中国生态农业学报(中英文)
Chinese Journal of Eco-Agriculture
中文核心期刊
中国科技核心期刊
中国精品科技期刊
百种中国杰出学术期刊
中国科学引文数据库源刊

高盐胁迫下小麦幼苗离子吸收动态及耐盐性筛选

董宏图，解超杰，侯佩臣，李爱学，王晓冬

引用本文:
董宏图, 解超杰, 侯佩臣, 等. 高盐胁迫下小麦幼苗离子吸收动态及耐盐性筛选[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2021, 29(4): 762−770.

在线阅读 View online: https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.200664

(向下翻页，阅读全文)

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

基于FvCB模型的盐胁迫下紫花苜蓿幼苗光合特性的研究

Photosynthetic characteristics of alfalfa seedlings under salt stress based on FvCB model

中国生态农业学报(中英文). 2021, 29(3): 540−548 https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.200501

盐碱复合胁迫对水稻种子发芽的影响

Effects of mixed saline−alkali stress on germination of rice

中国生态农业学报(中英文). 2020, 28(4): 566−574 https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.190750

低氮胁迫对谷子苗期性状的影响和耐低氮品种的筛选

Effects of low nitrogen stress on foxtail millet seedling characteristics and screening of low nitrogen tolerant varieties

中国生态农业学报(中英文). 2020, 28(4): 523−534 https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.190847

微咸水灌溉对冬小麦叶片抗干热风能力的影响

Effect of brackish water irrigation on the resistibility of winter wheat leaf to dry−hot wind

中国生态农业学报(中英文). 2020, 28(10): 1609−1617 https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.200077

向日葵芽苗期离子对复合盐胁迫的响应

Ion response of sunflower at sprouting stage to mixed salt stress

中国生态农业学报. 2017, 25(5): 720−729 https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.160871

DOI: 10.13930/j.cnki.cjea.200664

董宏图, 解超杰, 侯佩臣, 李爱学, 王晓冬. 高盐胁迫下小麦幼苗离子吸收动态及耐盐性筛选[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2021, 29(4): 762−770
DONG H T, XIE C J, HOU P C, LI A X, WANG X D. Dynamic of ionic absorption and salt tolerance screening in wheat seedling under salt stress[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2021, 29(4): 762−770

高盐胁迫下小麦幼苗离子吸收动态及耐盐性筛选*

董宏图[1], 解超杰[2], 侯佩臣[1], 李爱学[1], 王晓冬[1**]

(1. 北京农业智能装备技术研究中心 北京 100097; 2. 中国农业大学农学院 北京 100193)

摘 要: 耐盐能力评价是小麦引种、筛选和育种的研究基础。为利用离子流检测技术快速筛选耐盐小麦品种提供依据, 本文以普通小麦耐盐品种‘德抗 961’和‘薛早’、中度耐盐材料 3D232、盐敏感品种‘辽春 10 号’和‘京 411’为试验材料, 利用动态离子流检测技术对 250 mmol·L^{-1} NaCl 胁迫下小麦苗期根部对 K^+、Na^+、Cl^-的吸收情况进行检测, 并对小麦生长性状及离子浓度变化进行测定, 以确立离子吸收与小麦耐盐性的关系。研究结果表明: 1)与无盐胁迫(CK)相比, 250 mmol·L^{-1} NaCl 胁迫 24 h 后, 盐敏感小麦品种‘辽春 10’和‘京 411’的 K^+由内流转变为外流, 中等耐盐材料 3D232 表现出 K^+外流速度减少, 耐盐品种‘德抗 961’和‘薛早’则表现出维持 K^+的内流或 K^+外流变为内流; Na^+均表现为胁迫后外排速度增大, 速度值区间由 13.86~46.88 pmol·cm^{-2}·s^{-1} 变为 61~150 pmol·cm^{-2}·s^{-1}; 相较 Na^+, Cl^-外排速度升高幅度较大, 其中‘辽春 10 号’外排量变化最大, 外排速度是胁迫前的 10 倍, Na^+、Cl^-外排速度变化与品种耐盐性无明显相关性。2)高盐胁迫下, 盐敏感小麦的根苗比降低, 耐盐小麦根苗比升高; 盐敏感小麦品种鲜重较 CK 显著下降, 耐盐小麦品种变化不显著。3)盐胁迫条件下, 耐盐及中等耐盐小麦品种, 根部及地上部 K^+含量较 CK 分别增加 57%~88%和 18%~112%, 盐敏感小麦则分别降低 40%~44%和 24%~42%; 耐盐小麦地上部 Na^+增加倍数小于盐敏感材料, 将更多的 Na^+阻隔在根部, 表现出了较好的区隔 Na^+能力。4)盐胁迫后 K^+流速与耐盐性评价指标根冠比变化量、鲜重变化率均呈高度的相关, 其拟合度分别为 0.972 和 0.832。250 mmol·L^{-1} NaCl 胁迫 24 h 后小麦根部成熟区 K^+流速可以作为小麦耐盐性筛选的重要生物标记。

关键词: 小麦; 盐胁迫; 离子流; 耐盐性; 动态离子流检测; 非损伤微测技术

中图分类号: S529 开放科学码(资源服务)标识码(OSID):

Dynamic of ionic absorption and salt tolerance screening in wheat seedling under salt stress*

DONG Hongtu[1], XIE Chaojie[2], HOU Peichen[1], LI Aixue[1], WANG Xiaodong[1**]

(1. Beijing Research Center of Intelligent Equipment for Agriculture, Beijing 100097, China; 2. College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

Abstract: Salt tolerance evaluation is the basis of wheat introduction, screening, and breeding. Salt stress damages plants mainly through osmotic stress, ion toxicity, and other processes. In this study, salt-sensitive varieties ‘Liaochun10’ and ‘Jing411’, moderately salt-tolerant breeding material 3D232, and highly salt-tolerant varieties ‘DK961’ and ‘Xuezao’ of

* 广东省重点领域研发计划项目(2019B020219003)和国家自然科学基金(32001410)资助
** 通信作者: 王晓冬, 主要研究方向为植物生理信号检测。E-mail: wangxd@nercita.org.cn
董宏图, 主要研究方向为植物离子吸收与养分利用。E-mail: donght@nercita.org.cn
收稿日期: 2020-08-11 接受日期: 2020-09-23

* This study was supported by the Key-Area Research and Development Program of Guangdong Province (2019B020219003), and the National Natural Science Fundation of China (32001410).
** Corresponding author, E-mail: wangxd@nercita.org.cn
Received Aug. 11, 2020; accepted Sep. 23, 2020

common wheat were used to analyze ion absorption, growth, and ion concentrations in seedlings under salt concentrations of 0 mmol·L^{-1} (CK) and 250 mmol·L^{-1} sodium chloride (NaCl). The ion flux and direction of potassium (K^+), sodium (Na^+), and chlorine (Cl^-) around the roots of five wheat lines with different salt tolerances were measured by applying dynamic ion detection techniques. The relationship between ion flux and wheat salt tolerance was established by studying the mechanism of wheat salt tolerance, which provided a scientific basis for the rapid selection of salt-tolerant varieties using dynamic ion detection technology. The main results were: 1) the detection of dynamic flux demonstrated that the circulation of K^+ changed from influx to efflux in the salt-sensitive wheat varieties ('Liaochun10' and 'Jing411') under salt treatment, whereas in the medium salt-tolerant variety (3D232), the efflux of K^+ decreased. For the salt-resistant varieties, K^+ efflux changed to influx ('Xuezao') or maintained K^+ influx ('DK961'). Na^+ efflux increased after stress, and the velocity range changed from 23−47 pmol·cm^{-2}·s^{-1} to 61–150 pmol·cm^{-2}·s^{-1}. Compared with Na^+, the Cl^- efflux increased, and 'Liaochun10' showed the largest change; the efflux was 10 times higher than that under CK. Na^+ and Cl^- efflux were not significantly correlated with salt tolerance. 2) Under salt stress, the root-seedling ratio of salt-sensitive wheat decreased, whereas that of salt-tolerant and mid-salt-tolerant wheat increased. The fresh weight of salt-sensitive wheat decreased significantly compared to CK, but the changes in salt-tolerant and mid-salt-tolerant wheat were not significant. 3) After salt stress, the content of K^+ in the roots and shoots of salt-tolerant and mid-salt-tolerant wheat increased by 57%–88% and 18%–112%, respectively, whereas in salt-sensitive wheat, it decreased by 40%–44% and 24%–42%, respectively. However, the Na^+ increase in the shoots of salt-tolerant wheat was less than that of salt-sensitive wheat, and more Na^+ was blocked in the roots. Salt-tolerant wheat was better able to separate Na^+. 4) Under salt stress, the K^+ flux was highly correlated with changes in the root-seedling ratio and the rate change of fresh weight, with correlation coefficients of 0.972 and 0.832, respectively. In conclusion, under high salt environments, salt-tolerant lines have a stronger ability to protect K^+, but K^+ can also be protected by regional Na^+ application and salt rejection mechanisms to enhance salt tolerance. The results of this study showed that K^+ flux in the mature zone of wheat roots can be used as a biomarker for wheat salt tolerance screening after 24 h of 250 mmol·L^{-1} NaCl stress.

Keywords: Wheat; Salt stress; Ion flux; Salt tolerance; Dynamic ion detection; Non-invasive micro-test technique (NMT)

土壤盐渍化是影响农作物生长和产量提高的重要非生物逆境之一, 严重制约着作物的生长发育[1]。据统计[2]全世界有超过 8 亿 hm^2 的土地受盐害影响, 约占世界总陆地面积的 7%, 这极大程度上降低了作物的产量。小麦(*Triticum aestivum*)作为一种淡土植物, 生长期易受到盐碱和水分等非生物因素影响[3-4], 因而, 筛选耐盐性较强的小麦品种对于合理利用盐碱地, 提高小麦产量具有重要意义。一直以来, 人们期望通过提高小麦的耐盐能力来解决盐害给农业生产带来的不良影响[4]。由于小麦的生理和遗传复杂性, 当前小麦耐盐鉴定还停留在对形态和生理指标的鉴定阶段, 如测定根冠比、生物量、离子含量等[5], 鉴定过程繁琐、周期长且重复性较差, 缺乏快速可靠的品种筛选技术是当前作物耐盐育种程序的瓶颈之一。

盐胁迫下植物能否维持体内的离子平衡对其适应高盐环境至关重要, 目前很多学者围绕盐胁迫下小麦的离子吸收情况开展了相关研究。Cuin 等[6]发现, *SOS1* 基因家族调控着小麦根部细胞 Na^+的一个主动外排过程, 耐盐小麦品种能够将 Na^+区域化到液泡中, 并且 Na^+外排活性最强, 盐敏感小麦中 Na^+大量聚集在根部细胞质中, 扰乱了细胞质的 Na^+/K^+平衡, 表明植物的耐盐性与其体内 Na^+的分布之间有一定的联系, 细胞质外排 Na^+是植物抵抗外界高盐环境的重要措施。以上研究表明在遭受盐害后根部维持离子平衡的能力可能是衡量植物耐盐性的一个重要特征, 但对于盐胁迫下小麦植株耐盐性强弱与哪种离子相关性最密切则鲜见报道。

非损伤微测技术(non-invasive micro-test technique, NMT)是一种离子流动态检测的技术, 该技术能够不接触被测样品, 通过在其表面进行活体、无损伤测量获取被测样本与外界离子的交互信息, 获取样品进出离子/分子的流动方向、速度等信息, 在保持样本完整度的同时, 揭示植物的生理生化机理[7]。该技术目前已被应用于植物耐盐性研究中, Sun 等[8]利用非损伤微测结合激光共聚焦技术, 研究了胡杨(*Populus euphratica*)细胞响应初始盐胁迫的生理机制, 建立了胡杨 K^+/Na^+平衡调控的盐胁迫信号通路; 马荣等[9]研究发现盐胁迫下根系 K^+外流及 Na^+过量积累导致小麦组织中 Na^+/K^+上升, 推断小麦根系对 K^+的保有能力可作为小麦耐盐性评价指标, 但该研究并未建立 K^+流速变化与耐盐性之间的关联。因此, 在前人及本实验室前期研究基础上, 本文使用动态离子流检测技术, 通过测定盐胁迫条件下 K^+、Na^+、Cl^-的流速变化, 分析这些离子与耐盐生理指标根苗比变化量、鲜重变化量的相关性, 选出与植物耐盐性强弱最为密切的离子流速作为评价小麦品种耐盐性强弱的生理标记, 为小麦的耐盐性研究、重要品

种资源的耐盐性无损鉴定提供技术支持, 进而加速小麦耐盐育种进程[10-11]。

1 材料和方法

1.1 试验材料

供试材料为不同耐盐性小麦品种/材料, 包括耐盐品种‘德抗 961’和‘薛早’, 中等耐盐材料 3D232, 盐敏感品种‘辽春 10 号’和‘京 411’。

1.2 试验方法

1.2.1 小麦幼苗的培养

取每种小麦种子 240 粒, 10% NaClO 室温下消毒 10 min, 蒸馏水冲洗 5~6 次, 分别放入 10 cm×10 cm×5 cm 的发芽盒中, 底部垫 1 张离子水浸湿的滤纸为宜, 置于 24 ℃的培养箱中黑暗催芽 24 h 后置于正常条件下培养, 光照周期 12 h/12 h, 温度周期 24 ℃/22 ℃, 待苗龄至 4 d, 将其转至改良的 1/2-Hoagland 营养液中, 置于光照培养箱中培养。待苗龄为 7 d 时, 以 1/2-Hoagland 营养液为对照(CK), 含 250 mmol·L^{-1} NaCl 的 1/2-Hoagland 营养液为处理, 每种小麦选取长势相同的幼苗 180 株, 每组 30 株, 每个处理 3 次重复, 24 h 后进行相关指标测定。

1.2.2 生长量测定

根/苗长测定: NaCl 胁迫 24 h 后, 将小麦幼苗从培养溶液中取出, 量取小麦根长和苗长, 称取植株鲜重, 每个小麦品种统计 10 株, 每组 3 个重复。

$$\text{根苗比}=\text{植物根长}/\text{植物苗长} \quad (1)$$

$$\text{根苗比变化量}=\text{对照组小麦根苗比}-\text{盐胁迫组小麦根苗比} \quad (2)$$

$$\text{盐胁迫后植株鲜重变化率}=(\text{对照组鲜重}-\text{盐胁迫组鲜重})/\text{正常条件生长小麦鲜重} \quad (3)$$

1.2.3 K^+、Na^+、Cl^-离子流的测定

采用植物微观动态离子流检测设备(BIO-IFDD-001)测定苗龄 8 d 对照和 250 mmol·L^{-1} NaCl 胁迫 24 h 的小麦根部成熟区离子流的变化情况[9-10]。取尖端直径 4~5 μm 的玻璃微电极, 从后端灌冲约 10 mm 的离子灌充液(K^+, 100 mmol·L^{-1} KCl; Cl^-, 100 mmol·L^{-1}KCl; Na^+, 250 mmol·L^{-1} NaCl), 通过灌装泵向电极的尖端灌充相应的 LIX (K^+,180 μm; Cl^-, 15~50 μm; Na^+, 15~50 μm)。将制作好的电极安装在氯化的 Ag/AgCl 电极固定架上, 使 Ag/AgCl 银丝前段浸入到灌充液中, 并将其连接到前置放大器上, 参比电极为固体电极。

离子流检测前, 对新灌制电极进行两浓度校正(K^+: 0.1, 1 mmol·L^{-1} KCl; Na^+: 0.5, 5 mmol·L^{-1} NaCl; Cl^-: 0.1, 1 mmol·L^{-1} KCl)。能斯特斜率符合 58±5 的电极用于检测。测量区域是距根尖 10 mm 左右的根系成熟区。将电极尖端置于距离根表面 10 μm 位置, 电极垂直于根表面进行两点往复移动, 获得两点的电压差, 两点移动距离为 30 μm, 每个样品稳定测量 10 min、8 个重复, 结果取每分钟流速平均值及总流速平均值[12]。

1.2.4 离子含量的测定

分别选取生长均匀一致的对照及处理小麦幼苗各 90 株, 将地上部、根分开并迅速用自来水冲洗后, 用去离子水冲洗 3 次, 用纸吸干表面水分, 称取鲜重。将处理好的苗子 105 ℃下杀青 15 min, 后 80 ℃下烘至恒重。将烘干后的材料研磨成粉末用于离子含量测定, 每个样本 3 个重复。K^+、Na^+离子含量检测参考王宝山等[13]的方法略做修改后进行。

1.3 数据分析

使用 Microsoft Excel 软件对数据进行整理, 采用 SAS 软件进行方差分析, Duncan 法进行多重比较, 使用 Origin 2019b 软件完成作图。

2 结果与分析

2.1 盐胁迫对小麦幼苗离子吸收的影响

2.1.1 对 K^+离子流的影响

耐盐小麦‘德抗 961’正常生长条件下 K^+为内流状态, 平均离子流速为–54.17 pmol·cm^{-2}·s^{-1}, 盐胁迫条件下 K^+ 流速变化不显著, 平均流速为–34.64 pmol·cm^{-2}·s^{-1}; ‘薛早’正常条件下 K^+内流, 平均离子流速为–2.36 pmol·cm^{-2}·s^{-1}, 盐胁迫 24 h 后 K^+内流速度显著增大, 平均流速为–14.41 pmol·cm^{-2}·s^{-1}。中等耐盐小麦 3D232 幼苗正常生长条件下 K^+外流, 平均离子流速为 42.90 pmol·cm^{-2}·s^{-1}, 胁迫后 K^+外流速度显著下降为 4.57 pmol·cm^{-2}·s^{-1}。与耐盐小麦相比, 盐敏感小麦‘辽春 10 号’和‘京 411’离子流速均由内流变为显著外流, 其中‘京 411’的流速受 NaCl 胁迫的影响最大, 流速从正常条件的 –44.20 pmol·cm^{-2}·s^{-1} 变为 116.86 pmol·cm^{-2}·s^{-1}, 相对外流速度增大了 161 pmol·cm^{-2}·s^{-1} (图 1)。同时, 从 K^+实时流速变化可看出, 在 10 min 离子动态测量中各小麦材料离子流速相对稳定(图 2), 并未出现离子流速随时间逐渐升高或降低的现象, 说明对离子流速平均值的计算可以代表离子的实时吸收状态。在盐胁迫条件下, 耐盐小麦材料保 K^+能力高于盐敏感材料, 且耐盐能力越高, 钾离子流失量越少。

2.1.2 对 Na^+离子流的影响

对照条件下小麦幼苗根系均表现为 Na^+外排, 除‘薛早’Na^+外排速度较小外, 其他 4 个小麦品种

Na^+外排速度差异不显著(图 3)。平均流速为 13.86~46.88 pmol·cm^{-2}·s^{-1}。同时, 从Na^+实时流速变化情况可以看出(图 4A), 在 10 min 离子动态测量中Na^+离子流速呈震荡外排状态, 外排趋势稳定。与对照相比, NaCl 胁迫 24 h 使Na^+外排速度均显著升高, ‘德抗 961’ ‘薛早’ ‘3D232’ ‘辽春 10 号’和‘京 411’外排平均流速分别提高到 61.19 pmol·cm^{-2}·s^{-1}、112.54 pmol·cm^{-2}·s^{-1}、81.36 pmol·cm^{-2}·s^{-1}、150.70 pmol·cm^{-2}·s^{-1}和 74.11 pmol·cm^{-2}·s^{-1}, 其中‘辽春 10 号’外流速度变化最大, 平均流速比对照增加 104.5 pmol·cm^{-2}·s^{-1}, ‘薛早’次之, 平均流速增大了 88.68 pmol·cm^{-2}·s^{-1}。同时盐胁迫后Na^+实时离子流速呈震荡变弱、比较平缓的外排状态(图 4B)。结果表明, 高盐胁迫会提高小麦幼苗Na^+外排速度, 但外排速度变化量大小与材料的耐盐性强弱并不一致。

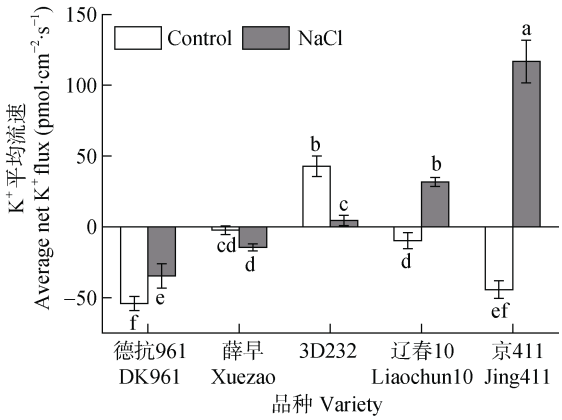

图 1　250 mmol·L^{-1} NaCl 胁迫 24 h 对不同耐盐性小麦品种幼苗根系 K^+平均流速的影响

Fig. 1　Average K^+ fluxes in seedling roots of wheat varieties with different salt tolerance after 250 mmol·L^{-1} NaCl stress for 24 hours

不同小写字母表示不同品种及两个处理间差异显著(P<0.05)。Different lowercase letters indicate significant differences among different varieties and NaCl treatments at P<0.05 level.

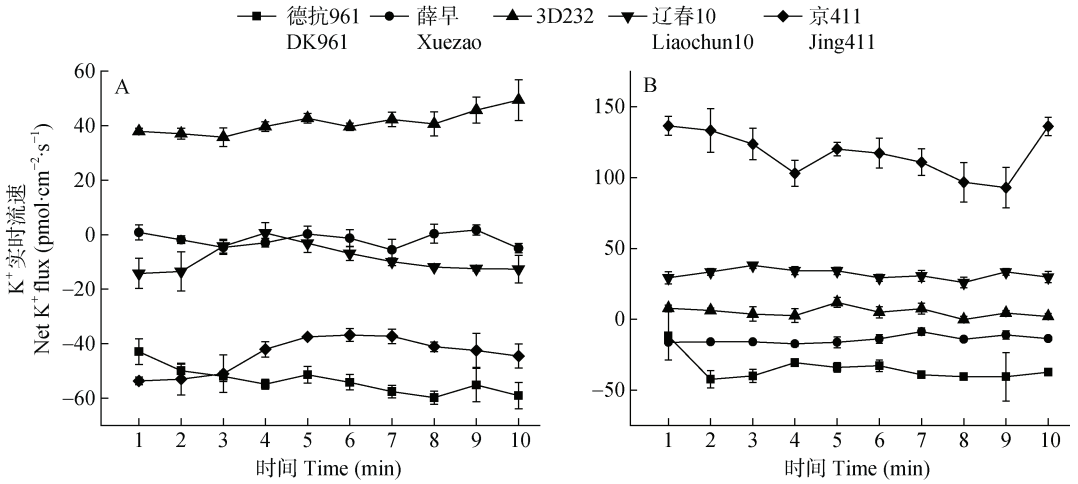

图 2　250 mmol·L^{-1} NaCl 胁迫 24 h 后不同耐盐性小麦品种幼苗根系 K^+流速的变化

Fig. 2　Change of K^+ fluxes in seedling roots of wheat varieties with different salt tolerance after 250 mmol·L^{-1} NaCl stress for 24 hours

A 图为对照的 K^+流速, B 图为 250 mmol·L^{-1} NaCl 胁迫 24 h 后的 K^+流速。每株小麦幼苗持续测定 10 min, 每一点均为≥3 个重复的平均值。当流速值为负时, 表示根吸收离子, 反之为释放离子。Fig. A shows the K^+ flux of the control, fig. B shows the K^+ flux after 250 mmol·L^{-1} NaCl stress for 24 h. Each seedling is measured for 10 min, and each value is an average of ≥3 replicates. When the flux is negative, it means that the root absorbs ions, and vice versa.

2.1.3　对 Cl^-离子流的影响

相对于Na^+的外排速度, 盐胁迫处理 24 h 的Cl^-外流速度变化更大(图 5、图 6)。正常条件下小麦幼苗根系对Cl^-均表现为少量外排, 平均流速: ‘德抗 961’为 205.75 pmol·cm^{-2}·s^{-1}、‘薛早’为 110.58 pmol·cm^{-2}·s^{-1}、3D232 为 55.21 pmol·cm^{-2}·s^{-1}、‘辽春 10 号’为 581.90 pmol·cm^{-2}·s^{-1}、‘京 411’为 444.52 pmol·cm^{-2}·s^{-1}, 耐盐及中等耐盐小麦流速无明显差异。除‘辽春 10 号’呈现震荡外排外, 其余 4 种小麦材料均呈平稳外排(图 6A)。盐胁迫条件下所有小麦的Cl^-外排速度均显著提高, 分别为: ‘德抗 961’ 2234.64 pmol·cm^{-2}·s^{-1}、‘薛早’ 1108.04 pmol·cm^{-2}·s^{-1}、3D232 1335.14 pmol·cm^{-2}·s^{-1}、‘辽春 10 号’ 6066.18 pmol·cm^{-2}·s^{-1}、‘京 411’ 1080.97 pmol·cm^{-2}·s^{-1}, 外排速度分别是对照的 10.86 倍、10.02 倍、24.18 倍、10.42 倍和 2.43 倍, 变化幅度最大的为 3D232, 幅度最小的为盐敏感小麦‘京 411’, 其余 3 种材料变化基本一致。表明盐胁迫会导致Cl^-大量积累, 但Cl^-变化大小与小麦耐盐性之间无明显一致性。

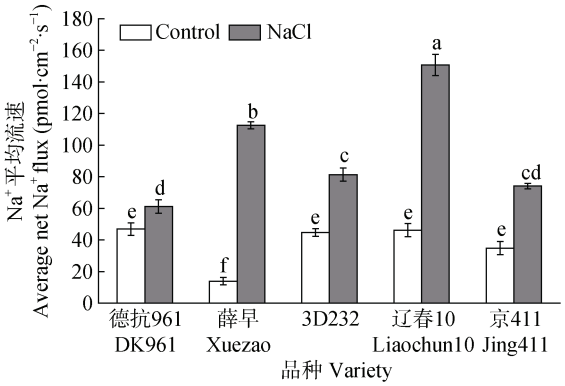

图 3 250 mmol·L^{-1} NaCl 胁迫 24 h 对不同耐盐性小麦品种幼苗根系 Na$^+$平均流速的影响

Fig. 3 Average Na^+ fluxes in seedling roots of wheat varieties with different salt tolerance after 250 mmol·L^{-1} NaCl stress for 24 hours

不同小写字母表示不同品种及两个处理间差异显著(P<0.05)。Different lowercase letters indicate significant differences among different varieties and NaCl treatments at P<0.05 level.

2.2 盐胁迫对小麦幼苗生长性状的影响

2.2.1 对根苗比的影响

植物幼苗的根苗比是衡量耐盐性的一个重要指标[14]。通过测定, 盐胁迫对 5 种小麦幼苗根苗比影响显著(图 7A)。NaCl 胁迫引起了耐盐小麦‘德抗 961’ ‘薛早’及中等耐盐小麦 3D232 根苗比显著上升, 其中 3D232 根苗比提高幅度最大, 相较于对照提高 41%; 盐敏感小麦‘辽春 10 号’ ‘京 411’根苗比显著下降, ‘京 411’下降最多, 比对照降低 26%。总体上, 盐胁迫对盐敏感小麦根苗比的抑制显著高于耐盐小麦。

2.2.2 对鲜重的影响

与对照相比, 盐胁迫降低了小麦幼苗的鲜重(图 7B)。从总体趋势上看, 盐胁迫对耐盐小麦鲜重降低的幅度小于盐敏感材料, 耐盐及中等耐盐小麦盐胁迫下植株鲜重下降不显著, 而盐敏感小麦在盐胁迫条件下鲜重较对照显著下降。其中, ‘3D232’胁迫前后植株鲜重基本保持不变, ‘德抗 961’和‘薛早’小幅降低, 盐敏感小麦‘辽春 10 号’和‘京 411’鲜重较对照分别降低 19%和 29%。

2.3 对 K$^+$、Na$^+$含量的影响

NaCl 胁迫条件下, 耐盐小麦‘德抗 961’和‘薛早’根部 K^+含量升高, 与对照相比分别提高 57%和 88%; 中等耐盐小麦 3D232, 盐胁迫后 K^+含量提高 81%。与之相反, 盐敏感小麦盐胁迫后根部 K^+含量均显著降低, ‘辽春 10 号’和‘京 411’分别降低 44%和 40%(图 8B)。地上部盐胁迫前后 K^+变化情况与根部基本一致, ‘德抗 961’ ‘薛早’、3D232 分别提高 18%、112%和 52%; ‘辽春 10 号’ ‘京 411’分别降低 24%和 42%(图 8A)。耐盐及中等耐盐小麦盐胁迫条件下维持了体内较高的 K^+含量。

NaCl 胁迫下 5 种材料根部、地上部 Na^+含量均显著增加。‘德抗 961’ ‘薛早’、3D232、‘辽春 10 号’ ‘京 411’地上部 Na^+含量依次增加了 40 倍、9 倍、27 倍、77 倍和 56 倍(图 8C), 根部 Na^+含量依次增加了 37 倍、63 倍、38 倍、27 倍和 34 倍(图 8D)。耐盐小麦表现出了较好的区隔 Na^+能力, ‘德抗 961’ ‘薛早’和 3D232 地上部 Na^+增加倍数小于盐敏感材料, 将更多的 Na^+保存在根部, 降低了盐胁迫对小麦叶片的伤害, 而盐敏感小麦地上部 Na^+含量增加倍数显著高于其根部。

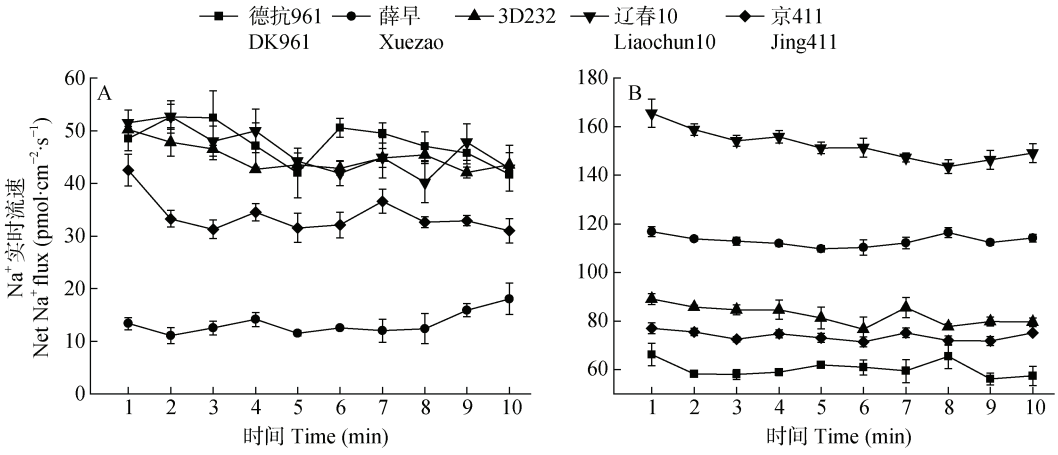

图 4 250 mmol·L^{-1} NaCl 胁迫 24 h 后不同耐盐性小麦品种幼苗根系 Na$^+$流速的变化

Fig. 4 Change of Na^+ fluxes in seedling roots of wheat varieties with different salt tolerance after 250 mmol·L^{-1} NaCl for 24 hours

A 图为对照的 Na^+流速, B 图为 250 mmol·L^{-1} NaCl 胁迫 24 h 的 Na^+流速。每株小麦幼苗持续测定 10 min, 每一点均为≥3 个重复的平均值。当 Flux 值为负时, 表示根吸收离子, 反之为根释放离子。Fig. A shows the Na^+ flux of control; fig. B shows the Na^+ flux after 250 mmol·L^{-1} NaCl stress for 24 h. Each seedling was measured for 10 min, and each value was an average of ≥3 replicates. When the flux is negative, it means that the root absorbs ions and vice versa.

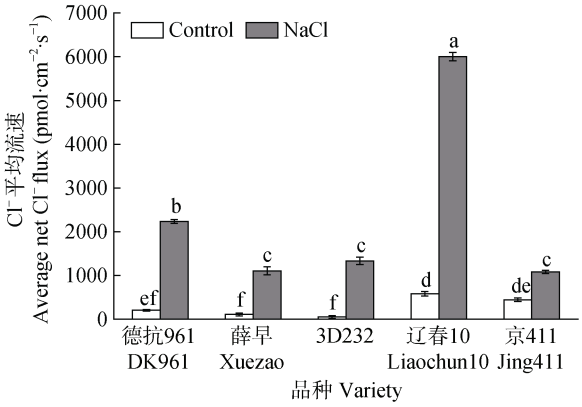

图 5　250 mmol·L^{-1} NaCl 胁迫 24 h 对不同耐盐性小麦品种幼苗根系 Cl$^-$平均流速的影响

Fig. 5　Average Cl$^-$ fluxes in seedling roots of wheat varieties with different salt tolerance after 250 mmol·L^{-1} NaCl stress for 24 hours

不同小写字母表示不同品种及两个处理间差异显著(P<0.05)。Different lowercase letters indicate significant differences among different varieties and NaCl treatments at P<0.05 level.

2.4　生物变化量与盐胁迫后 K$^+$离子流速的相关性

通过对 K$^+$、Na$^+$、Cl$^-$流速进行测量，与对照相比，盐胁迫下 K$^+$流速变化与 5 种小麦耐盐性强弱较为一致，为了验证结果的准确性，我们对盐胁迫条件下 K$^+$流速与根苗比变化量及植株鲜重变化量之间的关系进行相关性分析，确定高盐胁迫条件下 K$^+$流速作为衡量小麦耐盐性强弱指标的可靠性。

根苗比变化量与盐胁迫条件下 K$^+$流速呈高度的相关，拟合度达 0.972，小麦幼苗的根苗比的变化量与盐胁迫引起的 K$^+$流速变化趋势基本一致，表明盐胁迫条件下的 K$^+$流速可作为衡量小麦耐盐性的评价标准(图 9A)。

根苗比变化量与盐胁迫条件下 K$^+$流速呈高度的相关，其拟合度达 0.832。表明盐胁迫条件下 K$^+$的流速与植物耐盐性强弱具有较好的一致性，可以作为衡量小麦耐盐性的评价指标(图 9B)。

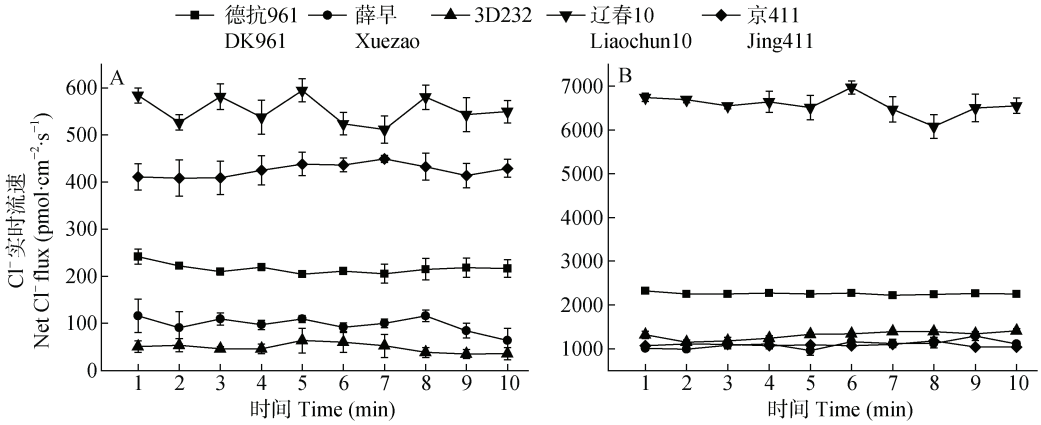

图 6　250 mmol·L^{-1} NaCl 胁迫 24 h 后不同耐盐性小麦品种根系 Cl^{-1} 流速的变化

Fig. 6　Change of Cl$^-$ fluxes in seedling roots of wheat varieties with different salt tolerance after 250 mmol·L^{-1} NaCl stress for 24 hours

A 图为对照的 Cl$^-$流速, B 图为 250 mmol·L^{-1} NaCl 胁迫 24 h 后的 Cl$^-$流速。每株小麦幼苗持续测定 10 min，每一点均为≥3 个重复的平均值。当 Flux 值为负时，表示根吸收离子，反之为释放离子。Fig. A shows the Cl$^-$ flux of the control, fig. B shows the Cl$^-$ flux after 250 mmol·L^{-1} NaCl stress for 24 h. Each seedling was measured for 10 min, and each point was an average of ≥3 replicates. When the flux is negative, it means that the root absorbs ions and vice versa.

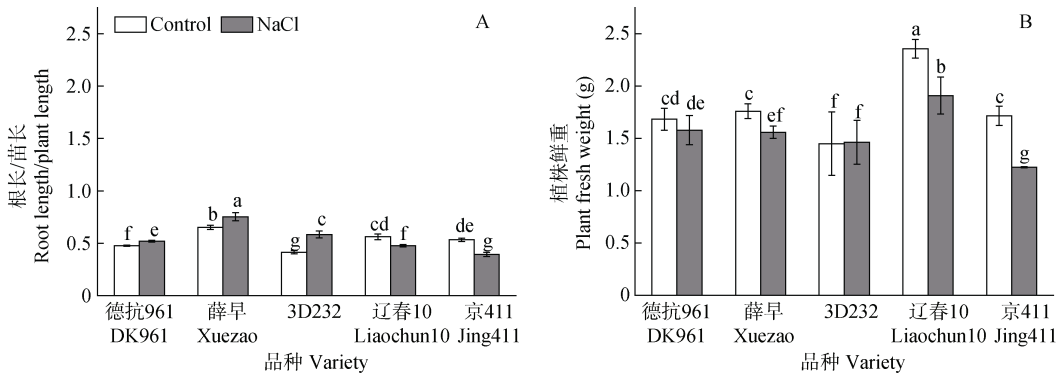

图 7　250 mmol·L^{-1} NaCl 胁迫 24 h 对不同耐盐性小麦品种幼苗根苗比和植株鲜重的影响

Fig. 7　Effects of 250 mmol·L^{-1} NaCl stress for 24 hours on the root-seedling ratio and fresh weight of wheat varieties with different salt tolerance

不同小写字母表示不同品种及两个处理间差异显著(P<0.05)。Different lowercase letters indicate significant differences among different varieties and NaCl treatments at P<0.05 level.

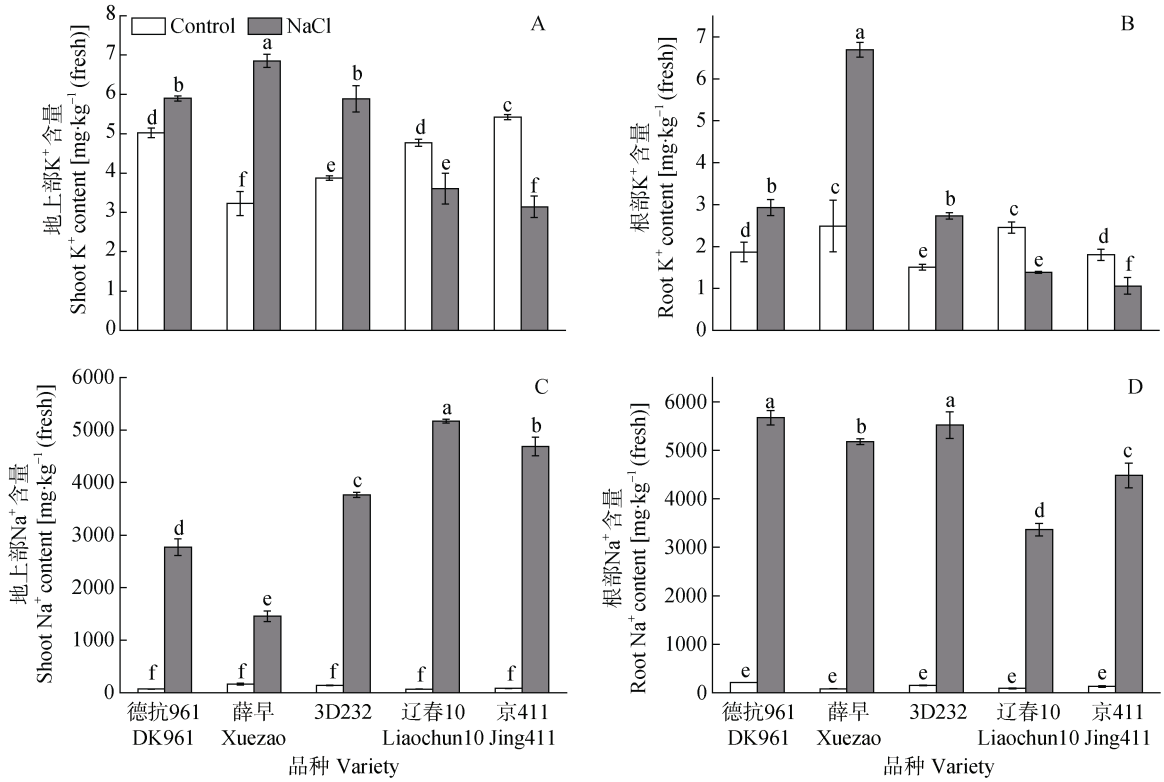

图 8　250 mmol·L^{-1} NaCl 胁迫 24 h 对不同耐盐性小麦品种幼苗地上部和根部 K$^+$和 Na$^+$含量的影响

Fig. 8　Effects of 250 mmol·L^{-1} NaCl stress for 24 hours on contents of K$^+$ and Na$^+$ of seedlings of wheat varieties with different salt tolerance

不同小写字母表示品种及两个处理间差异显著(P<0.05)。Different lowercase letters indicate significant differences among different varieties and NaCl treatments at 0.05 level.

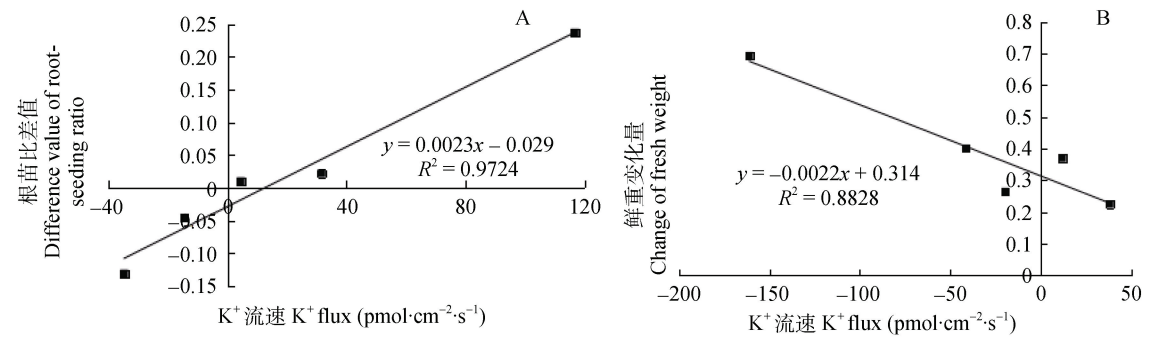

图 9　NaCl 胁迫后小麦幼苗 K$^+$流速与根苗比之差(A)和植株鲜重变化量(B)的相关性

Fig. 9　Correlation between K$^+$ fluxes after NaCl stress and changes in root-seedling ratio (A) and fresh weight (B) of wheat seedlings

3　讨论与结论

由于高盐胁迫环境破坏了植物细胞膜的完整性，抑制了多种酶的活性，降低了元素的吸收与转运，打破了植物体内的离子平衡[15]。植物在受到盐胁迫后，会通过离子平衡调节、渗透调节等途径来减少对植物体的伤害[16]。

本试验利用动态离子流检测技术测量了不同耐盐小麦对 K$^+$、Na$^+$、Cl$^-$的吸收情况。检测发现，盐敏感小麦品种(‘辽春 10 号’和‘京 411’)在盐胁迫下 K$^+$表现为外流趋势，而对照表现为 K$^+$内流。与盐敏感小麦不同，耐盐小麦在高盐条件下则表现为 K$^+$外流速度降低(3D232)、内流速度增大(‘薛早’)，或维持 K$^+$的内流(‘德抗 961’)。表明盐胁迫下，耐盐植物通过吸收或保持体内 K$^+$浓度，维持体内渗透压，降低盐胁迫对自身的危害，这与 Cuin 等[17]研究证实的盐胁迫下小麦体内 K$^+$的流失幅度大于耐盐品种这一变化特点基本一致。同时相关性分析表明，植株耐盐性评价重要指标生长指标——根冠比变化量及鲜重变化率与盐胁迫 K$^+$离子流速变化量具有较好的一致性，相关系数分别为 0.972 和 0.832。由以上两个结

果表明, 盐胁迫后 K^+离子流速可以用来作为衡量小麦耐盐性高低的评价标准。而 Na^+、Cl^-在正常及盐胁迫条件下的离子流速与小麦耐盐性强弱之间并无明显的一致性, 不同耐盐性的小麦对 Na^+、Cl^-的吸收表现出相同变化趋势, 即对照条件下少量外排, 高盐胁迫下 Na^+、Cl^-离子大量外排, 但小麦材料耐盐性强弱与外流速度大小之间无明显关联, 无法根据盐胁迫下 Na^+、Cl^-外流速度的大小判断各小麦材料之间耐盐性的强弱。

通过研究植株体内盐胁迫下 K^+、Na^+变化, 发现高盐胁迫下耐盐小麦体内的 K^+含量升高, 盐敏感小麦的 K^+含量降低; 无论正常条件下还是盐胁迫下, 耐盐及中等耐盐小麦地上部的 K^+含量均高于根部, 说明在盐胁迫条件下, 植物体通过维持地上部较高的 K^+含量, 以减少盐胁迫对植物生长和光合作用的影响, 这与前人研究证实植株能否维持地上部较高的 K^+是决定植物耐盐性主要因子的观点基本一致[18]。同时, 这一结果与动态离子流检测中, 耐盐及中等耐盐小麦盐胁迫条件下表现为 K^+外排速度减小或保持内流的结果基本一致, 证明了耐盐小麦维持体内较高的 K^+浓度主要是通过维持 K^+的吸收速度来实现的[19]。对不同耐盐小麦 Na^+含量比较, 无论耐盐还是盐敏感小麦都不能阻止 Na^+从根向地上部运输, 但耐盐及中等耐盐小麦地上部 Na^+增加倍数小于盐敏感材料, 根部增加量大于盐敏感小麦, 说明耐盐小麦根系具有一定的截留 Na^+作用, 使更多的 Na^+保存于植物根中, 减少对叶片的伤害, 这可能是由于耐盐小麦能够通过 Na^+/H^+逆向转运蛋白将过多的 Na^+区隔在液泡中实现的[20]。而盐敏感小麦由于体内较低的 K^+含量、高浓度的 Na^+含量, 导致细胞内 K^+/Na^+比值下降, 抑制了液泡膜上 H^+-PPase 活性和 H^+跨液泡膜的运输, 进而阻碍 Na^+在液泡内的积累。这与前人证明的限制 Na^+吸收、增加 Na^+外排, 同时保证 K^+的吸收, 维持细胞质较高的 K^+/Na^+比是植物抗盐性关键指标的研究结果基本一致[21], 这可能是耐盐小麦达到较高 K^+/Na^+比值的途径之一[22]。由于地上部对 Na^+的反应更为敏感, 使盐敏感小麦在高盐环境下不能维持正常生长, 加剧了高盐胁迫对植物的毒害作用。

研究中发现, 不同耐盐性小麦在高盐胁迫下, 体内 Na^+含量表现出明显的差异, 但离子流检测并未表现出明显的差异性, 这可能是盐胁迫条件下由于 Na^+和 K^+具有相似的离子半径和水合能, 竞争结合 K^+跨膜转运载体进入植物体内[23], 而耐盐小麦的转运载体对 K^+更为敏感, 进而阻止大量的 Na^+进入小麦根中, 使耐盐小麦体内 Na^+含量小于盐敏感小麦。这与 Yang 等[24]研究中, 高盐环境下植物通过限制 Na^+摄取、增加 Na^+外排和细胞内 Na^+的区隔化来降低细胞内 Na^+积累的结果一致。说明耐盐性强的小麦材料虽然未表现出比盐敏感小麦强的 Na^+外排能力, 但由于拒盐作用使其体内 Na^+含量低于盐敏感小麦。耐盐小麦具备较强的拒 Na^+、Na^+区隔化及保 K^+能力是其具备强耐盐性的主要原因。

本研究以耐盐小麦品种‘德抗 961’ ‘薛早’, 中等耐盐小麦材料 3D232, 盐敏感小麦品种‘辽春 10 号’和‘京 411’为试验材料, 以 250 mmol·L^{-1} NaCl 为胁迫条件, 研究了根系对 K^+、Na^+、Cl^-吸收状态与苗期小麦耐盐性之间的相关性。结果表明, 耐盐性强的小麦品种/材料具有强的保 K^+能力, 同时小麦幼苗除了具有 Na^+区域化的现象, 还具有拒盐能力。动态离子流检测技术可以作为一种新的技术应用于耐盐小麦品种的筛选及耐盐育种中。本研究结果表明, 可以利用 250 mmol·L^{-1} NaCl 胁迫 24 h 条件下的小麦根部成熟区 K^+流速进行小麦耐盐性鉴定。

参考文献 References

[1] JAFAR M Z, FAROOQ M, CHEEMA M A, et al. Improving the performance of wheat by seed priming under saline conditions[J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2012, 198(1): 38–45

[2] 杨帆, 魏晓岑, 张士超, 等. 不同甜高粱品种萌发期抗盐和抗旱性比较[J]. 植物生理学报, 2015, 51(10): 1604–1610
YANG F, WEI X C, ZHANG S C, et al. Comparison on salt and drought resistances of different varieties of *Sorghum bicolor* at germination stage[J]. Plant Physiology Journal, 2015, 51(10): 1604–1610

[3] GUPTA B, HUANG B R. Mechanism of salinity tolerance in plants: physiological, biochemical, and molecular characterization[J]. International Journal of Genomics, 2014, 2014: 701596

[4] GURMANI A R, KHAN S U, MABOOD F, et al. Screening and selection of synthetic hexaploid wheat germplasm for salinity tolerance based on physiological and biochemical characters[J]. International Journal of Agriculture and Biology, 2014, 16(4): 681–690

[5] 赵俊香, 任翠梅, 吴凤芝, 等. 16 份菊芋种质苗期耐盐碱性筛选与综合鉴定[J]. 中国生态农业学报, 2015, 23(5): 620–627
ZHAO J X, REN C M, WU F Z, et al. Comprehensive identification of saline-alkaline tolerance of 16 Jerusalem artichoke accessions at seedling stage[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2015, 23(5): 620–627

[6] CUIN T A, BOSE J, STEFANO G, et al. Assessing the role of root plasma membrane and tonoplast Na^+/H^+ exchangers in

salinity tolerance in wheat: in planta quantification methods[J]. Plant, Cell & Environment, 2011, 34(6): 947–961

[7] 李静, 韩庆庆, 段丽婕, 等. 非损伤微测技术在植物生理学研究中的应用及进展[J]. 植物生理学报, 2014, 50(10): 1445–1452
LI J, HAN Q Q, DUAN L J, et al. Applications and advances of non-invasive micro-test technique in plant physiology researches[J]. Plant Physiology Journal, 2014, 50(10): 1445–1452

[8] SUN J, ZHANG C L, DENG S R, et al. An ATP signalling pathway in plant cells: extracellular ATP triggers programmed cell death in *Populus euphratica*[J]. Plant, Cell & Environment, 2012, 35(5): 893–916

[9] 马荣, 王成, 马庆, 等. 向日葵芽苗期离子对复合盐胁迫的响应[J]. 中国生态农业学报, 2017, 25(5): 720–729
MA R, WANG C, MA Q, et al. Ion response of sunflower at sprouting stage to mixed salt stress[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2017, 25(5): 720–729

[10] MA D M, XU W R, LI H W, et al. Co-expression of the *Arabidopsis* SOS genes enhances salt tolerance in transgenic tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.)[J]. Protoplasma, 2014, 251(1): 219–231

[11] CHEN Z, NEWMAN I, ZHOU M, et al. Screening plants for salt tolerance by measuring K^+ flux: a case study for barley[J]. Plant, Cell & Environment, 2005, 28(10): 1230–1246

[12] LU Y J, LI N Y, SUN J, et al. Exogenous hydrogen peroxide, nitric oxide and calcium mediate root ion fluxes in two non-secretor mangrove species subjected to NaCl stress[J]. Tree Physiology, 2013, 33(1): 81–95

[13] 王宝山, 赵可夫. 小麦叶片中 Na、K 提取方法的比较[J]. 植物生理学通讯, 1995, 31(1): 50–52
WANG B S, ZHAO K F. Comparison of extractive methods of Na and K in theat leaves[J]. Plant Physiology Communications, 1995, 31(1): 50–52

[14] 付长方, 张海艳. 盐胁迫对玉米种子萌发、幼苗叶绿素含量和渗透势的影响[J]. 山东农业科学, 2015, 47(5): 27–30
FU C F, ZHANG H Y. Effects of salt stress on seed germination and seedling chlorophyll content and osmotic potential of maize[J]. Shandong Agricultural Sciences, 2015, 47(5): 27–30

[15] 李焕勇, 唐晓倩, 杨秀艳, 等. NaCl 处理对西伯利亚白刺幼苗中矿质元素含量的影响[J]. 植物生理学报, 2017, 53(12): 2125–2136
LI H Y, TANG X Q, YANG X Y, et al. Effects of Na Cl stress on mineral element contents in *Nitraria sibirica* seedlings[J]. Plant Physiology Journal, 2017, 53(12): 2125–2136

[16] SHABALA S, SHABALA L. Ion transport and osmotic adjustment in plants and bacteria[J]. Biomolecular Concepts, 2011, 2(5): 407–419

[17] CUIN T A, BETTS S A, CHALMANDRIER R, et al. A root's ability to retain K^+ correlates with salt tolerance in wheat[J]. Journal of Experimental Botany, 2008, 59(10): 2697–2706

[18] WHITE P J, TESTER M A. Potassium channels from the plasma membrane of rye roots characterized following in halophyte Puccinellia tenuiflora under salt stress[J]. Acta physiologiae plantarum, 2015, 37 (5) :100-110

[19] GUPTA B, HUANG B R. Mechanism of salinity tolerance in plants: physiological, biochemical, and molecular characterization[J]. International Journal of Genomics, 2014, 2014: 701596

[20] ZHU J K. Genetic analysis of plant salt tolerance using *Arabidopsis*[J]. Plant Physiology, 2000, 124(3): 941–948

[21] ZHU J K. Regulation of ion homeostasis under salt stress[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2003, 6(5): 441–445

[22] SATHEE L, SAIRAM R K, CHINNUSAMY V, et al. Differential transcript abundance of salt overly sensitive (SOS) pathway genes is a determinant of salinity stress tolerance of wheat[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2015, 37(8): 1–10

[23] 李晓院, 解莉楠. 盐胁迫下植物 Na^+调节机制的研究进展[J]. 生物技术通报, 2019, 35(7): 148–155
LI X Y, XIE L N. Research progress in Na^+ regulation mechanism of plants under salt stress[J]. Biotechnology Bulletin, 2019, 35(7): 148–155

[24] YANG Y Q, GUO Y. Elucidating the molecular mechanisms mediating plant salt-stress responses[J]. New Phytologist, 2018, 217(2): 523–539