

DOI: 10.5846/stxb201607111417

刘畅,于涛,高战武,于达夫,蔺吉祥.燕麦对松嫩草地三种主要盐分胁迫的生理适应策略.生态学报,2016,36(21): - .

Liu C, Yu T, Gao Z W, Lin J X. Physiologically adaptive strategies of oat seedlings to the three main salts in the soils of the Songnen Plains grasslands. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(21): - .

燕麦对松嫩草地三种主要盐分胁迫的生理适应策略

刘 畅¹, 于 涛², 高战武³, 于达夫⁴, 蔺吉祥²

1 东北林业大学园林学院, 哈尔滨 150040

2 东北林业大学盐碱地生物资源环境研究中心, 东北油田盐碱植被恢复与重建教育部重点实验室, 哈尔滨 150040

3 白城师范学院地理系, 白城 137000

4 东北师范大学草地科学研究所 植被生态科学教育部重点实验室, 长春 130024

摘要:为明确燕麦幼苗对松嫩盐碱草地三种主要盐分 NaCl、NaHCO₃ 和 Na₂CO₃ 的适应机制, 设定不同浓度梯度 (48—144 mmol/L) 的胁迫处理液, 测定燕麦幼苗的生长与生理指标变化。结果表明, 尽管试验设定的 NaCl 浓度并不影响幼苗的存活率, 但在各组胁迫处理下, 随着浓度的增加, 燕麦幼苗的分蘖数、植株高度、茎叶与根系的生物量均呈下降趋势, 下降幅度为 Na₂CO₃ > NaHCO₃ > NaCl。另外, 与 NaCl 胁迫相比, Na₂CO₃ 与 NaHCO₃ 胁迫下茎叶与根中积累了更多的有毒 Na⁺, 同时 K⁺ 下降幅度也更大, 并且根系中含有更高的 Na⁺ 与更低的 K⁺ 以及更高的 Na⁺/K⁺。在 NaCl 胁迫下, 燕麦幼苗积累大量的无机 Cl⁻ 和脯氨酸来维持细胞内的渗透与离子平衡, 而 NaHCO₃ 与 Na₂CO₃ 胁迫造成了燕麦幼苗体内阴离子的亏缺, 此时幼苗主要通过积累大量的有机酸和更多的脯氨酸来维持渗透与离子平衡。上述结果表明, 碱性盐 Na₂CO₃ 与 NaHCO₃ 对植物的胁迫伤害程度大于中性盐 NaCl, 并且 Na₂CO₃ 的毒害效应最强, 而燕麦幼苗对不同的盐分胁迫伤害也有会产生不同的生理适应策略。

关键词: 燕麦; 有机酸; 适应策略; 盐胁迫; 碱胁迫

Physiologically adaptive strategies of oat seedlings to the three main salts in the soils of the Songnen Plains grasslands

LIU Chang¹, YU Tao², GAO Zhanwu³, LIN Jixiang^{2,*}

1 Northeast Forestry University School of Landscape Architecture, Harbin, 150040, China

2 Alkali Soil Natural Environmental Science Center, Northeast Forestry University/Key Laboratory of Saline-alkali Vegetation Ecology Restoration in Oil Field, Ministry of Education, Harbin, 150040, China

3 Geography Department of Baicheng Normal University, Baicheng, 137000, China

4 Key Laboratory of Vegetation Ecology of Ministry of Education, Institute of Grassland Science, Northeast Normal University, Changchun, 130024, China

Abstract: To identify the coping mechanisms and the adaptive strategies of oat seedlings exposed to NaCl, NaHCO₃, and Na₂CO₃, the main salts in the soils of the salt-alkali grasslands of the Songnen Plains of China, growth rates and physiological indices of oat seedlings were measured in plants grown in soils with different concentrations (48 - 144 mmol/L) of the three salts. The result demonstrated that although oat seedling survival rates were unaffected by NaCl stress, the tiller number, plant height, and shoot and root dry weights decreased with increasing salt concentration, in the order of Na₂CO₃ > NaHCO₃ > NaCl. In addition, higher concentrations of Na⁺ accumulated in the shoots and roots of oat seedlings under Na₂CO₃ stress and NaHCO₃ stress than in seedlings under NaCl stress. Reductions in concentrations of K⁺ were also greater under both Na₂CO₃ stress and NaHCO₃ stress than under NaCl stress, especially in the roots. Large amounts of Cl⁻ and

基金项目:国家自然科学基金(31502013); 黑龙江省自然科学基金(C2015060); 中央高校基本科研业务费专项资(2572015CA17)

收稿日期:2016-07-11; **修订日期:**2016-08-30

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jixiang851012@gmail.com

proline were found to accumulate in oat seedlings, most likely as a strategy for maintaining osmotic and ionic homeostasis under NaCl stress, whereas substantially higher accumulations of proline and organic acid were observed to balance cation deficiency under Na_2CO_3 and NaHCO_3 stresses. These results indicated that the stress effects on oat seedlings of Na_2CO_3 and NaHCO_3 exposure were greater than that of NaCl exposure, with Na_2CO_3 stress having the strongest detrimental effect. In addition, oat seedlings responded to different levels of salt stress through the adoption of various physiological mechanisms.

Key Words: oat; organic acid; adaptive strategy; salt stress; alkaline stress

土地盐碱化已经成为人类面临的主要生态危机,也是制约农牧业发展的重要因素。盐土和苏打土广泛分布于 100 多个国家,覆盖全世界可耕地面积的 10% 左右,并且面积仍在不断扩大。东北松嫩平原的苏打盐碱地是世界上三大盐碱地之一,面积达到 $2.39 \times 10^6 \text{ hm}^2$ ^[1],与滨海盐渍土(主要盐分 NaCl)不同的是,松嫩平原盐碱土壤既有 NaCl,同时也富含大量的 NaHCO_3 和 Na_2CO_3 ,致使土壤 pH 值升高,因此植物不仅仅受到盐胁迫的伤害,还要受到破坏力更强的高 pH 碱胁迫伤害^[2-4]。

如何改良恢复退化盐碱土壤一直以来是人们关注的热点,而利用生物改良选育种植耐盐碱优质农作物无疑是最为经济有效的手段。燕麦(*Avena sativa* L.)是禾本科燕麦属一年生作物,它抗逆性强,适应范围广,对栽培土壤要求不严格,可以在盐碱土壤上良好生长,同时又具有丰富的营养价值,是干旱半干旱地区的优质粮饲兼用作物、绿色营养保健作物^[5-6],近年来也被广泛认为是盐碱地改良的优质作物,具有很高的研发前景。

目前对于植物抗逆性的研究多集中于粮食作物,如小麦^[7-8]、水稻^[9]以及抗性强的牧草,如碱蓬^[10]、羊草^[11]和虎尾草^[12]等,也初步明确了这些植物的抗盐碱机理。但是不同植物对盐碱胁迫的适应策略存在一定的差异,而对燕麦抗盐碱机理的研究还不多见,特别是关于其不同营养器官响应东北松嫩平原三种主要盐分胁迫伤害机理还从未见报道。为此,本文通过盆栽控制试验,用 NaCl、 NaHCO_3 和 Na_2CO_3 模拟土壤盐分对燕麦进行胁迫处理,测定燕麦的生长情况及主要的生理变化,以明确燕麦抗盐碱机理,为燕麦的抗逆生理学研究及盐碱土的改良与恢复提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 植物材料

本试验所用燕麦种子(千粒重 30 g)是由吉林省白城市农业科学院以加拿大引入的燕麦 F4 代(编号为 B07046)材料为基础,经系谱法选育而成的裸燕麦品种“白燕 2 号”,生育期为 80—85 d,是一种小粒水浇类型燕麦新品种。

挑选饱满度一致的燕麦种子播种在直径 20 cm,里面装有细沙的塑料花盆中,每盆定苗 20 株,置于室外人工搭建大棚中,注意遮雨。待幼苗出土以后,每天下午用 Hoagland 营养液进行透灌一次。

1.2 盐碱胁迫处理

根据前期预实验结果,分别配置不同浓度梯度(48, 72, 96, 120 和 144 mmol L^{-1})的 NaCl, NaHCO_3 和 Na_2CO_3 溶液,共模拟 15 种盐碱条件。通过 pH 计测定 NaCl 处理组 pH 范围 7.03—7.16, NaHCO_3 处理组 pH 范围 9.84—10.39, Na_2CO_3 处理组 pH 范围 9.91—11.27。

挑选生长 4 周且长势一致的燕麦苗 48 盆,分为 16 组。其中 1 组为对照,其余的 15 组用于胁迫处理。每一处理 3 次重复。每天于 17:00 用含有相应混合盐的 Hoagland 营养液 500 mL 为处理液分 3 次进行透灌,对照组每天只浇灌 Hoagland 营养液,连续处理 9 d。

1.3 生长与生理指标的测定

在最后一次处理后的第二天调查各处理下燕麦幼苗的存活率(n/N , n 为存活株数, N 为总株数)和株高,之后将每盆燕麦幼苗取出,并用自来水冲洗再用蒸馏水冲洗 3 遍,量取植株高度,并将茎叶与根分开,先在

105℃烘干 15 min,然后在 70℃烘箱烘至恒重,称取茎叶与根的干重,同时计算茎叶的含水量。

将每盆燕麦幼苗干样剪碎,混匀后测量其余溶质含量。 Na^+ 和 K^+ 用原子吸收分光光度计(TAS-990, Purkinje General, 北京)测定; Cl^- 和 NO_3^- 与有机酸含量用DX-300离子色谱系统(DIONEX, Sunnyvale, USA)测定(离子测定条件:AS4A-SC离子交换柱,CD M-II电导检测器,移动相为: $\text{Na}_2\text{CO}_3/\text{NaHCO}_3 = 1.7/1.8$ mmol/L;有机酸测定条件:ICE-AS6分析柱,CDM-II电导检测器,AMMS-ICE II干扰抑制器,移动相:0.4 mmol/L全氟丁酸,流速:1.0 mL/min,柱温:20℃);脯氨酸含量采用水合茚三酮法进行测定。

2 数据统计分析

试验数据采用SPSS13.0统计软件进行单因素方差分析,结果用平均数±标准误表示,单因素方差分析(ANOVA)后做多重比较(LSD),显著水平为0.05。

3 结果与分析

3.1 三种盐分胁迫对燕麦幼苗生长的影响

由图1A可得:各个浓度NaCl胁迫并不影响燕麦幼苗的存活率, NaHCO_3 胁迫下只有在最高浓度144 mmol/L时,存活率比对照下降了13%($P<0.05$),而 Na_2CO_3 胁迫当浓度达到72 mmol/L时,存活率就显著下降了40%,当胁迫浓度增大到120 mmol/L以上时,存活率为0,达到完全致死的浓度($P<0.01$)。

由图1B可得,在NaCl胁迫下,当浓度为48—120 mmol/L时分蘖数与对照相比并无显著差异,而在144 mmol/L时显著下降($P<0.05$);在 NaHCO_3 胁迫下,当浓度 ≤ 96 mmol/L时分蘖数与对照相比并无显著变化,而当胁迫浓度达到120 mmol/L时极显著下降($P<0.01$),在最高胁迫浓度144 mmol/L下,与对照相比分蘖数下降了67%;在 Na_2CO_3 胁迫下,分蘖数均低于对照,随浓度增加分蘖数显著降低,当胁迫浓度 >96 mmol/L时,分蘖数为0($P<0.01$)。

由图1C、D可得,在三种盐分胁迫下,随着浓度的增加,株高显著降低($P<0.05$),降低幅度为 $\text{NaCl}<\text{NaHCO}_3<\text{Na}_2\text{CO}_3$;根系长度表现出相似的变化规律,而在低浓度胁迫下,根系长度并未发生显著变化甚至略有升高。

由图1E、F可得,在三种盐分胁迫下,随着盐浓度的增加,各组处理的地上生物量均小于对照且 NaHCO_3 胁迫下的燕麦生物量高于NaCl, Na_2CO_3 对茎叶生长的抑制作用明显大于NaCl和 NaHCO_3 的抑制作用;而在根中,NaCl胁迫并未对根系产生显著影响,而 NaHCO_3 与 Na_2CO_3 则显著降低根系生物量($P<0.05$), Na_2CO_3 对根生长的抑制作用同样最强。

3.2 三种盐分胁迫对燕麦幼苗无机离子积累的影响

随着NaCl、 NaHCO_3 和 Na_2CO_3 胁迫浓度的增大,根与茎叶中的 Na^+ 含量均显著上升($P<0.05$)。在144 mmol/L NaCl胁迫下,茎叶中 Na^+ 积累量是对照的7.4倍,根积累量是对照的6.5倍,而在此浓度 NaHCO_3 胁迫下,茎叶 Na^+ 积累量是对照的11.3倍,根积累量是对照的11.4倍, Na_2CO_3 胁迫下,茎叶 Na^+ 积累量是对照的46.6倍,比 NaHCO_3 胁迫高出3.9倍,根积累是对照的42倍(图2AB)。各胁迫处理下, K^+ 含量则随胁迫浓度的增加呈下降趋势,与 Na^+ 变化趋势相反,无论茎叶还是根系中下降幅度均是 $\text{NaCl}<\text{NaHCO}_3<\text{Na}_2\text{CO}_3$ ($P<0.05$,图2CD),并且根中 K^+ 含量更低。 Na^+/K^+ 随着胁迫浓度的增加而显著增加,在最高胁迫浓度时, Na_2CO_3 胁迫下的 Na^+/K^+ 是相同浓度NaCl胁迫的4.7倍,根中更是高达13.2倍(图2EF)。

随着NaCl胁迫浓度增加, Cl^- 含量显著增加($P<0.01$),而在2种碱性盐胁迫下变化却不大,茎叶中 Cl^- 含量在144 mmol/L盐胁迫下比对照高5.5倍,比相同浓度碱胁迫的高4.7倍(图3A),而 NO_3^- 含量在盐碱胁迫下均显著下降, NaHCO_3 、 Na_2CO_3 胁迫下下降幅度更大($P<0.05$ 图3C)。另外,根系中表现出与茎叶相似的变化趋势(图3B、D)。

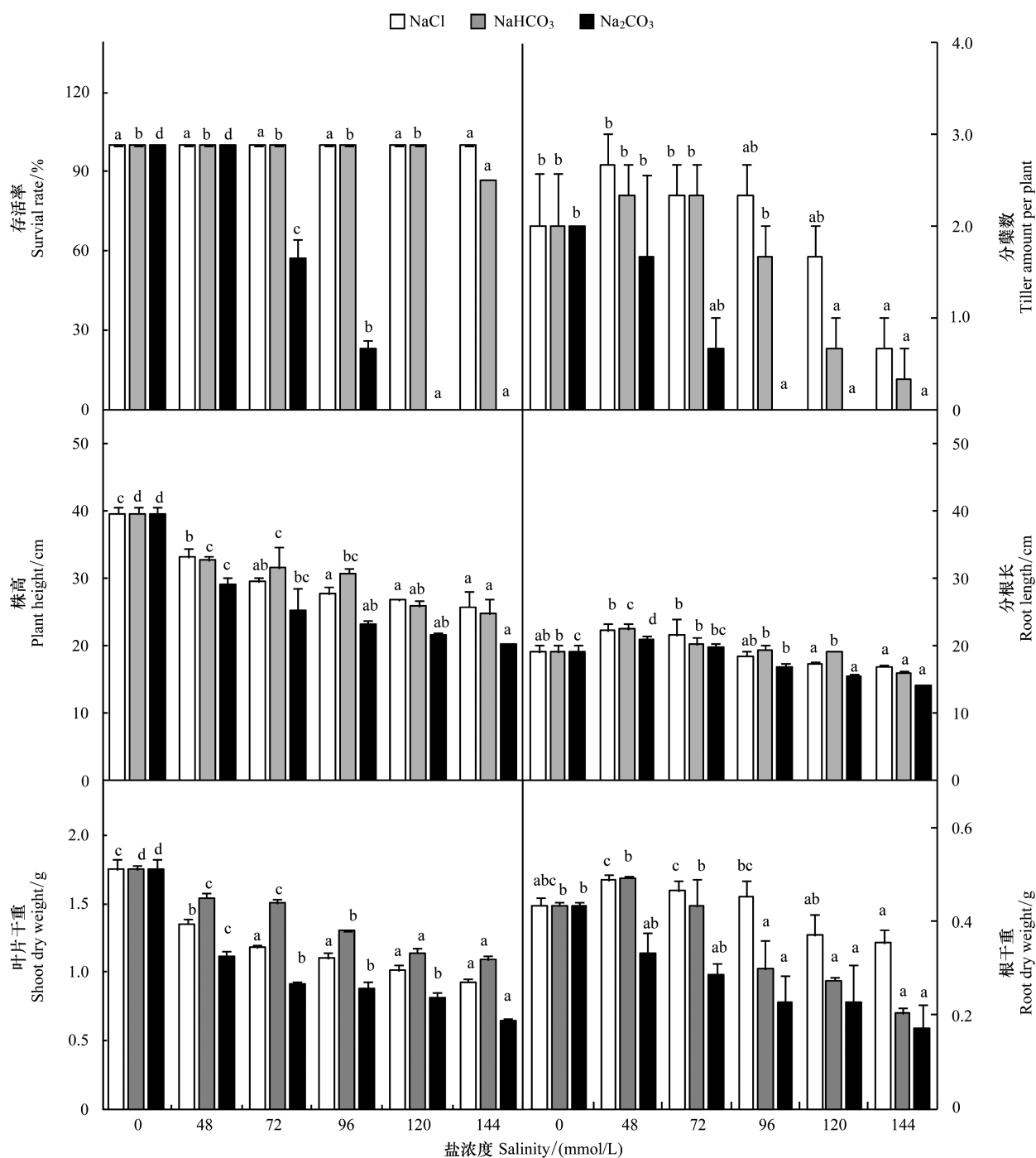


图1 三种盐胁迫对燕麦幼苗存活率(A)、分蘖数(B)、株高(C)、根长(D)、叶与根干重(E和F)的影响

Fig.1 Effects of three kinds of salt stress on survival rate (A), tiller amount (B), plant height (C), root length (D), shoot and root dry weights (E and F) of oat seedlings

不同字母表示同一胁迫类型下不同浓度之间差异显著 ($P < 0.05$)

3.3 三种盐胁迫对燕麦幼苗有机酸与脯氨酸含量的影响

随着三种盐胁迫浓度的增高,幼苗茎叶与根系中的脯氨酸含量均显著增加 ($P < 0.05$),增加幅度为 $\text{Na}_2\text{CO}_3 > \text{NaHCO}_3 > \text{NaCl}$,在最高浓度胁迫下,NaCl, NaHCO₃和 Na₂CO₃处理下茎叶中含量分别比对照增加了 3.26 倍、9.99 倍和 11.87 倍,根系分别比对照增加了 3.41 倍、6.27 倍和 11.2 倍(图 4 A, B)。

NaCl 胁迫对燕麦幼苗茎叶与根中有机酸含量均无显著影响(图 4 C),而 NaHCO₃和 Na₂CO₃胁迫下,有机

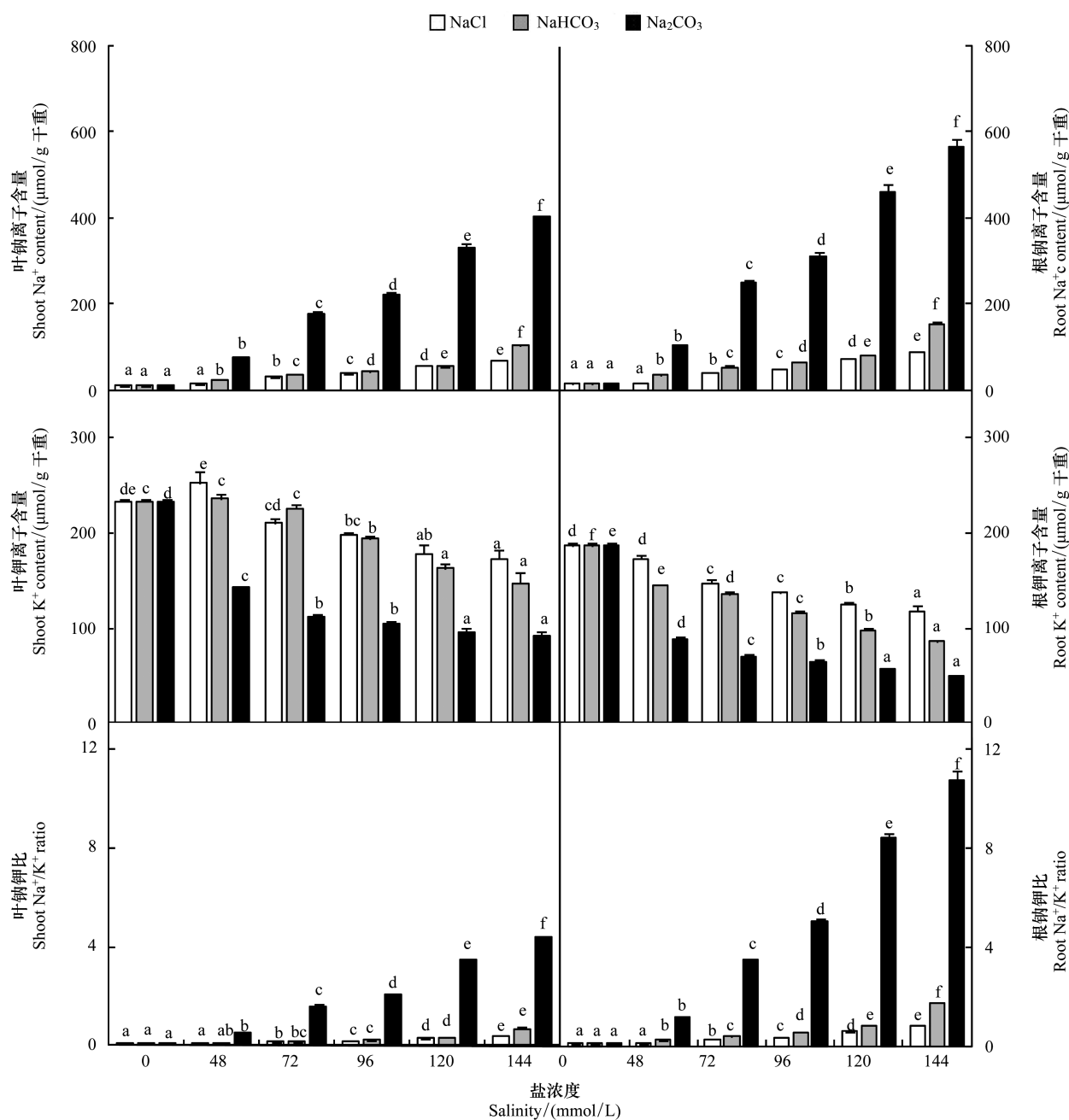


图2 三种盐分对燕麦幼苗茎叶与根中 Na^+ (A,B)、 K^+ (C,D)、 Na^+/K^+ (E,F) 的影响

Fig.2 Effects of three kinds of salt stresses on the contents of Na^+ (A, B), K^+ (C, D), Na^+/K^+ (E, F) in both shoot and root of oat seedlings

酸含量随盐浓度的增加而增大 ($P < 0.05$, Fig.4CD)。在最高胁迫浓度下, NaHCO_3 茎叶中有机酸含量比对照高 1.7 倍, 而 Na_2CO_3 比对照高 4.1 倍 (图 4 C), NaHCO_3 对根系中有机酸含量比对照高的 1.9 倍, 而 Na_2CO_3 比对照高 4.6 倍, 根系有机酸含量大于茎叶。

4 讨论

存活率是反应植物对外界逆境胁迫承受极限的重要指标。本研究结果表明, 一定浓度的中性盐 NaCl 只是抑制了燕麦幼苗的正常生长, 并不影响其存活, 而两种碱性盐 (NaHCO_3 和 Na_2CO_3) 在高浓度下则均对幼苗有致死效应, 并且 Na_2CO_3 的毒害作用更强, 说明高浓度的碱性盐胁迫由于高 pH 的存在, 超过了植物的适应阈

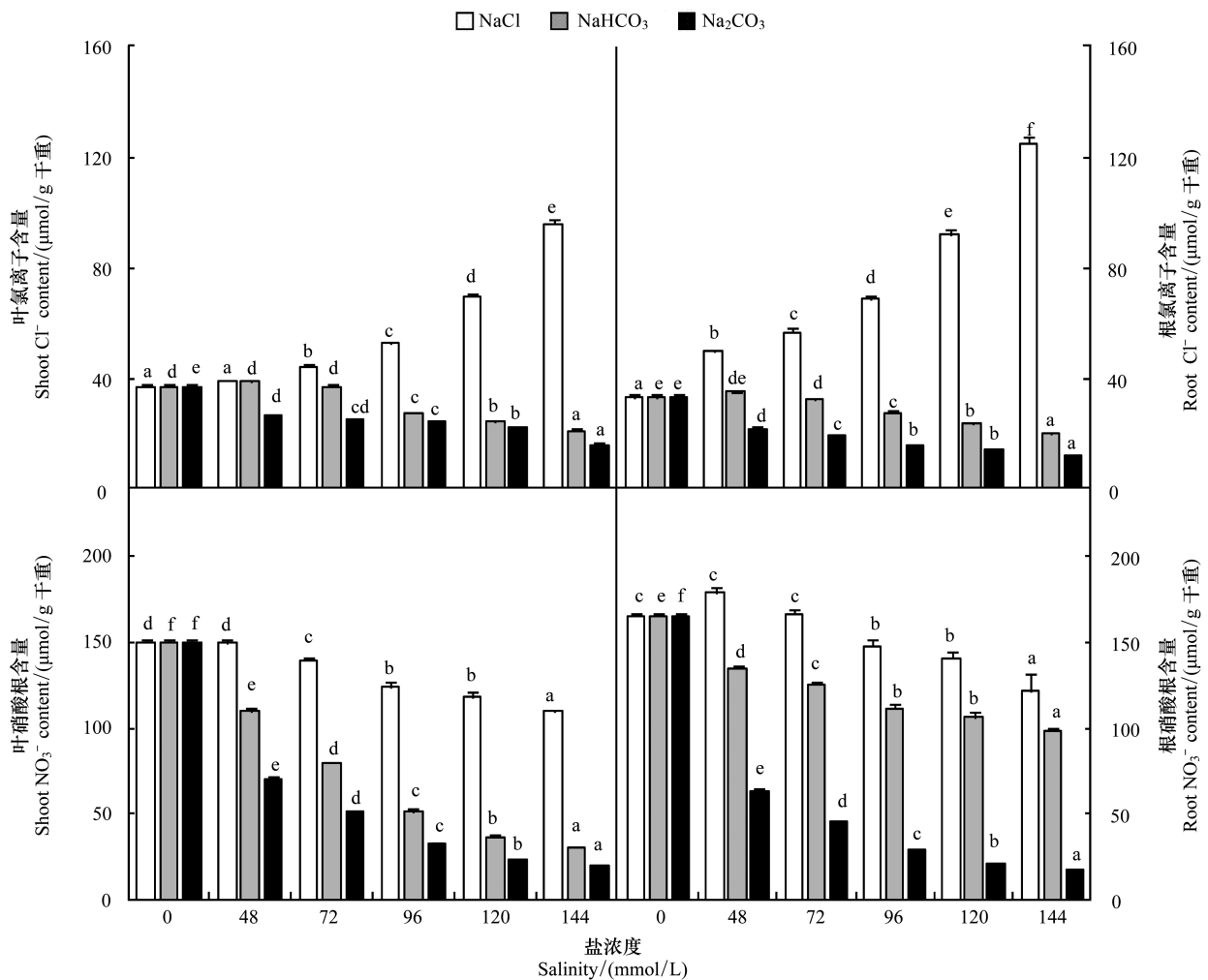


图3 三种盐分对燕麦幼苗茎叶与根中 Cl^- (A,B) 和 NO_3^- (C,D) 的影响

Fig.3 Effects of three kinds of salt stresses on the Cl^- (A, B) and NO_3^- (C, D) contents in both shoot and root of oat seedlings

值,能危及植物的生存,同时也说明燕麦对碱性盐的抵御能力较中性盐更低。此外,从图1(B-F)也可以得出相似结论,即碱性盐特别是 Na_2CO_3 对燕麦幼苗生长的抑制作用更强,这与前人的研究结果相似,主要是由于高 pH 能够破坏根系,打破植物体内离子平衡,使细胞代谢紊乱,为此植物需要付出更多的能量以抵御高 pH 伤害,所以燕麦幼苗在碱胁迫下受到的抑制作用更强。

植物在盐碱逆境下通常会积累大量的有毒 Na^+ ,并将其区隔至液泡中,使细胞免受毒害作用^[13],与此同时 K^+ 的吸收也会因 Na^+ 的积累而受到显著抑制, Na^+ 和 K^+ 的代谢对植物适应盐碱胁迫具有重要意义。在本研究中,在三种盐分胁迫下,随着浓度的增加,燕麦幼苗根与茎叶均呈现 Na^+ 升高、 K^+ 下降并且 Na^+/K^+ 增大的趋势,变化幅度为 $\text{Na}_2\text{CO}_3 > \text{NaHCO}_3 > \text{NaCl}$,说明二价碱性盐 Na_2CO_3 对燕麦幼苗的伤害程度最大。通过分析不同营养器官 Na^+ 含量,可以发现燕麦幼苗在胁迫后根中积累 Na^+ 量更高,这也是其耐盐性的主要表征之一,说明根中存在某种特定的抑制机制,阻断有毒离子向地上运输,维持地上器官的正常生理功能^[14]。

在盐碱逆境下,无论是盐生植物还是甜土植物都会积累一定量的脯氨酸。通常来说,脯氨酸的积累量与植物对胁迫的抵御能力有一定的联系,植物体内脯氨酸积累越多,说明植物体的渗透调节能力就越强,对不良环境的抵抗力增强。与盐胁迫相比,碱性盐特别是 2 价碱性盐积累更多的脯氨酸,也主要由于碱性盐独有的高 pH 所引起,与此同时燕麦应答高 pH 的另外一个主要生理方式是积累具有缓冲作用的酸性代谢物即有机酸,其变化趋势与脯氨酸的变化相似,有机酸的积累可以有效的调节高 pH 值,使燕麦幼苗尽可能的趋于酸碱

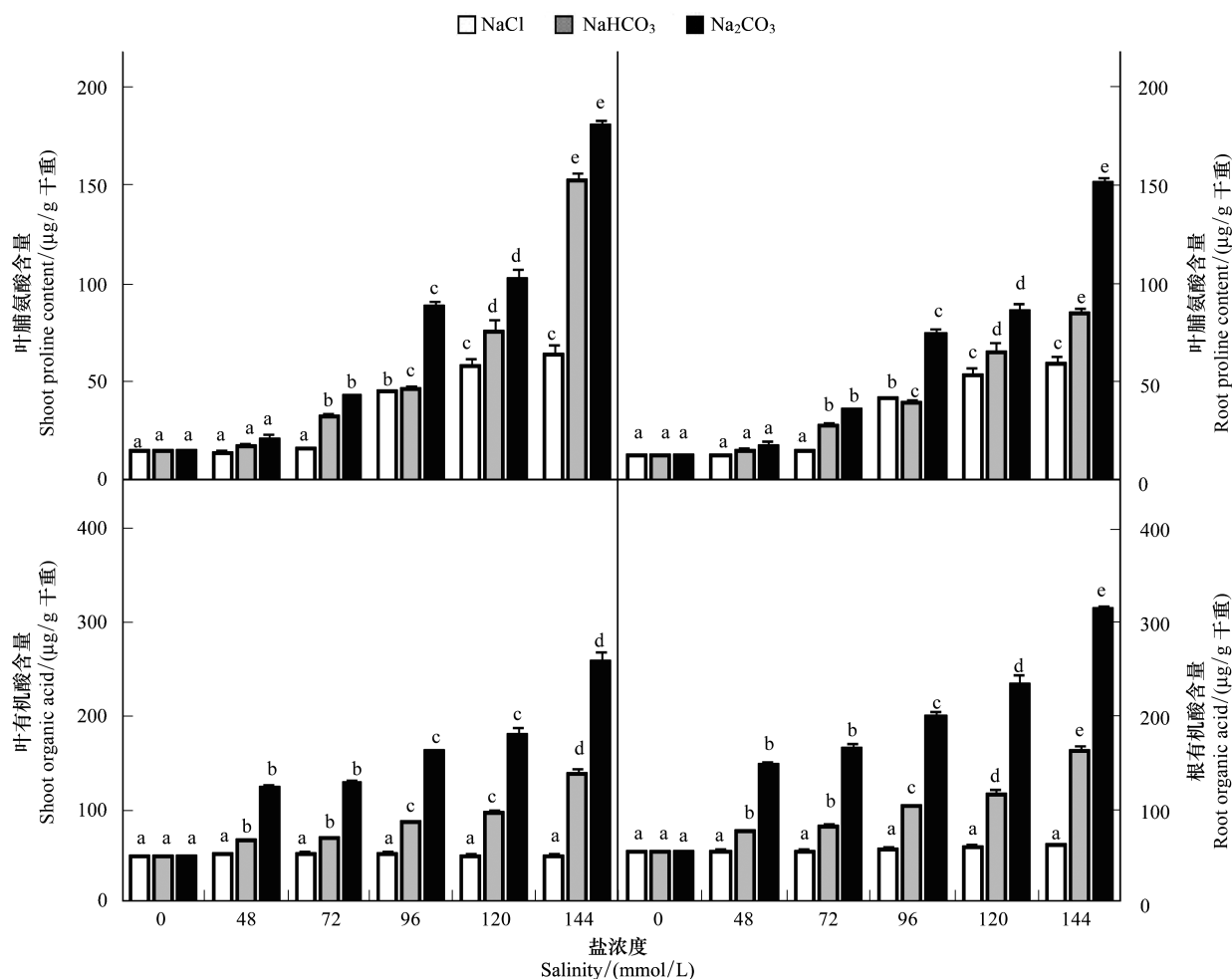


图4 三种盐分对燕麦幼苗茎叶与根中脯氨酸(A,B)和有机酸(C,D)含量的影响

Fig.4 Effects of three kinds of salt stresses on the proline (A, B) and organic acid (C, D) content in both shoot and root of oat seedlings

平衡,特别是在根系中尤为明显。前人也有研究表明,积累有机酸可以平衡由于碱胁迫引起的无机阴离子亏缺^[15],燕麦幼苗在碱胁迫下Cl⁻与NO₃⁻含量均随浓度升高呈下降趋势,积累有机酸也是植物应答碱胁迫区别于盐胁迫的主要生理表征。

综上所述:碱性盐Na₂CO₃与NaHCO₃对燕麦幼苗根与茎叶的胁迫伤害程度大于中性盐NaCl,并且Na₂CO₃的毒害效应最强,而燕麦幼苗面对不同的盐分胁迫伤害也有会产生不同的生理适应策略,NaCl胁迫下,燕麦幼苗积累大量的无机Cl⁻和脯氨酸来维持细胞内的渗透与离子平衡,而NaHCO₃与Na₂CO₃胁迫造成了燕麦幼苗体内阴离子的亏缺,此时幼苗主要通过积累大量的有机酸和更多的脯氨酸来维持渗透与离子平衡。

参考文献 (References):

- [1] 马红媛, 梁正伟. 不同pH值土壤及其浸提液对羊草种子萌发和幼苗生长的影响. 植物学通报, 2007, 24(2): 181-188.
- [2] 杨春武, 李长有, 张美丽, 刘杰, 鞠森, 石德成. 盐、碱胁迫下小冰麦体内的pH及离子平衡. 应用生态学报, 2008, 19(5): 1000-1005.
- [3] 杨春武, 李长有, 尹红娟, 鞠森, 石德成. 小冰麦 (*Triticum aestivum*-*Agropyron intermedium*) 对盐胁迫和碱胁迫的生理响应. 作物学报, 2007, 33(8): 1255-1261.
- [4] 蔺吉祥, 李晓宇, 张兆军, 王俊锋, 李卓琳, 穆春生. 温度与盐碱胁迫交互作用对羊草种子萌发与幼苗生长的影响. 草地学报, 2011, 19(6): 1005-1009.
- [5] 曲祥春, 何中国, 郝文媛, 栾天浩, 李玉发. 我国燕麦生产现状及发展对策. 杂粮作物, 2006, 26(3): 233-235.
- [6] 武俊英, 刘景辉, 李倩, 付增娟. 盐胁迫对燕麦种子萌发、幼苗生长及叶片质膜透性的影响. 麦类作物学报, 2009, 29(2): 341-345.

- [7] Li X Y, Mu C S, Lin J X, Wang Y, Li X J. Effect of alkaline potassium and sodium salts on growth, photosynthesis, ions absorption and solutes synthesis of wheat seedlings. *Experimental Agriculture*, 2014, 50(1): 144-157.
- [8] Li X Y, Liu J J, Zhang Y T, Lin J X, Mu C S. Physiological responses and adaptive strategies of wheat seedlings to salt and alkali stresses. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2009, 55(5): 680-684.
- [9] Wang H, Wu Z H, Han J Y, Zheng W, Yang C W. Comparison of ion balance and nitrogen metabolism in old and young leaves of alkali-stressed rice plants. *PLoS One*, 2012, 7(5): e37817.
- [10] Yang C W, Shi D C, Wang D L. Comparative effects of salt and alkali stresses on growth, osmotic adjustment and ionic balance of an alkali-resistant halophyte *Suaeda glauca* (Bge.). *Plant Growth Regulation*, 2008, 56: 179-179.
- [11] 蔺吉祥, 张兆军, 李晓宇, 唐佳红, 王俊锋, 穆春生. 羊草早期幼苗在盐、碱生境下生长与生理适应性的研究. *中国草地学报*, 2011, 33(6): 64-69.
- [12] Yang C W, Guo W Q, Shi D C. Physiological roles of organic acids in alkali-tolerance of the alkali-tolerant halophyte *chloris virgata*. *Agronomy Journal*, 2010, 102(4): 1081-1089.
- [13] Parida A K, Das A B. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2005, 60(3): 324-349.
- [14] 刘杰, 张美丽, 张义, 石德成. 人工模拟盐、碱环境对向日葵种子萌发及幼苗生长的影响. *作物学报*, 2008, 34(10): 1818-1825.
- [15] Lin J, Mu C, Wang Y, Li Z, Li X. Physiological adaptive mechanisms of *Leymus chinensis* during germination and early seedling stages under saline and alkaline conditions. *Journal of Animal & Plant Science*, 2014, 24(3): 904-912.