机制有差异,也与介质的盐浓度有关。

NR9405 小麦幼苗 Na^+ 、 Cl^- 含量和单株累积量低,说明其根系对 Na^+ 和 Cl^- 渗透性相对较小,拒 Na^+ 和 Cl^- 能力强。同时,在中、高盐胁迫下, NR9405 地上部的 Na^+/K^+ 比值只是 RB6 的三分之一到二分之一,说明 NR9405 通过较强的 K^+ 选择性,减少根系对 Na^+ 吸收和向地上部运输,使得细胞中 Na^+ 浓度 ($500 \sim 1000\text{mmolL}^{-1}$) 显著低于其它品种,表现出较强的抗盐性;陕 229 和 RB6 等根系对盐分离子渗透性大,根部拒盐能力较差,有较多的盐分离子进入根系并向地上部运移,反映在 Na^+ 、 Cl^- 含量和单株累积量高,地上部分 Na^+/K^+ 比高,因此耐盐性较差,特别是 RB6 的细胞 Na^+ 浓度 ($4000 \sim 5000\text{mmolL}^{-1}$) 远远高于其余品种 ($1000 \sim 2900\text{mmolL}^{-1}$)。小偃 6 号在低盐浓度胁迫下, Na^+ 可能作为渗透调节物质进入体内以部分取代 K^+ 的外流来调节体内渗透压,维持渗透平衡,增加吸水,高盐浓度胁迫下,根系渗透调节能力下降,吸水困难,幼苗生长缓慢,体内 Na^+ 浓度增加,造成盐害。

为了查清不同温度型冬小麦幼苗耐盐性差异的内在机制,还需要对其生物膜特性, Na^+ 、 K^+ 的吸收和转运途径与过程,植株的水分代谢规律, Na^+ 对生物膜透性和生理生化反应等的影响做深入系统研究。

References :

- [1] Liu Y L, Wang L J. Plant response to salt stress and salt tolerance. In : Yu S W, Tang Z C eds. Plant Physiology and Molecular Biology (2nd Ed). Beijing : Science Press, 1998. 752 — 769.
- [2] Yu B J, Luo Q Y, Liu Y L. Retransportation of ions in glycine soja and glycine max seedlings under NaCl stress. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology, 2003, 29 (1) 39 — 44.
- [3] Ma C L, Liu X H, Wang X P. Study on the growth and characteristics of mineral nutrition and ion absorption of pomelo seedlings under salt stress. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2004, 10 (3) 319 — 323.
- [4] Wang L Q, Shao M A. The salt influx, transport and accumulation in higher plant. Agricultural Research in the Arid Areas, 2005, 23 (5) 244 — 249.
- [5] Yan B, Wang Z L. Absorption of sodium ion and function of plasma membrane ATPase in roots of two rice varieties under salt stress. Chinese J. Rice Sci., 1992, 6 (1) 27 — 32.
- [6] Li S H, Xu X, Hui H X, et al. Study on K^+ 、 Na^+ selective absorption of different organs of spring wheat under soil saline sodic stress in different growth season, Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica 2002 22 (3) 587 — 594.
- [7] Yang J S, Cheng D M, Shen Q R. Study of mechanisms of salt resistance of crop II. Ionic absorption and translocation of five wheat. Acta Pedologica Sinica, 2002, 39 (5) 759 — 762.

[8] Zhang S W. Temperature type phenomenon of wheat. Chin. J. Appl. Ecol. ,1997 8 (5) :471 —474.

[9] Zhou C J ,Zhang S W , Wang L Q , *et al.* Effect of fertilization on the canopy temperature of winter wheat and its relationship with biological characteristics. Acta Ecologica Sinica ,2005 25 (1) :18 —22.

[10] Zhang S W , Wang C F ,Feng B L , *et al.* Double adaptability of cold type wheat to drought and rainy weather. Acta Ecologica Sinica ,2004 ,24 (4) :680 —685.

[11] Zhang S W , Wang C F. Cold type wheat and its biological characteristics. Acta Agronomica Sinica ,1999 ,25 (5) :608 —615.

[12] Zhao X ,Wang L Q ,Zhou C J , *et al.* Effects of salt stress on germination and emergence of different winter wheat genotypes. Agricultural Research in the Arid Areas ,2005 ,7 (4) :108 —112.

[13] Wang B S ,Zhao K F. Comparison of extractive methods of Na and K in wheat leaves. Plant Physiology Communications ,1995 31 (1) :50 —52.

[14] Mengel K ,Kirkby E A. Principles of Plant Nutrition (5th Ed). London :Kluwer Academic Publishers 2001.489 —503.

[15] Schachtman D P ,Mumms R. Sodium accumulation in leaves of *Triticum* species that differ in salt tolerance. Aust J Plant Physiol ,1992 ,19 :17 —23.

[16] Liu J L. Soil salinity and crop growth. Soil ,1978 4 :147 —153.

[17] Yeo A R ,Flowers T J. Accumulation and localization of sodium ions within the shoots of rice (*Oryza sativa*) varieties differing in salinity resistance. Physiol Plant Copenhagen ,1982 56 :343 —348 .

[18] Zhang H Y. Effects of NaCl stress on growth and content of several solutes of wheat cultivars with different drought-tolerance. Bulletin of Botanical Research ,2002 ,22 (1) :37 —41 .

[19] Wang L Y ,Zhao K F. Some physiological response of zea mays under salt-stress. Acta Agronomica Sinica ,2005 ,31 (2) :264 —266.

[20] Levitt J. Response of plants to environmental stress (2nd Ed). New York :Academic Press ,1980. 365 —434.

[21] Schubert S ,Läuchli A. Sodium exclusion mechanisms at the root surface of two maize cultivars. Plant Soil ,1990 ,123 :205 —209.

[22] Davenport R J ,Tester M. A weakly Voltage-dependent ,nonselective cation channel mediates toxic sodium influx in wheat. Plant Physiol 2000 ,122 :826 —834 .

[23] Broyer T C ,Carlton A B ,Johnson C M *et al.* Chlorine — A micronutrient element for higher plants. Plant Physiology ,1954 , (29) :526 —532 .

[24] Greenway H ,Munns R. Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. Annual Review of Plant Physiology ,1980 ,31 :149 —190 .

[25] Zhu J K ,Liu J P ,Li M X. Genetic analysis of salt tolerance in *Arabidopsis* :Evidence for a critical role potassium nutrition. The Plant Cell ,1998 ,10 :1191 —1194.

[26] Tester M ,Davenport R J. Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. Annals of Botany ,2003 ,91 :520.

[27] Kannan S. Differential uptake of sodium and chloride in crop cultivars and their relationship to salt tolerance. J of the Indian Society of Coastal Agricultural Research ,1987 ,5 (1) :139 —143.

参考文献：

[1] 刘友良 ,汪良驹. 植物对盐胁迫的反应和耐盐性. 见 余叔文 ,汤章城主编. 植物生理与分子生物学 (第 2 版) . 北京 :科学出版社 ,1998. 752 ~769.

[2] 於丙军 ,罗庆云 ,刘友良. NaCl 胁迫下野生和栽培大豆幼苗体内离子的再运转. 植物生理与分子生物学报 ,2003 29 (1) :39 ~44.

[3] 马翠兰 ,刘星辉 ,王湘平. 盐胁迫下柚实生苗生长、矿质营养及离子吸收特性研究. 植物营养与肥料学报 2004 ,10 (3) :319 ~323.

[4] 王林权 ,邵明安. 高等植物对钠离子的吸收、运输和累积. 干旱地区农业研究 2005 23 (5) :244 ~249.

[5] 晏斌 ,汪宗立. 盐逆境下两个水稻品种根系 Na⁺ 吸收及质膜 ATP 酶的作用. 中国水稻科学 ,1992 6 (1) :27 ~32.

[6] 李树华 ,许兴 ,惠红霞 等. 土壤盐碱胁迫对春小麦 K⁺、Na⁺ 选择吸收的影响. 西北植物学报 2002 22 (3) :587 ~594.

[7] 杨劲松 ,陈德明 ,沈其荣. 作物抗盐机制研究 II. 小麦对盐分离子的吸收与运移. 土壤学报 2002 39 (5) :759 ~762.

[8] 张嵩午. 小麦温型现象研究. 应用生态学报 ,1997 8 (5) :471 ~474.

[9] 周春菊 ,张嵩午 ,王林权 等. 施肥对小麦冠层温度的影响及其与生物学性状的关联. 生态学报 2005 25 (1) :18 ~22.

[10] 张嵩午 ,王长发 ,冯佰利 等. 冷型小麦对干旱和阴雨的双重适应性. 生态学报 2004 24 (4) :680 ~685.

[11] 张嵩午 ,王长发. 冷型小麦及其生物学特征. 作物学报 ,1999 25 (5) :608 ~615.

[12] 赵旭 ,王林权 ,周春菊 等. 盐胁迫对不同基因型冬小麦发芽和出苗的影响. 干旱地区农业研究 2005 27 (4) :108 ~112.

[13] 王宝山 ,赵可夫. 小麦叶片中 Na、K 提取方法的比较. 植物生理学通讯 ,1995 31 (1) :50 ~52.

[16] 刘寄陵. 土壤盐度与作物生长. 土壤 ,1978 4 :147 ~153.

[18] 张海燕. NaCl 胁迫对耐旱性不同的小麦生长及溶质含量的影响. 植物研究 2002 22 (1) :37 ~41 .

[19] 王丽燕 ,赵可夫. 玉米幼苗对盐胁迫的生理响应. 作物学报 2005 31 (2) :264 ~266.