

DOI: 10.5846/stxb201709061604

岳小红,曹靖,耿杰,李瑾,张宗菊,张琳捷.盐分胁迫对啤酒大麦幼苗生长、离子平衡和根际 pH 变化的影响.生态学报,2018,38(20): - .
Yue X H, Cao J, Geng J, Zhang Z J, Zhang L J. Effects of different types of salt stress on growth, ion balance and rhizosphere pH changes in beer barley seedlings. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(20): - .

盐分胁迫对啤酒大麦幼苗生长、离子平衡和根际 pH 变化的影响

岳小红,曹 靖*,耿 杰,李 瑾,张宗菊,张琳捷

兰州大学草地农业生态系统国家重点实验室,生命科学学院,兰州 730000

摘要:盐分胁迫不仅影响植物的生长,而且会影响植物根际微域环境。根际 pH 的改变对土壤养分的有效性和微生物群落组成的变化有重要影响。为了探究啤酒大麦幼苗对不同盐分胁迫的生理生态响应机制和根际 pH 变化影响的生理机制,采用水培法,通过不同类型盐分(对照、混合 Na 盐、混合 Cl 盐和 NaCl)胁迫处理啤酒大麦幼苗,对其生长、离子平衡和根际 pH 变化进行了研究。结果表明,1)在 3 种不同类型盐分胁迫下,啤酒大麦幼苗地上部干重、含水量均有所降低,而根冠比增加,尤其在 NaCl 胁迫下啤酒大麦幼苗地上部干重较对照显著降低了 17.88%,而根干重和根冠比则分别增加了 19.12% 和 43.86%。不同类型盐分胁迫抑制了啤酒大麦幼苗根长的生长,尤其在混合 Na 盐胁迫下根长降低明显($P < 0.05$),但促进了根表面积和根体积的增加,尤其在混合 Cl 盐胁迫下,根表面积和根体积分别增加了 41.76% 和 84.38%。2)不同类型盐分胁迫下啤酒大麦幼苗地上部离子平衡发生改变,在混合 Na 盐和 NaCl 胁迫下啤酒大麦幼苗主要吸收 Na^+ ,地上部 K^+/Na^+ 、 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 和 $\text{Mg}^{2+}/\text{Na}^+$ 显著降低;混合 Cl 盐和 NaCl 胁迫下则过量吸收 Cl^- ,抑制了 H_2PO_4^- 、 NO_3^- 和 SO_4^{2-} 的吸收。3)在混合 Na 盐、混合 Cl 盐和 NaCl 盐分胁迫下,啤酒大麦幼苗对阴离子的吸收总量高于对阳离子的吸收总量,离子平衡计算结果表明根际呈碱化现象,与原位显色结果一致,且在混合 Cl 盐胁迫下根际碱化程度最大。

关键词:盐分胁迫;啤酒大麦;离子平衡;根际 pH

Effects of different types of salt stress on growth, ion balance and rhizosphere pH changes in beer barley seedlings

YUE Xiaohong, CAO Jing*, GENG Jie, ZHANG Zongju, ZHANG Linjie

State Key Laboratory of Grassland Agro-ecosystems, School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

Abstract: Salt stress not only affects the growth of plants, but also alters the micro-zone environment of the plant rhizosphere. The rhizosphere pH plays an important role in the bioavailability of soil nutrients and microbial community structure, and it is an important indicator of micro-environment transformation in the rhizosphere. Previous studies on the effects of the salt stress on beer barley mainly focused on the physio-ecology and agronomic aspects, such as photosynthesis, cell structure, and agronomic traits. However, the response of rhizosphere pH and ion characteristics in beer barley to various types of salt stress still remains unknown due to the complexity of the rhizosphere micro-environment. In order to detect the adaptation mechanisms in rhizosphere pH changes and the physiological and ecological responses of beer barley seedlings under various types of salt stress, the characteristics of growth and ion balance as well as rhizosphere pH were investigated. An incubation experiment using hydroponics was conducted in a climate growth chamber. Beer barley seedlings were grown in Hoagland nutrient solution with mixed sodium salts, mixed chlorine salts, and NaCl. The results indicated that 1) The shoot dry weight and water content of beer barley seedlings decreased, while root/shoot ratios increased under

基金项目:国家自然科学基金项目(31071866);甘肃省科技厅科技支撑计划项目(1504NKCA083)

收稿日期:2017-09-06; **网络出版日期:**2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: caojing@lzu.edu.cn

three different types of salt stress. In particular, shoot dry weights decreased significantly by 17.88%, while root dry weight and root/shoot ratios increased significantly by 19.12% and 43.86% under NaCl stress. The root length of beer barley seedlings decreased to a minimum, whereas the root surface area and volume increased under the three treatments. Among them, root surface area and root volume significantly increased by 41.76% and 84.38% under mixed chlorine salt stress, respectively. 2) The balance of selective uptake ions in shoots of beer barley seedlings were altered under three different types of salt stress. The absorption of Na^+ in seedlings dominated under mixed sodium salt and NaCl stress, and the K^+/Na^+ , $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$, and $\text{Mg}^{2+}/\text{Na}^+$ in the shoots decreased significantly. Cl^- was absorbed excessively under mixed chlorine salt stress and NaCl stress, while the absorption of H_2PO_4^- , NO_3^- , and SO_4^{2-} was also suppressed. 3) The amount of OH^- released by roots of beer barley seedlings was higher than the amount of H^+ released under mixed sodium salt, mixed chlorine salt, and NaCl salt stress, which was close to the excess uptake of anions over cations. According to the results of ion balance, rhizosphere pH changes in beer barley seedlings were characterized by alkalization, which is consistent with the situ chromomeric reaction under three different types of salt stress. Among them, the intensity of alkalization was the strongest under mixed chlorine salt stress. The key findings are that the growth of beer barley seedlings was significantly inhibited under NaCl stress among the three different types of salt stress. There were differences in the selective uptake of various ions by seedlings, and rhizosphere pH is characterized by alkalization under salt stress. This study provided a theoretical basis for clarifying mechanisms and the relationship between ion absorption and rhizosphere pH changes in beer barley seedlings under different types of salt stress.

Key Words: salt stress; beer barley; ion balance; rhizosphere pH

盐胁迫是影响植物生长和作物产量的非生物胁迫因素之一^[1]。自然环境中,盐胁迫主要由土壤中高浓度的 Na^+ 和 Cl^- 诱发^[2]。 Na^+ 和 Cl^- 等无机离子在植物体内过量累积会破坏细胞内的水分平衡、离子平衡以及增加膜透性,进而出现盐害现象^[3-4]。植物在盐胁迫条件下,细胞离子平衡首先会受到破坏。郭瑞等^[5]研究表明增加土壤中性和碱性混合 Na 盐含量,亚麻地上部分和根系 K^+/Na^+ 、 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 和 $\text{Mg}^{2+}/\text{Na}^+$ 大幅降低,植物体内离子平衡发生了改变。盐分胁迫所造成的植物细胞离子失衡、渗透胁迫等不良现象会影响植物的正常生长,进而影响作物产量。植物为适应盐生环境必需进行渗透调节,并在细胞内重新建立离子稳态^[6],这也是植物体重要的耐盐机制之一。

根际(rhizosphere)是土壤中根系周边的狭小区域,距离根系表面 1—3 mm^[7-8],是植物—土壤—微生物三者相互作用的场所^[9],受植物根系与微生物活动的强烈影响^[10]。植物根系分泌物可明显改善土壤微团聚体大小、亲水性、吸附性能以及 pH 等性质,活化根系周围土壤固定态养分^[11],导致根际微环境以及根际微生物群落组成发生变化。盐分胁迫下,植物体在进行渗透调节的过程中会吸收和累积各种无机离子(如 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 和 Cl^- 等),以提高细胞内渗透势,促进水分吸收,进而保证植物正常的生理代谢^[12-13]。植物根系吸收 Na^+ 、 Cl^- 、 K^+ 、 Ca^{2+} 和 SO_4^{2-} 等无机离子的同时会分泌或释放出相应的 H^+ 、有机酸、 OH^- 或 HCO_3^- ^[14],由此会引起根际 pH 改变,根际 pH 变化不仅会影响土壤养分的有效性,而且还影响根际土壤微生物群落组成^[15-16]。Chen 等^[17]研究表明,在森林土壤中施用 NH_4^+-N 导致红松苗木根际 pH 降低,提高了土壤中 P 的有效性。张旭龙等^[18]研究表明盐碱地中种植油葵后根际土壤 pH 降低,显著提高了土壤中养分的有效性,增加了土壤微生物对总碳源的利用率和土壤微生物功能多样性指数。关于盐胁迫对植物生长、离子平衡和渗透调节等生理生态方面影响的研究报道较多^[1,5],由于根际微域环境的复杂性,有关盐胁迫对植物根际 pH 变化的影响以及离子平衡与根际 pH 变化的关系研究甚少。

啤酒大麦是一种较耐盐碱的一年生禾本科植物^[19],是干旱半干旱地区主要的经济作物之一^[20]。有关盐胁迫对啤酒大麦的研究主要集中于生理生态方面,如光合作用、细胞结构的改变和农学性状的变化等方面^[4,19,21],而有关盐分胁迫对啤酒大麦根际的影响关注较少;另外,有关单一盐分 NaCl 胁迫、中性盐和碱性盐对植物生长、离子平衡等的影响研究报道较多^[18-19,22-23],而对于不同类型中性盐分胁迫对离子平衡特征和根际 pH 变化影响的研究甚少。因此,本研究通过水培实验探究啤酒大麦对不同类型盐胁迫的生理生态响应,

为揭示其对盐胁迫环境的适应机制及根际环境的变化提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

啤酒大麦 (*Hordeum vulgare* var. *vulgare*): 由兰州市农业研究中心提供, 千粒重 50.80 g, 腹径 3.5—5 mm, 籽粒饱满, 无虫害, 种子表面无损伤。

1.2 试验处理和培养

试验在兰州大学人工气候室内进行, 温室条件为: 昼/夜温度 28℃/23℃, 湿度 70%, 光周期 14 h, 光强为 400—450 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。培养容器为不透光的长方形塑料盆, 体积为 19 L, 在厚 1.2 cm 塑料泡沫盖板上打 25 个直径为 1 cm 的圆孔。选择大小均一、籽粒饱满的啤酒大麦种子消毒, 用常规方法催芽并萌发。把露白的啤酒大麦种子转移到盛有 9 L 1/4 Hoagland 营养液 (用 $\text{H}_2\text{SO}_4/\text{KOH}$ 调整营养液 pH 至 6.8—7.0) 的塑料盆中生长 7 d, 每两天更换一次营养液。待出现三片子叶时在 1/2 Hoagland 营养液中添加相应盐分, 参照 Tavakkoli 等^[23]的方法进行盐分处理, 对照组 (CK) 为不加盐分的营养液, 盐分处理分别为混合 Na 盐、混合 Cl 盐和 100 mmol/L 的 NaCl, 每个处理重复 3 次。混合 Na 盐的组分为 15 mmol/L Na_2SO_4 、15 mmol/L Na_2HPO_4 和 40 mmol/L NaNO_3 ; 混合 Cl 盐的组分为 15 mmol/L CaCl_2 、15 mmol/L MgCl_2 和 40 mmol/L KCl 。盐分处理以每天 25 mmol/L 的速度递增, 达到既定浓度后继续培养 7 d, 分别收获地上部和根系。另选用同样规格的盆钵, 溶液培养和盐分处理同上, 让种子在萌发纸中间生长^[24], 使得根系沿着同一平面生长, 每张萌发纸上分别放置 3 粒露白的大麦种子, 待处理一段时间后仔细取出根系用于琼脂显色, 培养期间管理条件同上。

1.3 植株生长指标的测定

培养结束时, 每个处理选取 2 盆供测, 每 5 株一个重复, 吸干植株上的水分, 将根系和地上部分开, 分别称鲜重; 根系用 EPSON 4990 进行扫描, 用 Scion Image 软件分析根长、根表面积等形态学参数。根系扫描完成后, 将根系和地上部放入 105℃ 烘箱中杀青 30 min, 70℃ 烘干至恒重。

1.4 离子含量的测定

将收获的植物样品研磨粉碎, 用 4:1 = $\text{HNO}_3:\text{HClO}_4$ 提取后, 用等离子体发射光谱仪 (IRIS ER/S, America) 测定 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 含量。Cl⁻ 提取参照 Tang^[25] 的方法; 全 P 测定采用酸溶钒钼黄比色法, 再换算成 H_2PO_4^- ; 全 N 和全 S 用元素分析仪 (Vario EL cube, Germany) 测定, 再换算成 NO_3^- 和 SO_4^{2-} 。

1.5 根际 pH 的可视化

萌发纸中生长的植物收获时小心取出, 用去离子水冲洗, 仔细地把根分开, 用吸水纸吸干备用。制备琼脂-溴甲酚紫指示培养基^[26], 同时加入相应浓度的盐分 (CK, 混合 Na 盐、混合 Cl 盐和 NaCl), 使混合培养基 pH 在 5.0—5.5 之间, 把琼脂凝胶倒在四周垫有硅胶条的有机玻璃槽中, 琼脂厚度为 3 mm, 然后把植物根系铺展在琼脂凝胶膜上, 盖上大小一致的有机玻璃板, 用铝箔包裹避免光透射到根区域, 植株及培养装置倾斜 30° 角放置, 放在 1.2 所述的生长箱中显色 8 h, 每个处理重复 3 次。琼脂显色及图像数字化处理参见 Rao 等^[26]。根据指示剂显色原理, 琼脂-溴甲酚紫指示剂混合液颜色显黄色表示酸化, 显蓝紫色则表示碱化。

1.6 数据处理

运用 SPSS 17.0 进行数据处理及统计分析, 用 One-way ANOVA、LSD 最小显著差异法对啤酒大麦各生长参数、离子平衡和根际 pH 进行差异性检验, 显著水平为 $P < 0.05$ 。利用 SigmaPlot 10.0 软件作图。

2 结果与分析

2.1 不同类型盐胁迫对啤酒大麦幼苗生长的影响

2.1.1 对啤酒大麦幼苗生物量和含水量的影响

不同类型盐分胁迫下, 啤酒大麦生物量的分配受到不同程度的影响 (表 1)。NaCl 胁迫下啤酒大麦幼苗

地上部干重与对照(CK)相比降低了 17.88%,且差异显著($P<0.05$);混合 Na 盐和混合 Cl 盐胁迫下,地上部干重与对照(CK)相比差异不显著。在 NaCl 胁迫下,大麦幼苗根干重和根冠比与对照相比分别增加了 19.12%和 43.86%($P<0.05$),但在混合 Cl 盐和混合 Na 盐胁迫下增加不显著。以上结果表明,在盐分胁迫下啤酒大麦向根系分配更多的生物量,而且 100 mmol/LNaCl 胁迫对啤酒大麦幼苗干物质的累积和生物量的分配影响最显著(表 1)。啤酒大麦幼苗地上部含水量在 3 种不同类型盐分胁迫下较 CK 相比均有所降低,但差异不显著,表明啤酒大麦比较耐盐。

表 1 不同类型盐分胁迫对啤酒大麦幼苗地上部、根系干重、根冠比及地上部含水量的影响

Table 1 Effects of different types of salt stress on dry weight of shoots and the roots , root / shoot ratio and water content for beer barley seedlings

处理 Treatments	地上部干重/(mg/株) Shoot dry weights	根系干重/(mg/株) Root dry weights	根冠比 Root/shoot ratio	地上部含水量/% Water content
对照 CK Control	29.76a	16.79b	0.57b	88.26a
混合 Na 盐 Mixed sodium salt	27.43ab	16.81b	0.62b	85.23a
混合 Cl 盐 Mixed chlorine salt	28.60a	18.79ab	0.66b	86.68a
NaCl	24.44b	20.00a	0.82a	86.86a

同列不同小写字母表示不同盐分处理间差异显著 ($P<0.05$)

2.1.2 对啤酒大麦根系形态的影响

从图 1a 可知,在 3 种不同类型盐分胁迫下,啤酒大麦幼苗的根长较对照都有所降低,在混合 Na 盐胁迫下根长较 CK 降低了 14.07%($P<0.05$),而混合 Cl 盐和 NaCl 胁迫下降低不明显,表明不同类型盐分胁迫对啤酒大麦幼苗根长有不同程度的抑制作用。

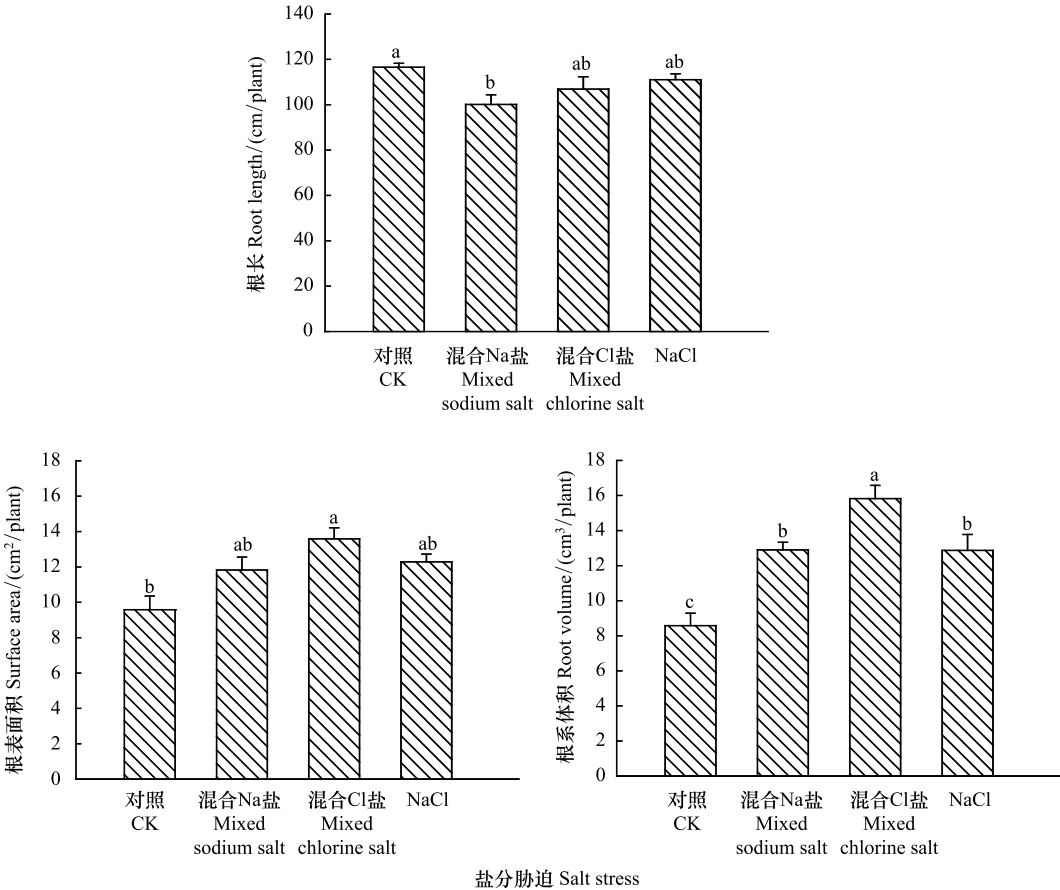


图 1 不同类型盐分胁迫对啤酒大麦幼苗根系形态学参数的影响

Fig.1 Effects of different types of salt stress on root morphological parameters of beer barley seedlings

啤酒大麦幼苗根表面积和根系体积在 3 种不同类型盐分胁迫下均呈增加的趋势(图 1b, 1c)。在混合 Cl 盐胁迫下,根表面积和根体积显著高于其他处理,与 CK 相比分别增加了 41.76% 和 84.38%;在混合 Na 盐和 NaCl 胁迫下,与对照相比根系体积分别增加了 50.35% 和 49.96%,而根表面积则增加不明显,且不同类型盐分处理间差异不显著。

2.2 不同类型盐分胁迫对啤酒大麦幼苗离子分配和阴阳离子平衡的影响

植物细胞离子平衡被破坏是盐胁迫下植物生长受抑制的主要原因之一,由表 2 可见,与 CK 相比,啤酒大麦幼苗地上部各阳离子/ Na^+ 在混合 Na 盐和 NaCl 处理下均显著降低,尤其在 NaCl 处理下降低最明显,而混合 Cl 盐处理下则明显高于其他处理,其中 K^+/Na^+ 和 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 与 CK 相比分别增加了 92.61% 和 107.5%。啤酒大麦幼苗地上部各阴离子/ Cl^- 在混合 Cl 盐和 NaCl 处理下较 CK 均显著降低,在 NaCl 处理下其地上部 $\text{NO}_3^-/\text{Cl}^-$ 较对照明显降低了 93.58%,但在混合 Na 盐胁迫下,地上部各阴离子/ Cl^- 与 CK 比均显著增加。以上结果可见,在盐胁迫下,啤酒大麦幼苗地上部离子分配都发生了改变,混合 Na 盐胁迫下,啤酒大麦幼苗地上部各阳离子/ Na^+ 均较 CK 显著降低,但其各阴离子/ Cl^- 均较 CK 增加;混合 Cl 盐胁迫下,地上部各阴离子/ Cl^- 均较 CK 显著降低,而各阳离子/ Na^+ 较 CK 显著增加;NaCl 胁迫下,地上部不同阳离子/ Na^+ 和不同阴离子/ Cl^- 较 CK 均明显降低。

表 2 不同类型盐分胁迫对啤酒大麦幼苗地上部离子分配的影响

Table 2 Effects of different types of salt stress on the ion distribution in shoots of beer barley seedlings

处理 Treatment	阳离子/ Na^+ Cations / Na^+			阴离子/ Cl^- Anion / Cl^-		
	K^+/Na^+	$\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$	$\text{Mg}^{2+}/\text{Na}^+$	$\text{NO}_3^-/\text{Cl}^-$	$\text{H}_2\text{PO}_4^-/\text{Cl}^-$	$\text{SO}_4^{2-}/\text{Cl}^-$
对照 CK	1.529b	0.120b	0.123b	1.527b	0.751b	0.104b
混合 Na 盐 Mixed sodium salt	0.492c	0.050bc	0.058c	3.216a	1.319a	0.183a
混合 Cl 盐 Mixed chlorine salt	2.945a	0.249a	0.182a	0.211c	0.248c	0.030c
NaCl	0.278c	0.025c	0.036c	0.098c	0.179c	0.023c

从啤酒大麦幼苗的阴阳离子平衡计算结果可以看出(表 3),CK 处理下阴阳离子计算结果为 21 $\mu\text{mol/g}$ DW,表明根际发生微弱的酸化现象,而不同类型盐分胁迫下计算结果则均为负值,表明根际呈碱化现象。在混合 Cl 盐胁迫下,啤酒大麦幼苗阴阳离子平衡结果负值最大(表 3),表明碱化程度最强,可能与对 Cl^- 的大量吸收有关,其次是 NaCl 胁迫,其离子平衡结果为 -388.0 $\mu\text{mol/g}$ DW,混合 Na 盐胁迫下,离子平衡结果显示碱化程度相对较弱。

表 3 不同类型盐分胁迫对啤酒大麦幼苗阴阳离子平衡的影响

Table 3 Cation-anion balance of beer barley seedlings under different types of salt stress

处理 Treatment	阳离子总量 Concentration of cations/ ($\mu\text{mol/g}$ DW)	阳离子带电荷总量 Concentration of cations charge/ ($\mu\text{mol/g}$ DW)	阴离子总量 Concentration of anions/ ($\mu\text{mol/g}$ DW)	阴离子带电荷总量 Concentration of anions charge/ ($\mu\text{mol/g}$ DW)	阴阳离子平衡 Cation-anion balance/ ($\mu\text{mol/g}$ DW)	结果 Result
CK	1543.0	+1681.0	1632	-1660.0	21.0	酸化
混合 Na 盐 Mixed sodium salt	2052.0	+2176.0	2264.0	-2306.0	-130.0	碱化
混合 Cl 盐 Mixed chlorine salt	1775.0	+1959.0	2582.0	-2605.0	-646.0	碱化
NaCl	2498.0	+2597.0	2963.0	-2985.0	-388.0	碱化

离子平衡计算根据 Haynes^[27] 和 Rengel^[28]: 阴阳离子平衡 ($\mu\text{mol/g}$ DW) = $[\text{c}(\text{K}^+) + 2 \times \text{c}(\text{Ca}^{2+}) + 2 \times \text{c}(\text{Mg}^{2+}) + \text{c}(\text{Na}^+)] - [\text{c}(\text{H}_2\text{PO}_4^-) + 2 \times (\text{SO}_4^{2-}) + \text{c}(\text{NO}_3^-) + \text{c}(\text{Cl}^-)]$, 式中, 离子浓度为地上部阴阳离子含量。表 3 中 $\mu\text{mol/g}$ DW: $\mu\text{mol/g}$ Dry Weight 即 $\mu\text{mol/g}$ 干重

2.3 啤酒大麦幼苗根际 pH 原位显色特征

根际 pH 原位显色(图 2)可见,所有处理下啤酒大麦幼苗根际 pH 均呈碱化现象(紫色),表明啤酒大麦幼苗根系释放的 OH^- 数量大于 H^+ ,从而导致根际 pH 呈碱化现象。将图 2 图像数字化处理得到图 3 所示,负值表示分泌 OH^- ,表明 3 种不同类型盐分胁迫下,啤酒大麦单位根长 OH^- 的分泌量均显著高于 CK。在混合 Cl

胁迫下,其根系 OH^- 的分泌量最高,较 CK 高出 88.94%,NaCl 胁迫下根系 OH^- 的分泌量在 3 种类型盐分胁迫下相对较低。以上结果可见,3 种类型盐分胁迫对啤酒大麦根系 pH 原位显色的影响与阴阳离子平衡计算结果趋势一致。

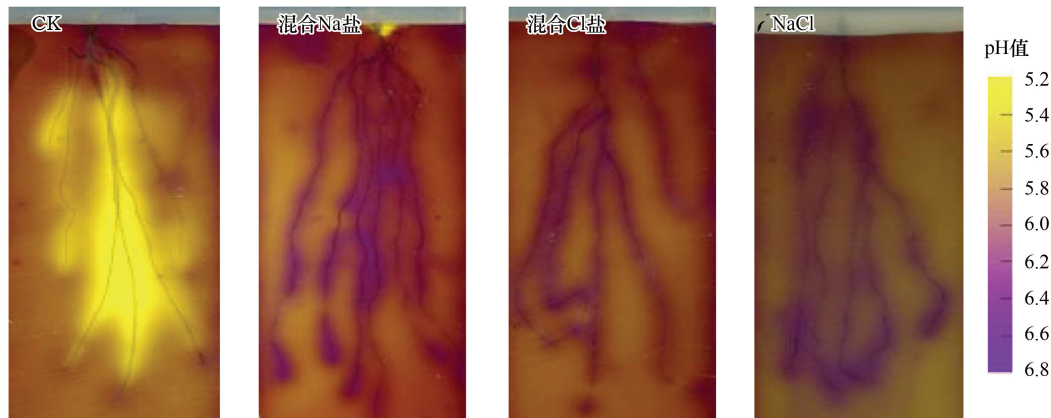


图2 不同类型盐分胁迫下啤酒大麦幼苗根际 pH 变化及其可视化

Fig.2 Rhizosphere pH changes and the visualizations of the beer barley under different types of salt stress

3 讨论

3.1 不同类型盐分胁迫对啤酒大麦幼苗生长的影响

生长抑制是植物在盐胁迫下发生的最普遍和最直观的过程,主要是通过减少单株植物的光合面积而造成植物碳同化量的减少。孙仁国等^[29]研究表明,NaCl 胁迫下,燕麦光合作用受到的抑制作用随着盐浓度的增加而增大,对燕麦叶面积、光合速率和干物质积累量抑制作用增强。本试验中,啤酒大麦幼苗植株生物量对 3 种类型盐分胁迫的响应不同,NaCl 胁迫下啤酒大麦幼苗地上部干重降低最明显,而根冠比和根干重则显著增加,在混合 Cl 盐和混合 Na 盐胁迫下地上部干重的降低、根冠比和根干重的增加与对照相比均无显著差异,可能是啤酒大麦同时受到高浓度的 Na^+ 和 Cl^- 胁迫,导致碳同化量受到了更强烈的抑制,说明 NaCl 对啤酒大麦幼苗的胁迫伤害要大于混合 Na 盐和混合 Cl 盐胁迫,与其他类型盐分胁迫相比,啤酒大麦幼苗对 NaCl 胁迫响应更敏感,其根干重和根冠比的增加进一步表明植物为维持地上部的正常生长,向根系分配了更多的生物量,以增加根系在胁迫环境中与生长介质的接触面而获得更多的营养物质和水分^[30]。贺莉研究结果表明,野生大豆的根冠比随着盐分胁迫强度的增大而增加^[31];李先婷等试验结果表明,啤酒大麦在 NaCl 渐进胁迫至 $\leq 85 \text{ mmol/L}$ 时能促进根系的生长,渐进胁迫至较高浓度时根系生物量明显增加^[32],这些现象都与本研究结果相一致。

植物根系形态学变化是决定根系水分、养分吸收范围和强度变化的重要参数。高浓度盐分胁迫对根系的伸长和侧根的发育产生抑制作用^[33],主要是因为盐胁迫下根的伸长区的伸长生长受到抑制,最终造成主根的生长受到抑制^[34];另外,研究发现,渗透胁迫下水稻幼苗的总根长、根总面积和根数都有显著增加^[35]。本试验中,在 3 种不同类型盐分胁迫下啤酒大麦幼苗根长较对照均有所降低,尤其在混合 Na 盐胁迫下对根系伸长抑制作用最强,这可能与植株过量累积 Na^+ ,而对其他无机离子 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 等的吸收降低有关,并且其含水

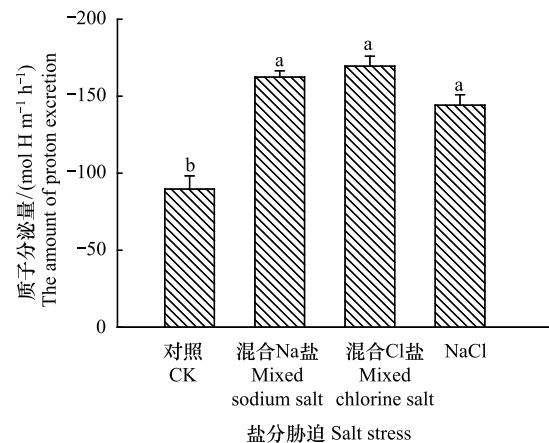


图3 不同类型盐分胁迫下啤酒大麦幼苗根系 H^+ 分泌量的变化 (负值表示分泌 OH^-)

Fig.3 Proton secretions in rhizosphere of the beer barley under different types of salt stress

量也较其他处理低,造成的啤酒大麦幼苗根系营养缺失和水分吸收受抑制,进而抑制了根系的伸长^[36]。此外,在 3 种不同类型盐分胁迫下啤酒大麦根表面积和根系体积都增大,这与以往的研究结果相一致^[37],可能的机理是,在高浓度的盐分胁迫下,根系在重建细胞内离子稳态和调节渗透平衡过程中为了更多的接触外界环境和吸收养分和水分而做出的响应^[30]。在混合 Cl 盐胁迫下,啤酒大麦根表面积和根体积均显著高于混合 Na 盐和 NaCl 胁迫(图 1b, 1c),表明根系对混合 Cl 盐胁迫响应较敏感,可能刺激了根系的增殖;另一方面,由于混合 Cl 盐培养液中 K^+ 含量较高,增加了植株对 K^+ 的吸收,提高了啤酒大麦的耐盐性。Adams 等^[38]研究也表明细胞质中保持高于某特定值的 K^+ 质量分数会提高植物的耐盐性。

3.2 不同类型盐分胁迫对啤酒大麦幼苗阴阳离子平衡和根际 pH 的影响

植物细胞在盐分胁迫下会重建离子稳态来维持正常的生长需求,调节盐离子的吸收和分布是植物一个重要的抗盐机制^[39]。植物对阴阳离子吸收量的不同会影响根际 pH 的变化,Rengel 等^[28]学者根据植物体内阴阳离子平衡原理来判断植物根系 H^+ 和 OH^- 的释放情况和根际 pH 的变化,因为植物在吸收阳离子的过程中会释放出相应量的 H^+ ,而吸收阴离子的同时会释放出相应的 OH^- 或 HCO_3^- ^[14]。本实验通过对啤酒大麦地上部阴阳离子平衡计算结果表明,在无盐分胁迫(CK)时,啤酒大麦阴阳离子平衡计算结果显示为弱酸化(表 3),与根际原位显色结果不一致。在混合 Na 盐、混合 Cl 盐和 NaCl 胁迫下,阴阳离子平衡计算结果均为负值,与根际原位显色结果一致,说明高浓度的中性盐胁迫会造成啤酒大麦幼苗根际碱化,主要是由于植物对阳离子吸收的总量小于对阴离子吸收总量引起的。阴阳离子平衡计算结果显示,混合 Cl 盐胁迫下根际碱化程度最强,与根际原位显色的图像数字化处理结果一致,表明啤酒大麦在中性盐胁迫下根际发生的碱化作用受 Cl^- 的过量吸收影响更大。NaCl 胁迫下根际碱化程度低于混合 Cl 盐胁迫,可能是啤酒大麦在同时吸收 Na^+ 和 Cl^- 的过程中释放了大致等量的 H^+ 和 OH^- ,弱化了根际的碱化程度。混合 Na 盐胁迫下,植物过量的吸收 Na^+ ,理论上应释放出等量的 H^+ ,但由于混合 Na 盐处理中供应了较多的 $N-NO_3^-$,增加了啤酒大麦幼苗对 NO_3^- 的吸收(表 3),对禾本科植物而言 $N-NO_3^-$ 的吸收会导致其根际 pH 上升^[9,28],这可能是混合 Na 盐胁迫导致其根际呈碱化的原因。

4 结论

本研究结果表明,在 3 种不同类型盐分胁迫下,啤酒大麦幼苗地上部干重有所减少,根伸长生长受到抑制,而根冠比增加,且 NaCl 盐胁迫对啤酒大麦幼苗生长盐害作用最强;不同类型盐分胁迫下促进了根表面积和根体积的增加,尤其在混合 Cl 盐胁迫下增加最显著。在混合 Na 盐和 NaCl 胁迫下,啤酒大麦主要吸收 Na^+ ,对 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 的吸收降低,混合 Cl 盐和 NaCl 胁迫下啤酒大麦幼苗过量吸收 Cl^- ,对 $H_2PO_4^-$ 、 NO_3^- 和 SO_4^{2-} 的吸收受到抑制。在混合 Na 盐、混合 Cl 盐和 NaCl 盐分胁迫下,啤酒大麦对阴离子的吸收总量均高于对阳离子的吸收总量,离子平衡计算结果表明根际呈碱化现象,与原位显色结果一致,且在混合 Cl 盐胁迫下根际碱化作用最强。探究盐胁迫下植物离子平衡特性和根际 pH 变化的生理响应,对揭示啤酒大麦对盐胁迫环境的适应机制、根际微生态环境的变化具有重要意义。

参考文献(References):

- [1] Munns R. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell and Environment*, 2002, 25(2): 239-250.
- [2] 沈义国, 陈受宜. 植物盐胁迫应答的分子机制. *遗传*, 2001, 23(4): 365-369.
- [3] Zhu J K. Regulation of ion homeostasis under salt stress. *Current Opinion in Plant Biology*, 2003, 6(5): 441-445.
- [4] Tavakkoli E, Fatehi F, Coventry S, Rengasamy P, McDonald G K. Additive effects of Na^+ and Cl^- ions on barley growth under salinity stress. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(6): 2189-2203.
- [5] 郭瑞, 李峰, 周际, 李昊儒, 夏旭, 刘琪. 亚麻响应盐、碱胁迫的生理特征. *植物生态学报*, 2016, 40(1): 69-79.
- [6] Zhang J L, Flowers T J, Wang S M. Mechanisms of Sodium uptake by roots of higher plants. *Plant and Soil*, 2010, 326(1/2): 45-60.
- [7] Jones D L, Hodge A, Kuzyakov Y. Plant and mycorrhizal regulation of rhizodeposition. *New Phytologist*, 2004, 163(3): 459-480.
- [8] Kuzyakov Y, Xu X L. Competition between roots and microorganisms for nitrogen: mechanisms and ecological relevance. *New Phytologist*, 2013,

- 198(3): 656-669.
- [9] 张福锁, 申建波, 冯固. 根际生态学——过程与调控. 北京: 中国农业大学出版社, 2009: 28-61.
- [10] Herman J L, Osmundson E, Ayala C, Schneider S, Timms M. The nature and impact of teachers' formative assessment practices. California: University of California, 2006.
- [11] Bais H P, Weir T L, Perry L G, Gilroy S, Vivanco J M. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. Annual Review of Plant Biology, 2006, 57(1): 233-266.
- [12] 赵可夫. 植物抗盐生理. 北京: 中国科学技术出版社, 1993: 9-10.
- [13] Glenn E, Pfister R, Brown J J, Thompson T L, O'Leary J. Na and K accumulation and salt tolerance of *Atriplex Canescens* (Chenopodiaceae) genotypes. American Journal of Botany, 1996, 83(8): 997-1005.
- [14] Gregory P J. Plant Roots: Growth, Activity and Interaction with Soils. Oxford: Blackwell Publishing Ltd., 2006: 227-238.
- [15] Blagodatskaya E V, Anderson T H. Interactive effects of pH and substrate quality on the fungal-to-bacterial ratio and qCO_2 of microbial communities in forest soils. Soil Biology and Biochemistry, 1998, 30(10/11): 1269-1274.
- [16] Cheng W X. Rhizosphere priming effect: its functional relationships with microbial turnover, evapotranspiration, and C-N budgets. Soil Biology and Biochemistry, 2009, 41(9): 1795-1801.
- [17] Chen Y L, Han S J, Zou C J, Zhou Y M, Yu X. The pH change in rhizosphere of *Pinus koraiensis* seedlings as affected by different nitrogen sources and its effect on phosphorus availability. Journal of Forestry Research, 2001, 12(4): 247-249.
- [18] 张旭龙, 马森, 吴振振, 张志政, 高睿, 石灵玉. 不同油菜品种对盐碱地根际土壤酶活性及微生物群落功能多样性的影响. 生态学报, 2017, 37(5): 1659-1666.
- [19] Nakamura T, Osaki M, Ando M, Tadano T. Differences in mechanisms of salt tolerance between rice and barley plants. Soil Science and Plant Nutrition, 1996, 42(2): 303-314.
- [20] 乔海龙, 沈会权, 陈和, 陈健, 陶红, 陈晓静. 大麦盐害及耐盐机理的研究进展. 核农学报, 2007, 21(5): 527-531, 526-526.
- [21] 杨树明, 普晓英, 张京, 曾亚文, 杨涛, 杜娟. 不同地区啤酒大麦品种农艺性状鉴定与分类研究. 植物遗传资源学报, 2011, 12(1): 37-41.
- [22] Wu D Z, Shen Q F, Cai S G, Chen Z H, Dai F, Zhang G P. Ionic responses and correlations between elements and metabolites under salt stress in wild and cultivated barley. Plant and Cell Physiology, 2013, 54(12): 1976-1988.
- [23] Tavakkoli E, Rengasamy P, McDonald G K. High concentrations of Na^+ and Cl^- ions in soil solution have simultaneous detrimental effects on growth of faba bean under salinity stress. Journal of Experimental Botany, 2010, 61(15): 4449-4459.
- [24] Rahnama A, Munns R, Poustini K, Watt M. A screening method to identify genetic variation in root growth response to a salinity gradient. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(1): 69-77.
- [25] Tang C. Factors affecting soil acidification under legumes I. Effect of potassium supply. Plant and Soil, 1998, 199(2): 275-282.
- [26] Rao T P, Yano K, Yamauchi A, Tatsumi J. A simple method for quantitative estimation of rhizosphere pH along root axes through visualization. Plant Production Science, 2000, 3(2): 94-100.
- [27] Haynes R J. Active ion uptake and maintenance of cation-anion balance: A critical examination of their role in regulating rhizosphere pH. Plant and Soil, 1990, 126(2): 247-264.
- [28] Rengel Z. Soil Acidity. New York: Marcel Dekker Inc., 2003: 57-82.
- [29] 孙仁国, 赵桂琴, 胡凯军, 满元荣. 盐胁迫对燕麦地上干物质积累及灌浆期光合特性的影响. 中国草地学报, 2010, 32(5): 15-20.
- [30] 孙焕荣, 封晓辉, 张秀梅, 刘小京, 笄凤桐. 芙蓉葵苗期根系生长对盐胁迫的响应. 北方园艺, 2015, (16): 76-81.
- [31] 贺莉. 野大豆生长发育规律及盐胁迫的生理反应[D]. 长春: 吉林农业大学, 2011.
- [32] 李先婷, 曹靖, 魏晓娟, 董利苹, 代立兰. NaCl 渐进胁迫对啤酒大麦幼苗生长、离子分配和光合特性的影响. 草业学报, 2013, 22(6): 108-116.
- [33] Hodge A, Berta G, Doussan C, Merchan F, Crespi M. Plant root growth, architecture and function. Plant and Soil, 2009, 321(1/2): 153-187.
- [34] West G, Inzé D, Beemster G T S. Cell cycle modulation in the response of the primary root of *Arabidopsis* to salt stress. Plant Physiology, 2004, 135(2): 1050-1058.
- [35] Kolarovič L, Luxová M, Valentovič P. Effect of osmotic stress in early stages of ontogenesis on root respiration, growth, sugar content, and cell injury in maize seedlings differing in drought sensitivity. Journal of Integrative Plant Biology, 2006, 48(7): 814-822.
- [36] Lissner J, Schierup H H, Comín F A, Astorga V. Effect of climate on the salt tolerance of two *Phragmites australis* populations.: I. Growth, inorganic solutes, nitrogen relations and osmoregulation. Aquatic Botany, 1999, 64(3/4): 317-333.
- [37] 王树凤, 胡韵雪, 孙海菁, 施翔, 潘红伟, 陈益泰. 盐胁迫对 2 种栎树苗期生长和根系生长发育的影响. 生态学报, 2014, 34(4): 1021-1029.
- [38] Adams P, Thomas J C, Vernon D M, Bohnert H J, Jensen R G. Distinct cellular and organismic responses to salt stress. Plant and Cell Physiology, 1992, 33(8): 1215-1223.
- [39] 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. 中国农学通报, 2009, 25(4): 124-128.