

# 绒毛白蜡根区局部盐胁迫对其生长的影响

段丽君, 李国元\*, 汪殿蓓

(湖北工程学院生命科学技术学院, 湖北孝感 432000)

**摘要:** 绒毛白蜡 (*Fraxinus velutina*) 是滨海盐渍区主要的植被和园林绿化乔木, 其发达的根系易受土壤盐分异质性的影响。为探索局部盐胁迫对其生长的影响, 采用分根培养桶对幼苗进行局部盐胁迫处理, 分析幼苗的生长特征、光合特性、根系分布和离子积累。结果表明, 局部低盐胁迫处理的幼苗生长量显著高于均匀盐胁迫和局部高盐胁迫处理; 虽然局部高盐胁迫对叶片的水势无影响, 但是显著降低了叶片的气孔导度、光合速率和蒸腾速率。局部盐胁迫处理中, 无盐胁迫区的根系生物量显著高于盐胁迫区; 与均匀盐胁迫相比, 局部盐胁迫能够显著降低叶片中  $\text{Na}^+$  的含量, 增加  $\text{K}^+/\text{Na}^+$ 。虽然绒毛白蜡的生长在局部盐胁迫条件下受到抑制, 且局部盐分越高抑制越强, 但生长量与均匀盐胁迫相比显著增高。在局部盐胁迫条件下, 细根在无胁迫区的补偿性生长能够提供叶片所需水分, 降低叶片中  $\text{Na}^+$  的积累, 增加  $\text{K}^+$  含量, 缓解了盐胁迫的不利影响。

**关键词:** 绒毛白蜡; 分根; 局部盐胁迫; 生物量; 根系分布; 离子积累

**中图分类号:** S 68

**文献标志码:** A

**文章编号:** 0513-353X (2018) 10-1989-10

## Effect of Partial Root-zone Salt Stress on Velvet Ash (*Fraxinus velutina*) Growth

DUAN Lijun, LI Guoyuan\*, and WANG Dianbei

(Institute of Biological Technology and Sciences, Hubei Engineering University, Xiaogan, Hubei 432000, China)

**Abstract:** Velvet ash (*Fraxinus velutina*) is widely planted in the coastal saline land for vegetation construction. Salt distribution in saline soil usually is un-uniform, so velvet is affected by the heterogeneous soil salinity due to its large root system. In this study, the growth character, photosynthesis parameters, root distribution and leaf ion accumulation of velvet ash seedlings were analyzed by the split root pots method under partial root-zone salt stress. The results showed that, growth of velvet ash seedlings under partial low salt stress was significantly higher than that of the uniform salt stress and partial high salt stress. There was no effect of partial high salt stress on the leaf water potential, but leaf stomatal conductance, net photosynthetic rate and transpiration rate were significantly lower than the control. Root biomass, especially the fine root biomass, in the salt-free stressed zone was significantly higher than that of the salt stress zone. Compared with uniform salt stress, partial salt stress had significantly reduced leaf  $\text{Na}^+$  content and increased the  $\text{K}^+/\text{Na}^+$ . The growth of velvet ash seedlings was inhibited with partial salt stress,

**收稿日期:** 2018-05-16; **修回日期:** 2018-09-24

**基金项目:** 国家自然科学基金项目 (31370302); 湖北省教育厅科学研究计划指导性项目 (B2017166); 湖北工程学院小城镇科研项目 (2016k001)

\* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: 46362782@qq.com)

and the higher of salinity in one part, the lower of growth rate, while biomass was significantly higher than the uniform salt stress. Under partial salt stress, the compensatory growth of fine root in the salt-free stress zone could obtain more water, reduce leaf  $\text{Na}^+$  accumulation and increase leaf  $\text{K}^+$  content to alleviate the salt stress.

**Keywords:** velvet ash; *Fraxinus velutina*; split root; partial salt stress; biomass; root distribution; ion accumulation

滨海地区分布着大面积的滨海盐渍土, 由于质地粘重, 含盐量较高, 加之淡水资源缺乏, 导致植物生长困难, 其园林绿化受到很大限制。滨海重盐碱地的绿化工程通常采用客土法, 但是因成本高难以大面积应用。研究表明, 在盐分含量相同而非均匀分布的条件下, 植物的生长优于盐分均匀分布(董合忠, 2012)。若采用局部淡化或者部分客土的方法实现滨海重盐碱地苗木的正常生长, 将为盐碱地的低成本绿化提供技术支撑。

盐渍土中盐分的空间分布是非均匀的, 具有空间异质性(Yao & Yang, 2010; Yin et al., 2017)。在盐分非均匀分布的土壤中, 合理的根系分布策略可以提高植物对盐生环境的耐受能力(Galvan-Ampudia & Testerink, 2011)。盐生植物在盐分非均匀分布的土壤中可以调整根系的分配格局, 避开含盐量较高的土壤斑块, 以提高耐受能力(Sonneveld & Krejij, 1999; Bazihizina et al., 2009); 研究表明, 盐水分根差异灌溉能显著提高黄瓜(*Cucumis sativus*)产量(Jokinen et al., 2011)。在根区土壤总盐分含量不变的情况下, 盐分差异分布处理可以显著降低棉花(*Gossypium hirsutum*)盐害程度, 促进出苗和成活(董合忠, 2012)。大洋洲滨藜(*Atriplex nummularia*)在不均匀的盐分中植株的生长量高于含盐量相等的均匀分布处理, 盐分的差异化分布促进植物的生长(Bazihizina et al., 2009), 其生长量由两侧盐浓度的根系生物量加权平均值决定, 而非取决于两侧盐分的算术平均值(Bazihizina et al., 2012a)。枸杞(*Lycium chinense*)的细根在低盐区大量增殖可以降低盐胁迫程度(Feng et al., 2017)。小麦(*Triticum aestivum*)在局部盐胁迫条件下, 无盐胁迫一侧根系有明显的补偿生长, 根系的生物量比盐胁迫一侧根系增加2倍以上, 显著缓解了盐胁迫(杨婷等, 2014)。

盐分的差异分布导致土壤水势的空间异质性, 影响植物对水分的吸收。在盐分非均匀分布条件下, 植物的水分供应主要来自于盐分较低的区域(Homae & Schmidhalter, 2008; Reef et al., 2015); 同时, 植物体内的水分会发生再分配, 由低盐区域的根系的向高盐区域的根系转移(Hao et al., 2009)。

根区盐分差异分布条件下, 植物叶片中的离子积累较均匀盐分的处理低。在异质盐分的条件下, 棉花的根系在高盐侧吸收大量盐分, 转运到低盐一侧的根系积累, 提高了低盐侧根系的渗透压, 增强了吸水能力。在器官水平上, 根区盐分差异分布诱导盐离子的区隔化分布, 根系的  $\text{Na}^+$ 增多, 而地上部  $\text{Na}^+$ 显著减少, 降低离子毒害; 在细胞水平上, 高盐一侧通过激素信号转导, 引起冠层叶片细胞内的盐分向液泡转移, 进一步减轻了盐离子毒害(Dong et al., 2010; Kong et al., 2012)。

对局部盐胁迫的研究大多是针对草本植物, 而对多年生植物甚至乔木植物的研究较少。绒毛白蜡(*Fraxinus velutina*)为木犀科(Oleaceae)白蜡属落叶乔木, 具有较强的耐盐能力, 是滨海盐碱地造林唯一的乔木树种, 被大量用作行道树, 已成为环渤海盐碱地重要的园林绿化树种。本研究中通过局部盐胁迫分根试验, 对绒毛白蜡幼苗的生长、根系分布等进行研究, 旨在分析局部盐胁迫对白蜡生长的影响, 揭示白蜡根系的分布策略, 探索部分客土或者局部淡化的方法在重盐碱地中栽植白蜡的可行性, 为重盐碱地局部淡化原土绿化技术提供理论支持。

## 1 材料与方法

### 1.1 绒毛白蜡的盐胁迫处理

采用粗塑料管(直径 25 cm)和塑料板(厚度 4 mm), 按照图 1 所示结构制作分根培养桶(Feng et al., 2017), 塑料管为桶壁, 塑料板为桶底和隔离板用强力胶粘合, 并用玻璃胶进行防水处理。分根培养桶中间用塑料板隔开, 分为空间相等的两部分, 每侧填装 10 kg 直径 1 mm 左右的建筑水洗沙。底部有 4 个直径为 1 cm 的渗透孔, 多余的水分可以流出分根培养桶, 为防止根系从渗透孔长出来, 分根桶放置在塑料隔网上。

绒毛白蜡幼苗为春季播种的实生苗。6 月初, 平均株高 10 cm 时, 将生长一致的幼苗移栽在小管中(直径 7 cm, 长度 8 cm), 10 d 后将栽有幼苗的小管放在分根桶隔板中间, 隔离板在小管底部的中央, 保证小管中的幼苗根系在分根培养桶的两侧有相等的接触面积。为了

使幼苗在分根桶两侧均匀生长, 先浇灌 1/2Hoagland 营养液, 10 d 后浇灌含有不同浓度 NaCl 的 1/2Hoagland 营养液。共设置 4 个处理, 对照、均匀盐胁迫、局部低盐胁迫和局部高盐胁迫, 每个处理重复 5 次。对照处理的分根培养桶两侧都浇灌营养液; 均匀盐胁迫处理两侧都浇灌 NaCl 浓度为  $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  的营养液; 局部低盐胁迫的处理一侧浇灌营养液, 另一侧浇灌 NaCl 浓度为  $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  的营养液; 局部高盐胁迫的处理一侧浇灌营养液, 另一侧浇灌 NaCl 浓度  $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  的营养液(表 1)。采用过量浇灌的方法, 每 5 d 浇灌 1 次, 每次浇灌营养液 600 mL, 浇灌后多余营养液从渗透孔浸出, 不会造成盐分在分根培养桶内的积累。试验在湖北工程学院生命科学技术学院试验基地的温室中进行, 温度控制在  $20 \sim 32 \text{ }^{\circ}\text{C}$ , 空气相对湿度  $60\% \sim 80\%$ 。

### 1.2 生长相关指标的测定

在白蜡幼苗不同的生长时期测定株高; 幼苗的相对生长率( $\%$ ) = (结束株高 - 初始株高) / 初始株高  $\times 100$ ; 盐处理 15 d 和 45 d 时用 SPAD 叶绿素测定仪(Minolta, Japan)测定叶片的 SPAD 值; 于盐处理 30 d 后晴朗天气的上午 9:00—11:00 时用 Li-6400 光合仪(LI-COR, Lincoln)选择主要的功能叶片进行光合参数的测定, 设定光强为  $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ; 同时在凌晨天亮前每株剪取 2 片叶, 剪碎成为  $1 \text{ mm}^2$  的小碎片, 用 WP-4 露点水势仪(Decagon Devices, Inc., Pullman)测定叶片的水势。盐处理 60 d 后收取地上部, 分为茎和叶, 留有根系的分根桶用自来水缓慢冲洗, 冲走桶内的沙子, 只剩下绒毛白蜡完整的根系。将根系分为主根(在小桶中生长的主根部分)、A 侧根系(粗根和细根), B 侧根系(粗根和细根), 其中直径大于 1 mm 的为粗根; 直径小于 1 mm 的为细根; 各部分烘干, 测定干质量。将烘干后的叶片研磨, 称取 0.2 g 样品, 用 HCl 溶液浸提, 浸提液用原子吸收分光光度计(WYX-402C, 沈阳)测定阳离子  $\text{K}^+$  和  $\text{Na}^+$  含量。数据采用最小极限差异法进行

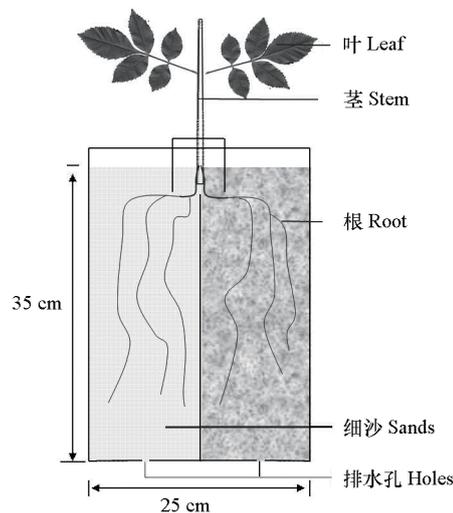


图 1 沙培分根培养桶结构示意图  
Fig. 1 Structure of the sands cultured split root pot

单因素方差分析 ( $P < 0.05$ )。

## 2 结果与分析

### 2.1 生长特征

盐处理后绒毛白蜡的株高变化如表 1 所示。其中对照处理的株高逐渐增大, 均匀盐胁迫处理和局部高盐胁迫处理的株高变化不显著, 局部低盐胁迫处理的株高介于对照和均匀盐胁迫之间。

表 1 盐胁迫下绒毛白蜡株高的变化

Table 1 The shoot height under dynamic NaCl treatment

cm

| 处理<br>Treatment   | NaCl/ (mmol · L <sup>-1</sup> ) |          | 处理天数 Days of treatment |                 |                  |                 |
|-------------------|---------------------------------|----------|------------------------|-----------------|------------------|-----------------|
|                   | 左侧 Left                         | 右侧 Right | 0 d                    | 15 d            | 30 d             | 45 d            |
| 对照 Control        | 0                               | 0        | 63.0 ± 6.04 Ad         | 83.8 ± 7.85 Ac  | 90.8 ± 9.73 Ab   | 101.4 ± 9.79 Aa |
| 均匀盐 Uniform salt  | 100                             | 100      | 57.6 ± 8.62 Bb         | 75.4 ± 12.50 Ba | 78.8 ± 12.37 Ba  | 80.2 ± 13.95 Ca |
| 局部低盐 Partial low  | 100                             | 0        | 57.0 ± 14.75 Bc        | 72.8 ± 24.60 Bb | 78.6 ± 26.87 ABb | 91.6 ± 21.48 Ba |
| 局部高盐 Partial high | 200                             | 0        | 54.6 ± 4.50 Bc         | 72.4 ± 3.58 Bb  | 77.8 ± 5.63 Ba   | 81.4 ± 8.47 Ca  |

注: 不同大写字母表示不同处理间存在显著差异 ( $P < 0.05$ ); 不同小写字母表示处同一处理内不同的时期株高存在显著差异 ( $P < 0.05$ )。

Note: Different uppercase letters indicate significant difference between the same stage for the different treatments ( $P < 0.05$ ). Different lowercase letters indicate significant difference between different stages for the same treatment ( $P < 0.05$ ).

收获时 (盐处理后 60 d) 不同处理幼苗的株高相对生长率见图 2。对照和局部低盐胁迫处理的相对生长率最高, 显著高于均匀盐胁迫处理; 均匀盐胁迫处理的相对生长率最低。对照的茎干直径最大, 而局部高盐胁迫处理最低, 与均匀盐胁迫处理之间无显著差异, 局部低盐胁迫处理茎干直径

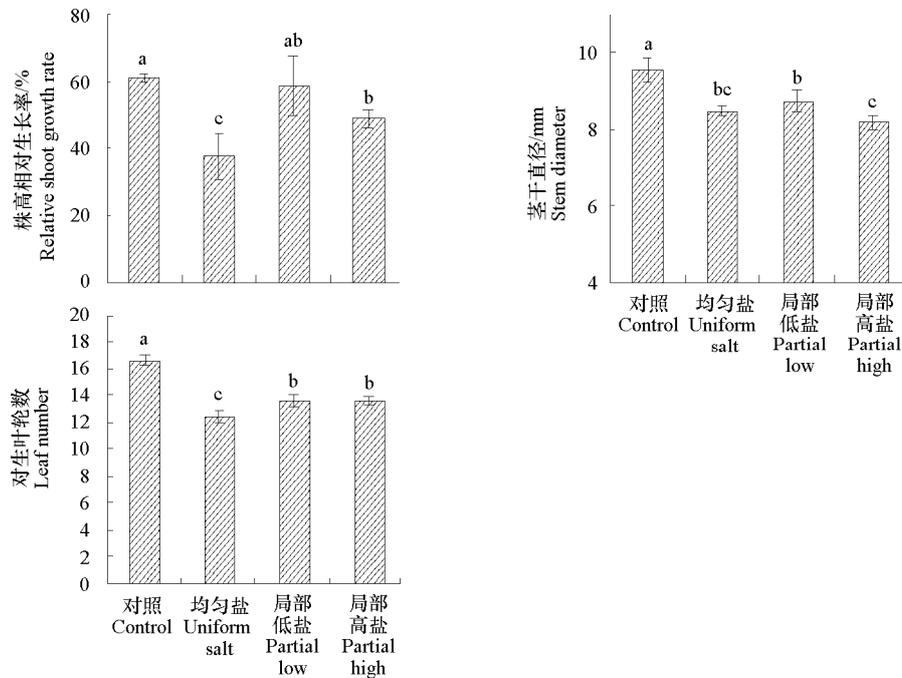


图 2 盐胁迫下绒毛白蜡的相对生长率、茎干直径和叶片的数量

Fig. 2 The relative growth rate, stem diameter and leaf number of velvet ash seedlings under salt stress

低于对照, 与均匀盐胁迫之间无显著差异, 但高于局部高盐处理。绒毛白蜡叶片对生, 对比叶片轮数, 以对照最高, 局部低盐和局部高盐处理次之, 均匀盐胁迫处理最低。这表明均匀盐胁迫的处理持续受到盐胁迫, 株高的生长受到限制, 叶片的数量较低, 局部盐胁迫处理受到的抑制作用相对较轻。

## 2.2 叶片水势

盐处理 30 d 后, 不同处理绒毛白蜡的叶片水势见图 3。均匀盐胁迫处理叶片水势最低, 局部低盐胁迫、局部高盐胁迫和对照之间均无显著差异, 表明局部盐胁迫并没有影响叶片的水分供应。这表明只要绒毛白蜡的根系没有全部处在盐胁迫的区域, 叶片的水势就不会受到显著影响, 即使局部根区的盐分较高, 叶片水势仍然与对照持平。

## 2.3 叶片的叶绿素和光合特征

SPAD 值是叶片叶绿素含量的指数, 不同盐处理的绒毛白蜡叶片的 SPAD 值见图 4。处理 15 d 时, 局部盐胁迫处理 SPAD 值与均匀盐处理的无显著差异; 处理 45 d 时, 对照叶片的 SPAD 值显著增加, 盐胁迫显著降低了叶片光合色素的含量。随着盐胁迫时间的加长, 对照和均匀盐处理的 SPAD 显著增加, 而局部盐处理 15 d 和 45 d 的 SPAD 无显著差异。

图 5 为盐处理 30 d 后绒毛白蜡叶片的气体交换参数。对照和局部低盐胁迫处理叶片光合速率显著高于均匀盐胁迫处理, 而局部高盐处理与对照和均匀盐分胁迫处理无显著差异; 对照的气孔导度最高, 均匀盐胁迫处理和局部高盐胁迫与均匀盐胁迫处理最低。对照胞间  $\text{CO}_2$  浓度最高, 局部高盐胁迫最低。表明其光合的限制类型为气孔限制型, 叶肉细胞内部  $\text{CO}_2$  浓度较低, 不能够获取到足够的  $\text{CO}_2$ 。对照和局部低盐胁迫处理的蒸腾速率显著高于局部高盐和均匀盐胁迫处理。

## 2.4 生物量

根系在绒毛白蜡幼苗的生物量中占主要部分。由表 2 可知, 对照的生物总量最高, 为 105.37 g; 均匀盐胁迫和局部高盐胁迫处理最低, 只有 56.27 g 和 55.94 g; 局部低盐胁迫处理居中, 为 67.68 g。这表明, 盐胁迫显著抑制了绒毛白蜡的生长, 但局部低盐胁迫条件下绒毛白蜡的生长高于均匀盐胁迫和局部高盐胁迫的处理。

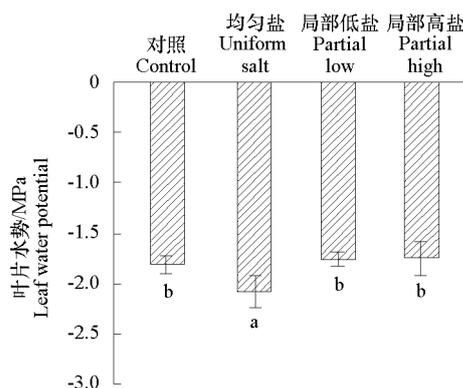


图 3 盐胁迫下绒毛白蜡幼苗叶片的水势

Fig. 3 The leaf water potential of velvet ash seedlings under salt stress

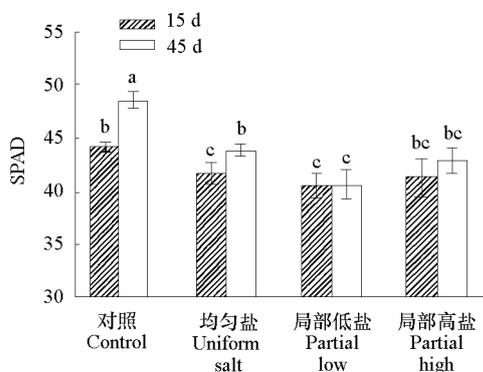


图 4 盐胁迫后 15 d 和 45 d 绒毛白蜡叶片的叶绿素指数 (SPAD)

Fig. 4 The leaf SPAD of velvet ash seedling 15 days and 45 days after NaCl treatment

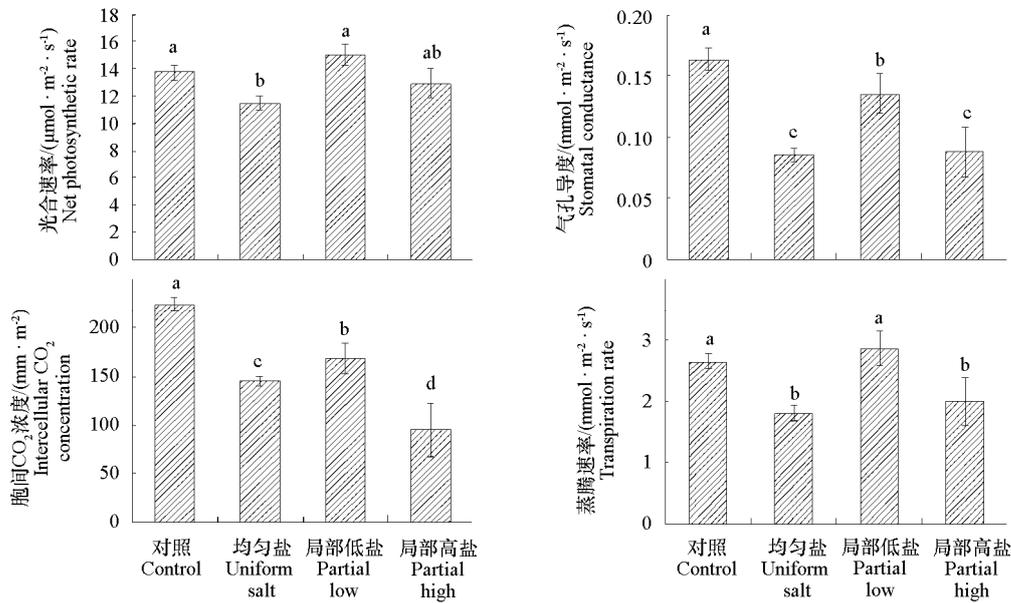


图 5 盐胁迫 30 d 后绒毛白蜡叶片的光合特征

Fig. 5 The leaf gas exchange character of velvet ash 30 d after salt treatment

表 2 盐胁迫下绒毛白蜡不同部分的生物量分配

Table 2 The biomass in different parts of velvet ash seedling under salt stress

| 处理<br>Treatment   | NaCl/<br>(mmol·L <sup>-1</sup> ) |            | 生物量/g Biomass   |                 |                 |                |                 |                 |
|-------------------|----------------------------------|------------|-----------------|-----------------|-----------------|----------------|-----------------|-----------------|
|                   | 左<br>Left                        | 右<br>Right | 叶 Leaf          | 枝 Branch        | 主根 Stump        | 粗根 Coarse root | 细根 Fine root    | 总量 Total        |
| 对照 Control        | 0                                | 0          | 23.42 ± 2.72 a  | 17.58 ± 2.28 a  | 19.56 ± 4.35 a  | 27.21 ± 3.0 a  | 17.59 ± 2.80 a  | 105.37 ± 9.88 a |
| 均匀盐 Uniform salt  | 100                              | 100        | 11.14 ± 1.10 c  | 9.84 ± 1.42 c   | 11.44 ± 2.95 bc | 13.10 ± 3.10 c | 10.41 ± 1.48 c  | 55.94 ± 7.41 c  |
| 局部低盐 Partial low  | 100                              | 0          | 14.45 ± 3.46 b  | 12.54 ± 3.12 b  | 12.73 ± 3.78 b  | 16.76 ± 2.31 b | 11.20 ± 2.09 bc | 67.68 ± 12.85 b |
| 局部高盐 Partial high | 200                              | 0          | 12.38 ± 2.12 bc | 10.03 ± 1.38 bc | 9.96 ± 1.53 c   | 12.01 ± 0.67 c | 11.88 ± 1.19 b  | 56.27 ± 3.52 c  |

注：同列数据不同小写字母表示差异显著 (P < 0.05)。

Note: Different lowercases in the same column mean significant difference (P < 0.05) .

## 2.5 根系分布

绒毛白蜡的粗根和细根分布状况如表 3 和图 6 所示，不同处理的根系生长量和分布有明显的区别。对照的粗根和细根生物量均最大，局部盐胁迫的两个处理之间，粗根和细根总量均无显著差异。均匀盐分胁迫处理的细根和粗根在不同的根区之间无显著差异，局部盐胁迫处理中，无盐胁迫一侧

表 3 绒毛白蜡根系生物量在不同根区的分布

Table 3 Root biomass distribution of velvet seedling in different salinity root zones

| 处理<br>Treatment     | NaCl/ (mmol·L <sup>-1</sup> ) |         | 粗根/g Coarse root |                | 细根/g Fine root |                | 根总量/g<br>Total root |
|---------------------|-------------------------------|---------|------------------|----------------|----------------|----------------|---------------------|
|                     | 左 Left                        | 右 Right | 左 Left           | 右 Right        | 左 Left         | 右 Right        |                     |
| 对照 Control          | 0                             | 0       | 13.74 ± 2.34 a   | 13.47 ± 3.14 a | 8.83 ± 1.68 a  | 8.76 ± 1.88 a  | 44.80 ± 6.31 a      |
| 均匀盐 Uniform salt    | 100                           | 100     | 7.07 ± 2.58 d    | 6.02 ± 1.96 d  | 5.54 ± 1.73 bc | 4.86 ± 1.09 cd | 23.51 ± 3.41 bc     |
| 局部低盐 Partial low    | 100                           | 0       | 6.20 ± 1.22 d    | 10.55 ± 1.73 b | 4.07 ± 0.58 d  | 7.12 ± 2.16 ab | 27.95 ± 5.04 b      |
| 局部高盐 Partially high | 200                           | 0       | 3.51 ± 1.44 e    | 8.50 ± 1.60 c  | 2.84 ± 0.62 e  | 9.03 ± 1.53 a  | 23.89 ± 1.64 c      |

注：同列数据不同小写字母表示差异显著 (P < 0.05)。

Note: Different lowercases in the same column mean significant difference (P < 0.05) .

的粗根和细根生物量均显著高于对应盐胁迫一侧的粗根和细根的生物量。表明局部盐胁迫的处理中，盐胁迫一侧的根系生长受到显著抑制，但是在无盐胁迫的区域根系能够大量增殖，且盐胁迫根区的盐分越高，无盐胁迫一侧的根系生长量越大。

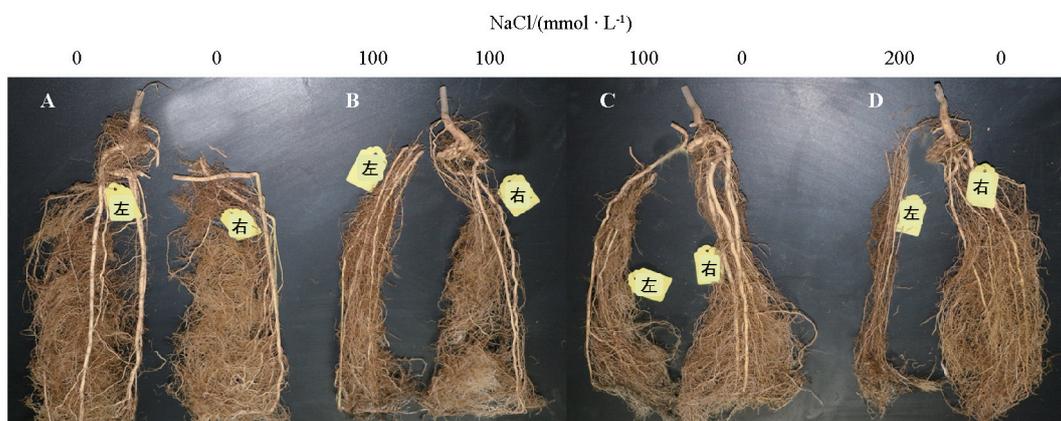


图 6 绒毛白蜡根系在不同根区的分布

A: 对照; B: 均匀盐胁迫; C: 局部低盐; D: 局部高盐。

Fig. 6 Root distribution of velvet ash seedling in different salinity root zones

A: Control; B: Uniform salt; C: Partial low; D: Partial high.

## 2.6 叶片离子积累

绒毛白蜡叶片中的  $\text{Na}^+$  和  $\text{K}^+$  含量见图 7。对照叶片的  $\text{Na}^+$  含量最低，而均匀盐胁迫处理的最高，局部盐胁迫较均匀盐胁迫可以显著降低  $\text{Na}^+$  在叶片中的积累。叶片中的  $\text{K}^+$  含量，局部低盐胁迫处理显著高于均匀盐胁迫和局部高盐胁迫处理，与对照无显著差异。叶片中的  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  以对照最高，局部盐胁迫处理次之，均匀盐胁迫处理最低。

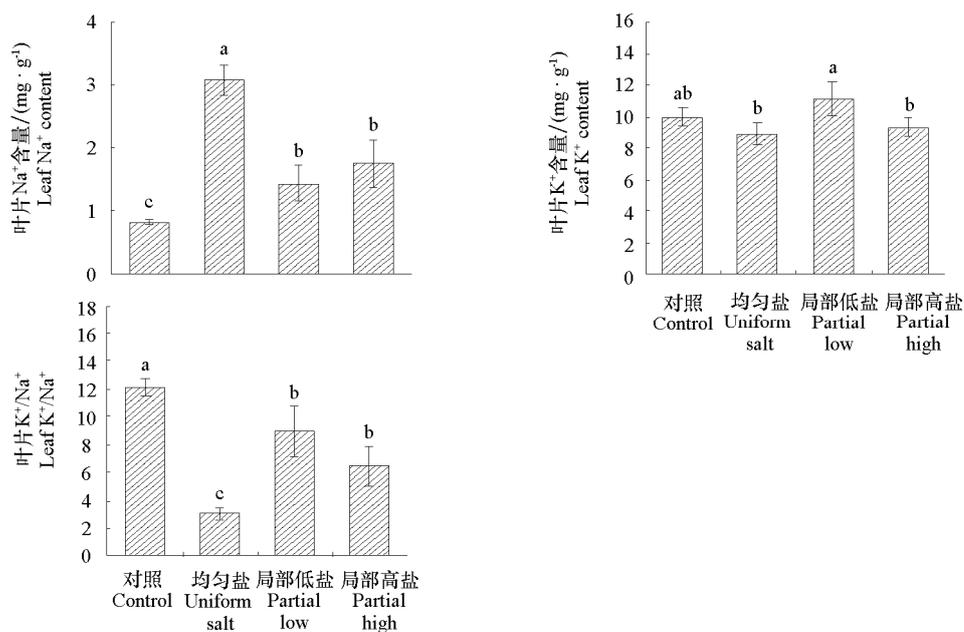


图 7 盐胁迫下绒毛白蜡叶片  $\text{Na}^+$  和  $\text{K}^+$  含量

Fig. 7 The leaf  $\text{Na}^+$  and  $\text{K}^+$  content under salt stress

### 3 讨论

#### 3.1 局部盐胁迫影响叶片光合作用

盐胁迫下,植物的光合作用受到抑制。主要有气孔闭合导致光合作用所需  $\text{CO}_2$  供应不足的气孔限制型,或光合单元受到破坏的非气孔限制型。局部盐胁迫的绒毛白蜡叶片气孔导度较对照低,但是显著高于均匀盐胁迫处理,这是由于盐胁迫降低了绒毛白蜡的气孔导度,抑制叶片的气体交换,气孔导度与叶片中  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  的结果变化趋势一致,盐胁迫下绒毛白蜡的光合作用也有相同的结果(刘海曼等, 2016),叶片中的  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  较低,导致气孔导度较低,因而局部盐胁迫中较高的  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  是气孔导度较均匀盐胁迫高的原因。局部低盐胁迫与对照的蒸腾速率持平,可能是由于无盐的根区为绒毛白蜡提供了足量的水分,所以在局部低盐胁迫条件下,蒸腾速率并未受到影响,但是局部高盐胁迫导致的气孔关闭限制了叶片的蒸腾,这与玉米的研究结果(张红, 2012)一致,局部根区土壤的盐分含量越高叶片的气孔导度越低。绒毛白蜡叶片光合作用降低的原因为气孔闭合导致光合作用所需  $\text{CO}_2$  供应不足,这与辣椒 (*Capsicum annuum*) 光合特性对局部盐胁迫的响应一致,一半根系或者全部根系处于盐分条件下 ( $60 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ) 时叶片的气孔导度显著降低,蒸腾速率降低(Lycoskoufis et al., 2005)。

#### 3.2 局部盐胁迫影响生长与根系分布

局部盐胁迫虽然显著抑制绒毛白蜡生长,但是生长量较均匀盐胁迫高。绒毛白蜡根系在非胁迫区域大量的增殖,特别是细根在无盐胁迫区的增加,可以促进水分吸收,缓解盐胁迫。局部盐胁迫时,在无盐胁迫区的棉花根系中吲哚乙酸 (IAA) 会增高(Kong et al., 2016),促进根系在适宜区域大量增殖,补偿了高盐胁迫区根系受到的抑制作用,保持根系生物量不降低,以获得足够的水分和养分(龚江等, 2009)。耐盐能力较强的豌豆 (*Pisum sativum*) 生物量无显著降低,而耐盐能力较低的品种生物量显著降低(Attia et al., 2009)。绒毛白蜡的生物量与光合速率的结果有所差别,这可能是由于测定光合特性的时间较早,局部盐胁迫对绒毛白蜡的胁迫作用尚未显现,而局部盐胁迫的程度是否随着时间延长而加重需要进一步研究。

#### 3.3 局部盐胁迫影响叶片水势和离子积累

较低的土壤渗透势使植物水分吸收困难,盐胁迫下植物需要降低叶片水势来获取足够的水分。本研究中,只有均匀盐胁迫处理的叶片水势较低。同时,只要部分根系在无胁迫的环境中,叶片的水势就不会降低,没有表现出渗透胁迫,说明局部盐胁迫条件下绒毛白蜡的水分供应未受到显著影响。在盐分不均匀的培养液中黄瓜 (*Cucumis sativus*) (Sonneveld & de Kreij, 1999)、苜蓿 (*Medicago sativa*) (孙娟娟等, 2017) 和大洋洲滨藜 (*Bazihizina* et al., 2009) 的水分吸收主要在盐分含量较低的一侧,植物叶片的水势主要由根区盐分含量最低的处理决定,无盐胁迫的区域为绒毛白蜡提供了充足的水分,叶片不会产生水分胁迫。

局部盐胁迫下,绒毛白蜡叶片的  $\text{Na}^+$  积累处于适中水平,显著低于均匀盐胁迫处理,又显著高于对照,同时  $\text{K}^+$  含量也较高,较高的  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  能够促进气孔开放,降低盐胁迫对光合作用的抑制;但局部高盐胁迫处理叶片的  $\text{K}^+$  积累较低,导致光合作用受到限制。在异质性盐分下,地上部分的  $\text{Na}^+$  和  $\text{Cl}^-$  含量与对照相比会增加,而  $\text{K}^+$  含量会降低(Messedi et al., 2004),本研究结果与之一致。棉花在局部盐胁迫条件下,体内的  $\text{Na}^+$  和  $\text{Cl}^-$  发生再分配,离子由高盐侧的根系吸收后运输到低盐侧,

可以促进低盐区域水分的吸收 (Kong et al., 2012)。局部盐胁迫条件下番茄根系的两部分之间盐分和养分存在明显的转移作用 (Mavrogianopoulos et al., 2002)。

2 个局部盐胁迫处理的叶片中  $\text{Na}^+$  含量之间无显著差异, 表明局部盐胁迫程度对叶片的  $\text{Na}^+$  吸收影响不显著。这与对大洋洲滨藜的研究结果一致, 即使局部培养液的  $\text{NaCl}$  浓度达到  $40 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ , 而叶中的  $\text{Na}^+$  含量并没有大幅增加, 仍然维持在一定的水平, 既不会造成离子毒害, 也维持了叶片低的渗透压 (Bazihizina et al., 2012a)。此外, 大部分的细根分布在在盐胁迫的区域, 细根是主要的水分和养分吸收的器官, 而高盐区的细根量较少, 吸收功能也低, 因此会减少离子的吸收, 也是局部盐胁迫条件下叶片离子含量降低的原因 (Bazihizina et al., 2012b)。

## 4 结论

在盐渍环境中, 局部淡化可以显著促进绒毛白蜡的生长, 细根能够在非胁迫区域大量增殖, 虽然局部盐胁迫会抑制绒毛白蜡的生长, 且盐分越高抑制越大, 但是局部淡化可以降低  $\text{Na}^+$  在叶片中的积累, 增加  $\text{K}^+$  含量, 能够在一定程度上缓解盐胁迫对生长产生的抑制作用。因此, 可以尝试在大田条件下, 进行创造局部淡化的环境栽植绒毛白蜡的试验。

## References

- Attia H, Nouaili S, Soltani A, Lachaal M. 2009. Comparison of the responses to  $\text{NaCl}$  stress of two pea cultivars using split-root system. *Scientia Horticulturae*, 123 (2): 164 - 169.
- Bazihizina N, Barrett-Lennard E G, Colmer T D. 2012a. Plant responses to heterogeneous salinity: growth of the halophyte *Atriplex nummularia* is determined by the root-weighted mean salinity of the root zone. *Journal of Experimental Botany*, 63 (18): 6347 - 6358.
- Bazihizina N, Barrett-Lennard E G, Colmer T D. 2012b. Plant growth and physiology under heterogeneous salinity. *Plant and Soil*, 354 (1 - 2): 1 - 19.
- Bazihizina N, Colmer T D, Barrett-Lennard E G. 2009. Response to non-uniform salinity in the root zone of the halophyte *Atriplex nummularia*: growth, photosynthesis, water relations and tissue ion concentrations. *Annals of Botany*, 104 (4) : 737 - 745.
- Dong H, Kong X, Luo Z, Li W, Xin C. 2010. Unequal salt distribution in the root zone increases growth and yield of cotton. *European Journal of Agronomy*, 33 (4): 285 - 292.
- Dong He-zhong. 2012. Underlying mechanisms and related techniques of stand establishment of cotton on coastal saline-alkali soil. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 23 (2): 566 - 572. (in Chinese)
- 董合忠. 2012. 滨海盐碱地棉花成苗的原理与技术. *应用生态学报*, 23 (2): 566 - 572.
- Feng X H, An P, Guo K, Li X G, Liu X J, Zhang X M. 2017. Growth, root compensation and ion distribution in *Lycium chinense* under heterogeneous salinity stress. *Scientia Horticulturae*, 226 (Supplement C): 24 - 32.
- Galvan-Ampudia C S, Testerink C. 2011. Salt stress signals shape the plant root. *Current Opinion in Plant Biology*, 14 (3): 296 - 302.
- Gong Jiang, Bao Jian-xi, Lü Ning, Hou Zhen-an. 2009. Effects of different soil salinity levels on the distribution of cotton root in drip irrigation under film. *Cotton Science*, 21 (2): 138 - 143. (in Chinese)
- 龚江, 鲍建喜, 吕宁, 侯振安. 2009. 滴灌条件下不同盐水平对棉花根系分布的影响. *棉花学报*, 21 (2): 138 - 143.
- Hao G Y, Jones T J, Luton C, Zhang Y J, Manzane E, Scholz F G, Bucci S J, Cao K F, Goldstein G. 2009. Hydraulic redistribution in dwarf rhizophora mangle trees driven by interstitial soil water salinity gradients: impacts on hydraulic architecture and gas exchange. *Tree Physiology*, 29 (5): 697 - 705.
- Homae M, Schmidhalter U. 2008. Water integration by plants root under non-uniform soil salinity. *Irrigation Science*, 27 (1): 83 - 95.
- Jokinen K, Sarkka L E, Nakkila J, Tahvonon R. 2011. Split root fertigation enhances cucumber yield in both an open and a semi-closed greenhouse. *Scientia Horticulturae*, 130 (4): 808.

- Kong X, Luo Z, Dong H, Eneji A E, Li W. 2012. Effects of non-uniform root zone salinity on water use,  $\text{Na}^+$  recirculation, and  $\text{Na}^+$  and  $\text{H}^+$  flux in cotton. *Journal of Experimental Botany*, 63 (5): 2105 - 2116.
- Kong X, Luo Z, Dong H, Eneji A E, Li W. 2016.  $\text{H}_2\text{O}_2$  and ABA signaling are responsible for the increased  $\text{Na}^+$  efflux and water uptake in *Gossypium hirsutum* roots in the non-saline side under non-uniform root zone salinity. *Journal of Experimental Botany*, 67 (8): 2247 - 2261.
- Liu Hai-man, Feng Xiao-hui, Liu Yi, Zhang Xiu-mei, Wang Yu-zhen, Liu Xiao-jing. 2016. Physiological response of *Fraxinus velutina* to NaCl stress. *Northern Horticulture*, (10): 70 - 75. (in Chinese)
- 刘海曼, 封晓辉, 刘毅, 张秀梅, 王玉珍, 刘小京. 2016. 绒毛白蜡对 NaCl 胁迫的生理响应. *北方园艺*, (10): 70 - 75.
- Lycoskoufis I H, Savvas D, Mavrogianopoulos G. 2005. Growth, gas exchange, and nutrient status in pepper (*Capsicum Annuum* L.) grown in recirculating nutrient solution as affected by salinity imposed to half of the root system. *Scientia Horticulturae*, 106 (2): 147 - 161.
- Mavrogianopoulos G, Savvas D, Vogli V. 2002. Influence of NaCl-salinity imposed on half of the root system of hydroponically grown tomato on growth, yield, and tissue mineral composition. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology*, 77 (5): 557 - 564.
- Messedji D, Labidi N, Grignon C, Abdelly C. 2004. Limits imposed by salt to the growth of the halophyte *Sesuvium portulacastrum*. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 167 (6): 720 - 725.
- Reef R, Markham H L, Santini N S, Lovelock C E. 2015. The response of the mangrove *Avicennia marina* to heterogeneous salinity measured using a split-root approach. *Plant and Soil*, 393 (1 - 2): 297 - 305.
- Sonneveld C, Krejci C. 1999. Response of cucumber (*Cucumis Sativus* L.) to an unequal distribution of salts in the root environment. *Plant and Soil*, 209 (1): 47 - 56.
- Sun Juan-juan, Yu Lin-qing, Zhao Jin-mei, Liu Hong-lin, Zhang Ying-jun. 2017. Effects of heterogeneous root zone salinity on plant growth and ion characteristic in *Alfalfa*. *Scientia Agricultura Sinica*, 50 (22): 4299 - 4306. (in Chinese)
- 孙娟娟, 于林清, 赵金梅, 刘洪林, 张英俊. 2017. 盐分不均匀分布对紫花苜蓿生长和离子特征的影响. *中国农业科学*, 50 (22): 4299 - 4306.
- Yao Rongjiang, Yang Jinsong. 2010. Quantitative evaluation of soil salinity and its spatial distribution using electromagnetic induction method. *Agricultural Water Management*, 97 (12): 1961 - 1970.
- Yang Ting, Xie Zhi-xia, Yu Qiong, Liu Xiao-jing. 2014. Effects of partial root salt stress on seedling growth and photosynthetic characteristics of winter wheat. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 22 (9): 1074 - 1078. (in Chinese)
- 杨婷, 谢志霞, 喻琼, 刘小京. 2014. 局部根系盐胁迫对冬小麦生长和光合特征的影响. *中国生态农业学报*, 22 (9): 1074 - 1078.
- Yin C, Shi Q, Zhao X, Zhao Z, Zhang K, Tian C. 2017. The role of tamarisk in the spatial heterogeneity of soil resources in the Northern Tarim Basin, Xinjiang, China. *Plant and Soil*, 420 (1 - 2): 523 - 538.
- Zhang Hong. 2012. Effects of split-root treatments on yield and root responses in maize [Ph. D. dissertation]. Tai'an: Shandong Agricultural University. (in Chinese)
- 张红. 2012. 分根盐处理对玉米产量的影响及根系响应 [博士论文]. 泰安: 山东农业大学.