DOI:10. 11686/cyxb2025372 http://cyxb. magtech. com. cn
甘芮, 杨国斌, 隋晓青, 等. 生物炭对盐碱胁迫下无芒雀麦幼苗生理和基因表达的影响. 草业学报, 2026, 35(10): 117－128.
GAN Rui, YANG Guo-bin, SUI Xiao-qing, *et al*. The effects of biochar on the physiological responses and gene expression of *Bromus inermis* seedlings under saline-alkaline stress. Acta Prataculturae Sinica, 2026, 35(10): 117－128.

生物炭对盐碱胁迫下无芒雀麦幼苗生理和基因表达的影响

甘芮[1],杨国斌[2],隋晓青[1*],齐静[1],靳瑰丽[1],王玉祥[1],彭建[3]
(1. 新疆农业大学草业学院,西部干旱荒漠区草地资源与生态教育部重点实验室,新疆草地资源与生态重点实验室,新疆 乌鲁木齐 830052;2. 新疆农业大学农学院,新疆 乌鲁木齐 830052;3. 新疆维吾尔自治区草原总站,新疆 乌鲁木齐 830049)

摘要:生物炭(biochar)被广泛认为可通过改善盐碱地土壤性质和微结构,促进植物生长,为探究生物炭对盐碱胁迫下无芒雀麦幼苗的缓解效应,本研究在新疆硫酸盐型盐渍土中设置5个生物炭梯度(0、30、50、70、90 t·hm^{-2}),以'新雀3号'无芒雀麦为供试材料,分析幼苗生长、光合特性、生理特性及耐盐碱基因的响应。结果表明:生物炭70 t·hm^{-2}(T_3)处理效果最优,主要表现为株高、总生物量、根总长和根表面积分别增加41. 85%、34. 38%、46. 94%、63. 98%,净光合速率和叶绿素a+b含量提高32. 06%和118. 44%,叶片解剖结构趋于正常,气孔密度增加,维管束发育完整,过氧化氢和丙二醛积累显著减少,抗氧化酶活性降低。分子层面,T_3处理下多个耐盐碱相关基因(*BiBHLH*、*BiAP2/ERF*、*BiLRR*、*BiABCC1*等)的表达水平显著下调。综上,通过添加适量生物炭能够有效缓解盐碱胁迫对无芒雀麦幼苗生长的抑制,提升无芒雀麦在盐碱地中的生长表现与适应能力,为其在盐碱地的利用提供理论依据。

关键词:生物炭;盐碱胁迫;无芒雀麦;生理特性;基因表达

The effects of biochar on the physiological responses and gene expression of *Bromus inermis* seedlings under saline-alkaline stress

GAN Rui[1], YANG Guo-bin[2], SUI Xiao-qing[1*], QI Jing[1], JIN Gui-li[1], WANG Yu-xiang[1], PENG Jian[3]
1. *College of Grassland Science, Xinjiang Agricultural University, Key Laboratory of Grassland Resources and Ecology of Western Arid Region, Ministry of Education, Xinjiang Key Laboratory of Grassland Resources and Ecology, Urumqi* 830052, *China*; 2. *College of Agriculture, Xinjiang Agricultural University, Urumqi* 830052, *China*; 3. *Xinjiang Grassland Technical Promotion Station, Urumqi* 830049, *China*

Abstract: Biochar is widely recognized for its ability to improve the properties and microstructure of saline-alkaline soils, thereby promoting plant growth. This study investigated biochar mitigating effects on *Bromus inermis* seedlings under saline-alkaline stress, and was conducted using *B. inermis* cultivar 'Xinque No. 3' in sulfate-type saline soil in Xinjiang, with five biochar application rates [0, 30, 50, 70, and 90 t·ha^{-1}; control (T_0), T_1－T_4, respectively]. The changes in seedling growth indicators, photosynthetic characteristics, physiological responses, and expression levels of salt-alkaline tolerance-related genes were analyzed. It was found that the optimal mitigating effect was achieved with 70 t·ha^{-1} biochar (T_3): compared with the control. In T_3, compared to the control, plant height, total biomass, root total length, and root surface area were increased ($P<0.05$) by 41. 85%, 34. 38%,

收稿日期:2025-09-15;改回日期:2025-12-24
基金项目:国家牧草产业技术体系(CARS-34)和新疆维吾尔自治区重点研发专项(2023B02031)资助。
作者简介:甘芮(1997－),女,四川成都人,在读硕士。E-mail: 893532022@qq. com
*通信作者 Corresponding author. E-mail: sxq303@xjau. edu. cn

46.94%, and 63.98%, respectively. Net photosynthetic rate and chlorophyll (a+b) content were increased by 32.06% and 118.44%, respectively, with stable leaf anatomical structure, increased stomatal density, and intact vascular bundle development. The accumulation of hydrogen peroxide and malondialdehyde was decreased significantly, accompanied by a synchronous reduction in antioxidant enzyme activity. At the molecular level, the expression levels of salt-alkaline tolerance-related genes such as *BiBHLH*, *BiAP2/ERF*, *BiLRR*, and *BiABCC1* were significantly downregulated. In conclusion, in this experiment the application of 70 t·ha^{-1} of biochar effectively alleviated the inhibitory effect of saline-alkaline stress on the growth of *B. inermis* seedlings, enhanced their growth performance and adaptability in saline-alkaline environments. This experiment provides research data to support the ecological utilization of *B. inermis* in localities with saline-alkaline soil.

Key words: biochar; saline-alkali stress; *Bromus inermis*; physiological characteristics; gene expression

随着人口增加和自然环境的不断恶化,土壤盐碱化已经成为日益严重的全球化问题[1]。据统计,全球约有7%的土地受到盐碱化的威胁,目前还没有防止其蔓延的有效措施[2]。我国盐碱地分布面积较大,约为3670万hm^2,尽管有1230万hm^{2}具备农业生产开发潜力,但目前仅有233万hm^{2}可直接用于作物种植[3]。土壤盐碱化作为一种广泛的非生物胁迫,已成为全球农业中作物生产的主要限制因素[4]。盐碱胁迫下,植物(尤其是幼苗)的生长发育和生理代谢受到显著抑制。胁迫信号从根系向地上部传递,导致根表面积、根总长、叶面积、光合速率及幼苗生物量发生变化[5]。为应对长期盐碱胁迫,植物会发生形态解剖学上的适应性改变。例如,气孔特征(数量、大小)改变、表皮多层化、角质层增厚、木质部导管(直径、数量)增大[6]。盐碱胁迫会诱导植物体内活性氧(reactive oxygen species, ROS)大量累积,进而损伤膜系统并干扰正常的代谢过程。植物体内会产生大量抗氧化酶来清除多余的活性氧,以此来维持自由基代谢平衡[7]。盐碱胁迫下,植物会激活一系列关键的信号通路[如SOS途径、MAPK级联、钙信号及脱落酸(abscisic acid, ABA)等激素信号]与功能基因网络[8],包括BHLH、MYB、AP2/ERF等转录因子家族,以及LRR类受体激酶、ABC转运蛋白、脱水素、蔗糖合酶等相关功能基因,共同调控离子稳态、渗透平衡、活性氧清除及损伤修复等生理过程。

生物炭(biochar)被广泛认为可通过改善盐碱地土壤性质和微结构,提高土壤持水力、总有机碳含量、速效钾和阳离子交换量,来促进作物生长[9]。刘丹阳等[10]研究发现,中重度盐碱胁迫抑制了棉花(*Gossypium hirsutum*)总根长、根表面积等,添加2%生物炭处理后总根长和根表面积明显增加。钟尚志等[11]通过生物炭和磷肥配施研究盐碱胁迫对紫花苜蓿(*Medicago sativa*)的影响,发现在同一磷肥的情况下15 g·kg^{-1}生物炭显著促进紫花苜蓿地上和地下部分生物量积累,株高、根长、根表面积、叶绿素含量等均随着生物炭添加而增多,达到峰值时出现下降趋势。马凯等[12]发现菊芋(*Helianthus tuberosus*)在不同盐胁迫处理下,添加生物炭后其过氧化物酶(peroxidase, POD)、超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)活性显著降低,有效缓解了膜脂过氧化作用,提高了菊芋的抗氧化能力。同样地,侯钰晨等[13]发现生物炭和氮肥配施能够有效缓解盐碱胁迫,促进藜麦(*Chenopodium quinoa*)幼苗的生长及生理特性。

无芒雀麦(*Bromus inermis*)是一种禾本科多年生牧草[14],分布在我国多个地区,其中以新疆天山北坡野生无芒雀麦分布居多,因具有较强的抗逆性在生态修复和草地改良等方面发挥着重大作用[15]。新疆作为我国无芒雀麦主要种植区之一,现有盐碱化耕地面积296.13万hm^2,占新疆耕地总面积的42.07%[16],这也限制了无芒雀麦产业的发展。生物炭因其特殊的物理结构和化学性质能够改善土壤理化性质和微结构,常用作盐碱土壤改良剂。前期研究主要集中在无芒雀麦对盐碱胁迫的耐受性方面,韩萌等[17]通过对无芒雀麦进行混合盐碱胁迫发现,混合盐碱浓度大于20 mmol·L^{-1}时会抑制无芒雀麦幼苗的生长,李瑞强等[18]通过模拟盐碱环境筛选出无芒雀麦耐盐碱品种,关于添加生物炭改良盐碱土壤环境对无芒雀麦幼苗的影响研究相对较少。因此,本研究以'新雀3号'无芒雀麦为对象,通过设置5个不同生物炭添加量(0、30、50、70、90 t·hm^{-2}),测定无芒雀麦生长指标、生理响应和基

因表达水平，比较不同生物炭添加量对盐碱胁迫的缓解效应，为研究无芒雀麦盐碱胁迫响应机制提供理论依据。

1　材料与方法

1.1　试验地概况

本试验在新疆呼图壁科技小院试验田进行，位于新疆维吾尔自治区中北部，地处准噶尔盆地南缘，海拔在460～700 m，属温带大陆性干旱半干旱气候。平原地区平均气温 6.7 ℃，年降水量 167 mm，无霜期平均 180 d，全年日照总时长 3090 h，稳定在 10 ℃以上的年有效积温为 3553 ℃。研究区土壤 pH 8.61，总盐含量 1.93 g·kg^{-1}，全氮 0.54 g·kg^{-1}，全磷 0.38 g·kg^{-1}，全钾 9.38 g·kg^{-1}，有机质 17.40 g·kg^{-1}，速效磷 24.20 mg·kg^{-1}，速效钾 121.00 mg·kg^{-1}，碱解氮 38.00 mg·kg^{-1}。综上，土壤类型为硫酸盐型盐渍土，盐化程度为轻度，碱化程度为中度，属于典型的盐碱胁迫环境。

1.2　试验材料

供试材料为‘新雀 3 号’无芒雀麦（*B. inermis* ‘Xinque No. 3’），由新疆农业大学草业学院提供，于 2025 年 5 月春播。玉米（*Zea mays*）秸秆生物炭（biochar）购于河南览山环保有限公司，pH 为 8.6，有机碳含量为 82.5%，粒径为 0.075 mm，于 2025 年 3 月制备，制备温度 500 ℃。

1.3　试验设计

本试验采用随机区组设计，设置 5 个生物炭处理，分别为 T_0（0 t·hm^{-2}）、T_1（30 t·hm^{-2}）、T_2（50 t·hm^{-2}）、T_3（70 t·hm^{-2}）、T_4（90 t·hm^{-2}），每个处理 4 次重复，共 20 个小区，小区面积为 2 m×3 m，整地前将生物炭均匀撒到土壤表面，采用旋耕机将其翻耕混入土壤 20～30 cm 深，无芒雀麦播种方式为穴播，每穴 4～5 粒种子，种植行距 40 cm、株距 20 cm。生育期内统一田间管理，灌溉方式为地面滴灌。生长至 4～5 片真叶期进行取样。

1.4　测定指标和方法

1.4.1　生长指标　　株高（cm）：利用量尺测量基部到顶端的绝对高度。

叶长（mm）、叶宽（mm）、叶面积（mm^2）：参照吉尔尔格等[19]的测定方法。

地上、地下干重（g·株$^{-1}$）：将地上和地下部分开洗净，烘箱 105 ℃杀青 30 min，80 ℃烘干至恒重后分别测其地上和地下部干重。

根系性状测定：田间取完整根系后用清水洗去土和杂质，通过万深 LA-S 系列根系仪（北京）进行扫描，获得的图像经分析程序（EPSON-Scan）处理得到根长和根表面积。

1.4.2　光合指标和叶绿素含量　　选择晴天上午 10：00－12：00，用 CIRAS-4 光合仪（美国）的叶室夹住无芒雀麦倒数第二片完全展开的叶子，对叶片中间部位进行测定，待数据稳定后（1～3 min）录入数据，包括净光合速率（net photosynthetic rate，P_n）、蒸腾速率（transpiration rate，T_r）、气孔导度（stomatal conductance，G_s）、胞间 CO_2 浓度（intercellular CO_2 concentration，C_i）。

叶绿素含量：采用紫外分光光度法[20]测定植株叶片叶绿素含量，包括叶绿素 a（chlorophyll a，Chl a）含量、叶绿素 b（chlorophyll b，Chl b）含量、叶绿素 a＋b［chlorophyll（a＋b），Chl（a＋b）］含量。

1.4.3　生理指标和叶片解剖结构　　丙二醛（malondialdehyde，MDA）含量采用硫代巴比妥酸法测定[21]；过氧化氢酶（catalase，CAT）活性采用紫外吸收法[21]测定；过氧化物酶（peroxidase，POD）活性采用愈创木酚法测定[22]；超氧化物歧化酶（superoxide dismutase，SOD）活性采用氮蓝四唑（nitroblue tetrazolium，NBT）法[23]测定。

采用石蜡切片法观察叶片解剖结构[24]。白光扫描读图软件（NDP. view 2. 9. 22 RUO）下观察并拍照。

1.4.4　基因表达水平检测　　使用 Biospin 多糖多酚植物总 RNA 提取试剂盒（北京华新康信生物科技有限公司）提取无芒雀麦幼苗各处理的总 RNA。使用全式金 cDNA 第一链合成试剂盒将提取的 RNA 反转为 cDNA，将其作为模板，使用全式金 PerfectSt art®Green qPCR SuperMix 荧光定量试剂盒进行 qRT-PCR，以 *BiActin* 作为内参基因，检测引物（表 1）参照 Li 等[25]和 Song 等[26]的研究。采用 $2^{-\triangle\triangle CT}$ 方法[27]对数据进行定量分析。

表1 参试引物序列

Table 1 Tested primer sequences

引物名称 Primers name	正向引物序列 Forward primer sequence (5′—3′)	反向引物序列 Reverse primer sequence (5′—3′)
BiActin	GCCGTGCTTTCCCTCTATG	GCTTCTCCTTGATGTCCCTTA
BiSUS	GGCTCCAGGCAATCTCTGTT	GACTTTGAGCCATTCACCGC
BiMYB39	GTACGGCTTGTTCCCACAGT	CCCTTTCTCGCTGACTATGC
BiSAUR	GCCACCGTACTGCTTGGATA	CAGGAGGAGTTCGGGTTCAC
BiBHLH	CCTCTGCTCTCGACCCTCTA	AGCGTCTGTTTCGGTGTCTC
BiAP2/ERF	CATCATCTACGACCACGTCCC	TACTGGTTCTTCCGCCCCC
BiLRR	TCCCGATTCACTTACCAACTGT	ACGAGAAATCTAATATGCCCAGC
BiDHN4	GGACTGCGTCATCTACAC	TAATACAGACAGGGTTCG
BiCYP73	ACGGCGTGTACTTCAAGGAG	CTGCAGGATTTCCTGACCTC
BiABCC1	GCCCATGCCTAACCCGA	CGCCATCGGTTTGTCGGA

1.5 数据处理

使用Excel 2010进行数据统计，SPSS 26.0软件进行单因素方差分析。利用Origin 2024软件绘制统计图表。使用Adobe Photoshop 2020软件对图像进行排版处理。

2 结果与分析

2.1 添加生物炭对无芒雀麦幼苗形态特征的影响

随着生物炭添加量的增加，株高随之增高(图1)，T_3时达到最高，较T_0增加41.85%，而T_4处理时较T_3显著降低5.49%；叶长和叶面积均在T_4时达到最高，较T_0分别增加88.36%、118.04%，叶宽在T_3时达到最高，较T_0增加65.13%；生物量呈明显上升趋势，在T_3时达到最大，地上生物量、地下生物量和总生物量较T_0分别显著增加57.14%、83.33%、34.38%，T_4处理较T_3分别显著降低24.24%、22.73%、21.82%；T_3处理较T_0根总长和根表面积显著增加46.94%、63.98%，T_4处理较T_0显著增加45.48%、56.45%(表2)。

2.2 添加生物炭对无芒雀麦叶片解剖结构的影响

通过对无芒雀麦幼苗叶片横截面切片进行染色观察发现(图2)，在T_0处理下叶片表皮细胞排列不规则，大小

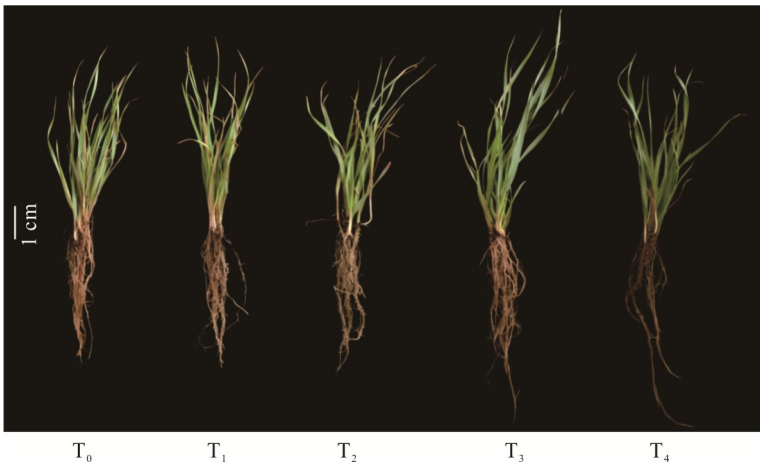


图1 无芒雀麦的苗期表型特征

Fig. 1 The phenotypic characteristics of *B. inermis* seedlings

图中字母分别代表生物炭添加量：T_0: 0 t·hm^{-2}; T_1: 30 t·hm^{-2}; T_2: 50 t·hm^{-2}; T_3: 70 t·hm^{-2}; T_4: 90 t·hm^{-2}，下同。 The letters in the figure respectively represent the addition amounts of biochar: T_0: 0 t·ha^{-1}; T_1: 30 t·ha^{-1}; T_2: 50 t·ha^{-1}; T_3: 70 t·ha^{-1}; T_4: 90 t·ha^{-1}, the same below.

表 2　添加生物炭对盐碱胁迫下无芒雀麦幼苗生长指标的影响

Table 2　The influence of adding biochar on the growth indicators of *B. inermis* seedlings under saline-alkali stress

处理 Treatment	株高 Plant height (cm)	叶长 Length of leaf (mm)	叶宽 Leaf width (mm)	叶面积 Leaf area (mm^2)	地上生物量 Above-ground biomass ($g·株^{-1}$)
T_0	18.16±0.90d	101.73±2.27d	4.56±0.42c	472.17±220.31c	0.21±0.03c
T_1	22.12±3.97c	163.29±5.53c	6.12±0.60b	706.09±208.13bc	0.25±0.03bc
T_2	22.80±0.76c	180.45±6.93b	6.73±0.22ab	832.24±103.94ab	0.28±0.04ab
T_3	25.76±4.05a	181.13±3.85b	7.53±1.23a	882.49±122.17ab	0.33±0.05a
T_4	24.42±1.69b	191.62±2.99a	7.09±0.81ab	1029.51±81.56a	0.25±0.03bc

处理 Treatment	地下生物量 Below-ground biomass ($g·株^{-1}$)	总生物量 Total biomass ($g·株^{-1}$)	根总长 Root total length (cm)	根表面积 Root surface area (cm^2)
T_0	0.12±0.01d	0.32±0.03d	41.01±1.29b	3.72±0.61c
T_1	0.15±0.01c	0.39±0.04c	43.48±5.36b	4.04±1.32c
T_2	0.19±0.01b	0.46±0.05b	45.82±5.06b	4.55±0.60bc
T_3	0.22±0.01a	0.55±0.04a	60.26±3.10a	6.10±1.08a
T_4	0.17±0.02b	0.43±0.03bc	59.66±2.27a	5.82±0.29ab

注：不同小写字母表示各生长指标在不同处理之间差异显著（$P<0.05$）。

Note：Different lowercase letters indicate significant differences in various growth indicators among different treatments ($P<0.05$).

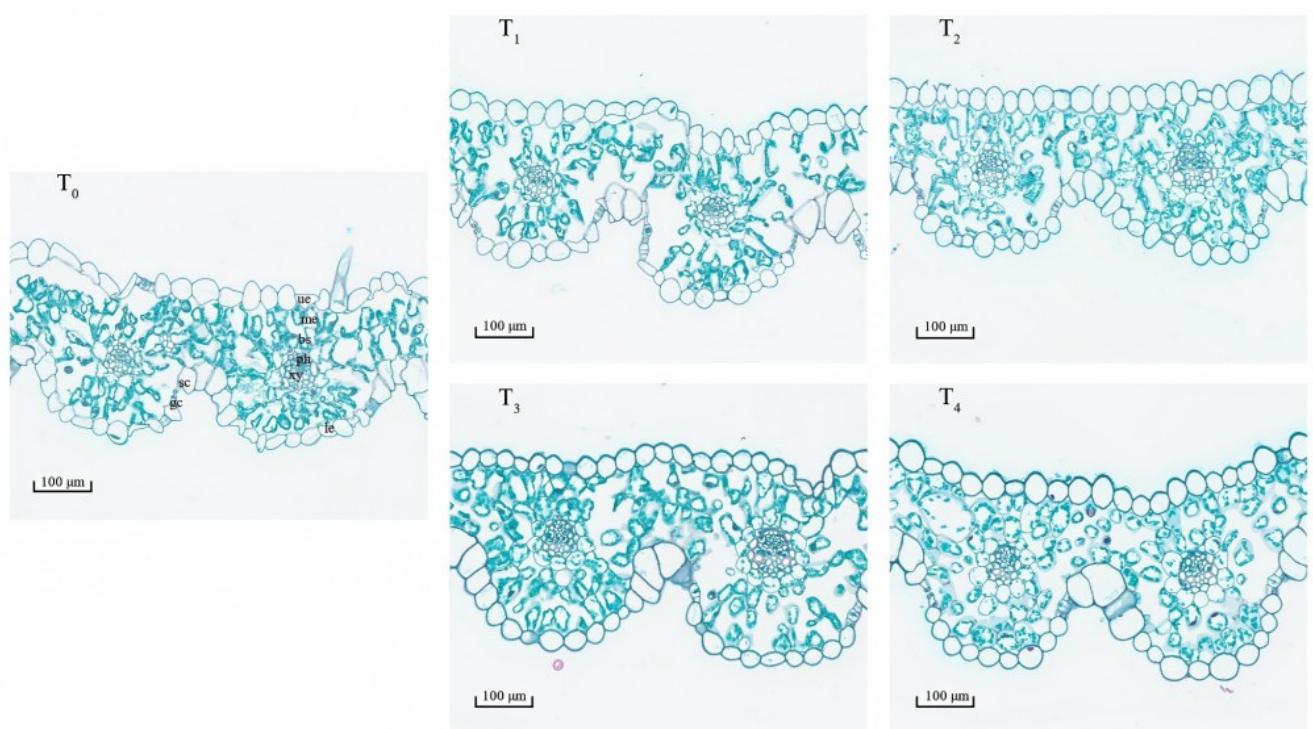


图 2　添加生物炭对盐碱胁迫下无芒雀麦叶片解剖结构的影响

Fig. 2　The influence of adding biochar on the anatomical structure of *B. inermis* under saline-alkali stress

ue：上表皮 Upper epidermis；le：下表皮 Lower epidermis；mc：叶肉细胞 Mesophyll cell；bs：维管束鞘 Bundle sheath；xy：木质部 Xylem；ph：韧皮部 Phloem；gc：保卫细胞 Guard cell；sc：副卫细胞 subsidiary cell.

不一，染色模糊，角质层较厚会减少水分的蒸腾，气孔密度较低减少了CO_2的摄入，副卫细胞有塌陷不能正常维持气孔运动；叶肉细胞排列松散不能有效缓解盐胁迫；维管束鞘结构不完整，木质部和韧皮部都相应被缩小，使得水

分和养分不能正常运输。通过添加生物炭，叶片各细胞和组织生长得到改善，T_1、T_2处理时较T_0上下表皮排列更整齐，细胞结构较完整，T_3处理时表现最明显，能够清楚地观察到叶片表皮细胞均匀排列整齐，染色清晰，角质层处于正常厚度且气孔密度明显增加，副卫细胞结构完整；叶肉细胞排列整齐，维管束鞘结构完整，木质部导管扩张且纹路清晰，韧皮部筛管密度增加，有效地保障了叶片正常的水分和养分输送，T_4处理时叶片解剖结构较T_0也有明显改善，上下表皮细胞排列整齐度比T_3处理略差，其余细胞结构基本与T_3处理类似。

2.3 添加生物炭对无芒雀麦光合作用的影响

随着生物炭添加量的增加，无芒雀麦净光合速率、气孔导度、叶片蒸腾速率也随之增高，T_4处理时达到最高，分别较T_0显著增加37.19%、109.02%、22.80%，净光合速率、气孔导度在T_3处理时较T_0显著增加32.06%、108.63%，叶片蒸腾速率在添加生物炭后均显著高于T_0。而胞间CO_2浓度则呈下降趋势，T_2、T_3、T_4处理时较T_0显著下降5.57%、14.26%、16.97%(图3)。

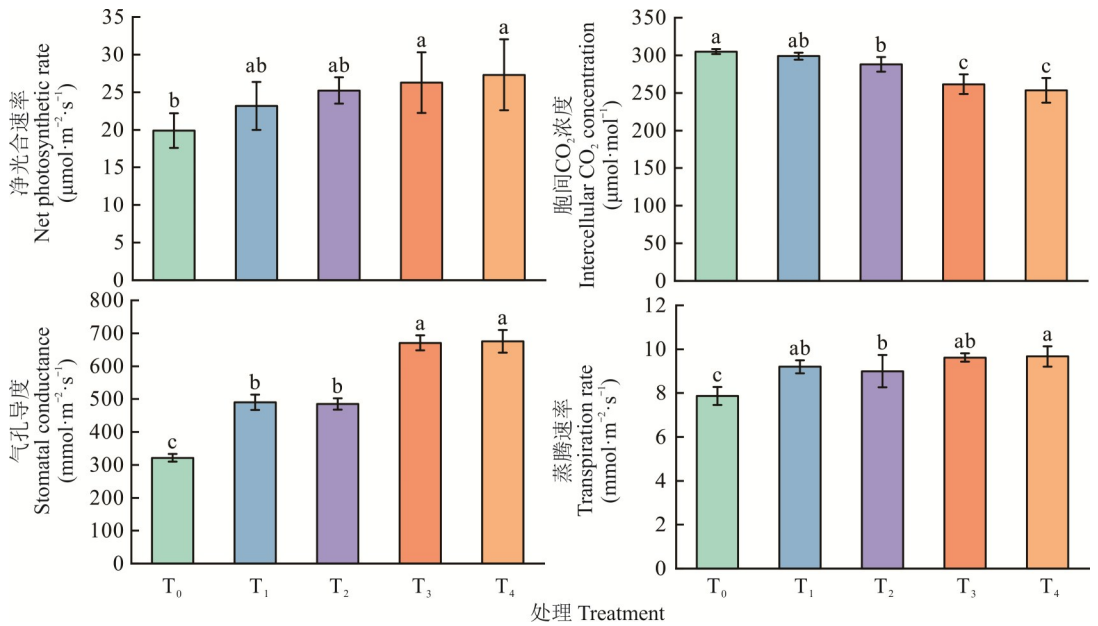


图3 添加生物炭对盐碱胁迫下无芒雀麦光合作用的影响

Fig. 3 The influence of adding biochar on the photosynthesis of *B. inermis* under saline-alkali stress

不同小写字母表示各生长指标在不同处理之间差异显著($P<0.05$)。下同。Different lowercase letters indicate significant differences in various growth indicators among different treatments ($P<0.05$). The same below.

添加生物炭增加了无芒雀麦在盐碱胁迫下的叶绿素含量(图4)，叶绿素a、叶绿素a+b含量较T_0均显著增加，T_3与T_4之间没有显著差异。其中T_1、T_2、T_3、T_4处理下叶绿素a含量较T_0分别增加57.14%、90.20%、140.41%、140.00%，叶绿素a+b含量较T_0分别增加33.51%、72.99%、118.44%、126.23%。而叶绿素b含量，在T_0与T_1间没有显著差异，在T_2、T_3、T_4处理下较T_0显著增加43.80%、83.94%、101.46%。

2.4 添加生物炭对无芒雀麦生理指标的影响

进一步检测无芒雀麦体内抗氧化酶(SOD、POD、CAT)活性、MDA以及活性氧H_2O_2含量发现(图5)，盐碱胁迫下无芒雀麦体内产生了大量的H_2O_2，随着生

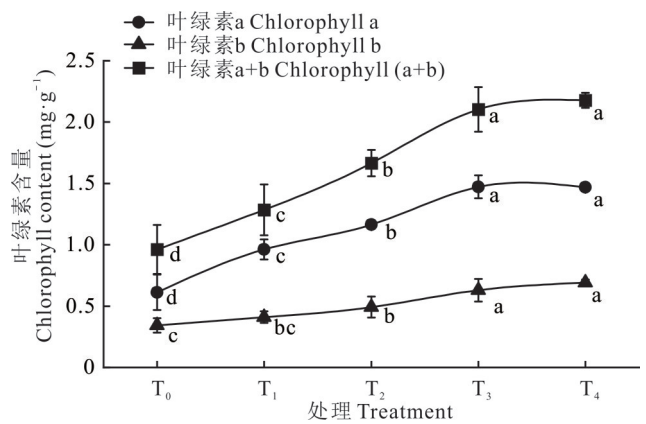


图4 添加生物炭对盐碱胁迫下无芒雀麦叶绿素含量的影响

Fig. 4 The effect of adding biochar on chlorophyll content in the leaves of *B. inermis* under saline-alkali stress

物炭添加量的增加，H_2O_2含量在T_1、T_2、T_3、T_4处理下分别较T_0显著减少 24.91%、42.35%、71.99%、67.04%。为了维持体内的活性氧平衡，抗氧化酶（SOD、POD、CAT）及 MDA 在T_0时均达到最高值，随之呈下降趋势，POD、CAT 在T_3处理下达到最低值，较T_0显著降低 29.05%、23.34%，SOD 在T_4处理时达到最低值，较T_0显著降低 12.33%，MDA 作为衡量植物氧化损伤程度的关键指标，在T_1、T_2、T_3、T_4处理下分别较T_0显著减少 27.70%、48.34%、60.35%、57.10%。

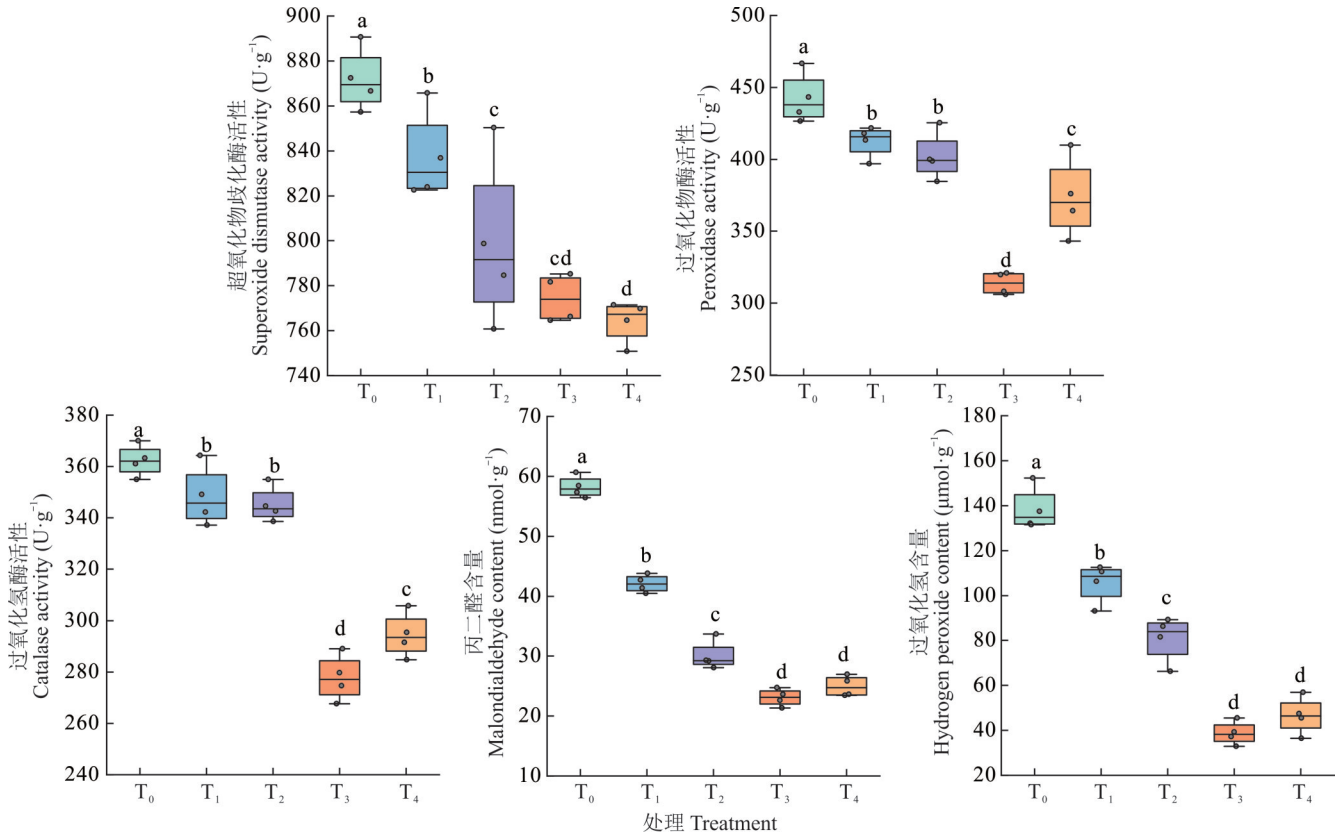


图 5　添加生物炭对盐碱胁迫下无芒雀麦生理指标的影响

Fig. 5　The influence of adding biochar on the physiological indicators of *B. inermis* under saline-alkali stress

2.5　添加生物炭对无芒雀麦盐碱胁迫相关基因表达量的影响

基于添加生物炭对盐碱胁迫下无芒雀麦幼苗生长和生理响应的研究，进一步通过荧光定量方法检测了耐盐碱基因的相对表达量（图 6），结果表明，随着生物炭添加量的增加相关耐盐碱基因表达量均显著减少，*BiMYB39*、*BiSUS* 和 *BiABCC1* 基因在T_4处理时表达量最少，较T_0显著降低 65.84%、68.82%、86.38%；而 *BiBHLH*、*BiLRR*、*BiSAUR*、*BiDHN4* 和 *BiCYP73* 基因的相对表达量先下调后上调，在T_3处理时最低，较T_0显著减少 74.45%、72.16%、73.08%、82.37%、75.73%，在T_4处理时又呈上升趋势。

3　讨论

3.1　生物炭对无芒雀麦幼苗生长的影响

土壤盐碱化严重限制了植物的生长和发育，在长期遭受盐碱胁迫后，可以通过改变形态来更好地适应环境。生物炭的多孔结构能有效改善盐碱土壤的板结状况，增加土壤孔隙度，较强的离子吸附交换性能可以通过改善土壤理化性质促进植物生长[28]。小麦（*Triticum aestivum*）幼苗在盐胁迫下添加生物炭降低了不利影响，促进小麦幼苗的生长[29]。盐碱条件下添加 5.0% 和 7.5% 生物炭促进了海滨锦葵（*Kosteletzkya pentacarpos*）根系的生长，过量会抑制其生长[30]。He 等[31]发现添加 2.0% 和 2.5% 的生物炭显著促进了芒草（*Miscanthus*）的株高、叶长、叶宽、

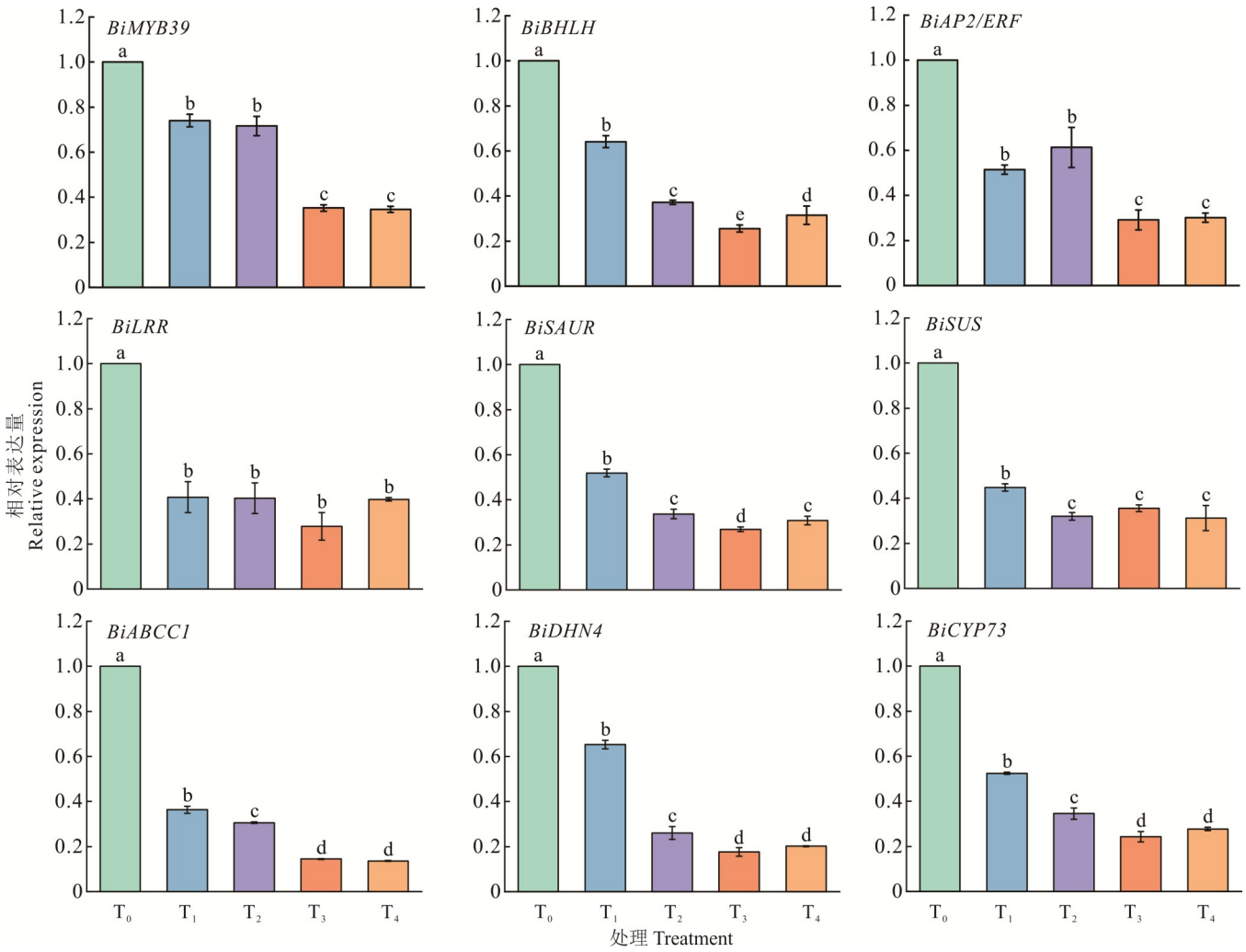


图6 添加生物炭对无芒雀麦响应盐碱胁迫基因表达量的影响

Fig. 6 The effect of adding biochar on the expression levels of genes in *B. inermis* responding to saline-alkali stress

地上部鲜重和干重。与前人研究结果一致，本研究发现添加生物炭能使盐碱地无芒雀麦株高、根长、根表面积和生物量等增加，T_3处理时达到最大值，说明在盐碱地中适量添加生物炭能够有效缓解盐碱胁迫，促进植物生长发育，T_4处理时呈下降趋势，可能是因为生物炭本身呈碱性，加剧了土壤盐碱化程度。

3.2 生物炭对无芒雀麦生理特性和叶片结构的影响

作为植物生长发育的基础生理过程，光合作用易受盐胁迫抑制。高盐环境也会破坏叶肉细胞中叶绿体膜的完整性，扰乱活性氧的代谢稳态，抑制叶绿素生物合成并阻碍植物生长[32]。前人研究表明添加生物炭能够有效缓解盐碱胁迫对植物光合反应的抑制作用，从而提高作物的生长和产量[33]。任怀新等[34]发现盐碱胁迫下添加生物炭后多花黑麦草(*Lolium multiflorum*)和紫花苜蓿的气孔导度、蒸腾速率、叶绿素含量和净光合速率均显著升高。李思平等[35]也发现小白菜(*Brassica rapa*)和棉花在盐碱胁迫中添加生物炭处理后，小白菜的叶绿素含量与净光合速率分别提高45.5%与32.9%；胞间CO_2浓度下降15.0%，同样显著提高了棉花的叶绿素含量，降低了其叶片中胞间CO_2浓度。本研究发现添加生物炭使无芒雀麦的净光合速率、气孔导度、叶片蒸腾速率增加，叶绿素含量也随之升高，胞间CO_2浓度下降。这与前人的研究结果一致，在生物炭处理下，无芒雀麦叶片气孔导度显著提升，CO_2进入胞间的阻力减小，为光合碳同化提供了更充足的底物，直接促使净光合速率提高，加快了叶肉细胞对CO_2的消耗，加速了胞间CO_2浓度的下降速率，这与生物炭对盐碱胁迫下无芒雀麦叶片解剖结构的影响结果相似。高盐胁迫下，植物叶片叶肉细胞中发生变形、排列紊乱甚至细胞破裂，导致光合功能丧失[36]。杨小英等[37]研究发现，盐胁迫下切花菊(*Chrysanthemum morifolium*)叶肉细胞变形，排列紊乱，造成细胞质处于高渗透状态，影

响植物进行正常的光合作用和叶绿素合成。本研究中，T_0处理时，无芒雀麦直接受到盐碱胁迫，表皮细胞不规则排列，叶肉细胞明显发生变形，添加生物炭后叶片表皮细胞排列整齐，叶肉细胞结构紧实。这种结构的改善确保了水分与矿质养分向叶片的高效供应，同时使光合产物能及时输出，避免了反馈抑制。

盐碱胁迫会破坏细胞的氧化还原稳态，诱导活性氧（ROS）在细胞内大量累积，一旦超过细胞的清除能力，便会引发膜脂过氧化，造成不可逆的损伤。MDA 是植物在逆境胁迫下发生膜脂过氧化的主要终产物，为应对 ROS 的爆发，植物会启动一套复杂的抗氧化酶系统，包括 SOD、POD 和 CAT，以协同清除超氧阴离子和过氧化氢，维持细胞稳态[38]。黄晶等[39]通过在盐胁迫下添加生物炭对水稻（*Oryza sativa*）幼苗耐盐性进行分析，发现生物炭的添加降低了水稻幼苗中丙二醛的含量，抑制膜脂过氧化作用，提高抗氧化能力，减轻盐胁迫对水稻幼苗的伤害。马凯等[12]通过研究生物炭和盐胁迫对菊芋生理特性的研究也得到相同的结果。本研究中，通过在盐碱地中添加生物炭无芒雀麦叶片的抗氧化酶（POD、SOD、CAT）活性逐渐降低，T_3处理时最低，可能是因为无芒雀麦在受到盐碱胁迫时，体内活性氧增加，为了维持体内的渗透压平衡，T_0处理时抗氧化酶活性达到最大，添加生物炭缓解了盐碱胁迫，不需要大量的抗氧化酶参与平衡体内活性氧。

3.3　生物炭对无芒雀麦耐盐碱基因的响应

盐碱胁迫下，植物体内耐盐碱相关基因的表达通常会发生显著上调，以激活相应的生理生化防御途径。He 等[40]发现添加生物炭激活了与盐碱胁迫和氧化应激相关的基因表达，提高了芒草对胁迫的耐受性。Noguera 等[41]研究显示，生物炭可通过促进水稻叶片的蛋白质周转来提升植株生物量，该过程伴随着叶片中多个蛋白质代谢相关基因表达的显著上调。前人构建了无芒雀麦在 NaCl 胁迫下的全长转录组数据库，利用转录组测序分析筛选到 NaCl 胁迫的差异表达基因，并利用实时荧光定量 PCR 技术对 10 个盐敏感基因的表达模式进行了验证，对 57 份无芒雀麦耐盐碱材料做了转录组分析，筛选到耐盐基因[24-25]。BHLH 和 AP2/ERF 作为核心转录因子，通过激活离子转运（如 SOS 途径）、渗透调节物质及抗氧化酶基因表达，维持细胞渗透平衡并清除 ROS[42-43]。类受体蛋白激酶 LRR 感知胁迫信号并触发下游磷酸化级联反应[44]。生长素响应基因 *SAUR* 通过调节细胞伸长与分裂，协调生长－防御资源分配[45]。液泡膜定位的 ABC 转运蛋白 ABCC1 介导 Na^+ 区隔化至液泡，降低细胞质离子毒性[46]。脱水素 DHN4 保护生物大分子结构与膜的完整性[47]。CYP73 参与次生代谢物合成以增强抗氧化能力[48]。MYB39 通过调控 ROS 代谢基因平衡氧化还原状态[49]。蔗糖合酶 SUS 则通过维持碳源供应支持渗透调节与能量需求[50]。本研究中，对 9 个耐盐碱基因进行了表达模式分析发现，T_0处理下这些基因显著表达，表明盐碱胁迫强烈激活了无芒雀麦的多层次防御网络；而随着生物炭添加，其表达量普遍显著下降，证明生物炭通过改善根际环境（降低 Na^+ 有效性、缓解渗透胁迫、减少 ROS 生成），减轻了植物启动高能耗胁迫响应的需求，以上这些基因的耐盐碱分子机制需要进一步研究。

4　结论

综上，通过解析生物炭对盐碱胁迫下无芒雀麦幼苗生长、生理及分子层面的调控效应，揭示了生物炭通过调控植株生长发育、光合生理、抗氧化代谢及耐盐碱基因表达的多维度协同机制，从而缓解盐碱胁迫对无芒雀麦幼苗的抑制效应。研究发现，添加适量生物炭（70 $t\cdot hm^{-2}$）能够促进无芒雀麦幼苗生长、改善叶片光合特性和解剖结构、减轻氧化损伤，为无芒雀麦盐碱地生态修复及生物炭改良盐碱土壤、促进作物抗逆栽培提供了科学参考。

参考文献 References：

[1] Shabala S. Learning from halophytes: Physiological basis and strategies to improve abiotic stress tolerance in crops. Annals of Botany, 2013, 112(7): 1209－1221.

[2] Li J G, Pu L J, Han M F, *et al*. Soil salinization research in China: Advances and prospects. Journal of Geographical Sciences, 2014, 24(5): 943－960.

[3] Yu G X, Li Y, Liu H Y, *et al*. Research progress of reclamation and utilization of saline-alkali land in China. Heilongjiang Agricultural Sciences, 2025(7): 96－103.
于功霞, 李迎, 刘宏元, 等. 我国盐碱地改良与利用技术研究进展. 黑龙江农业科学, 2025(7): 96－103.

[4] Wang H, Takano T, Liu S K. Screening and evaluation of saline-alkaline tolerant germplasm of rice (*Oryza sativa* L.) in soda saline-alkali soil. Agronomy, 2018, 8(10): 205.

[5] An Y, Gao Y, Tong S Z, *et al*. Morphological and physiological traits related to the response and adaption of *Bolboschoenus planiculmis* seedlings grown under salt-alkaline stress conditions. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 567782.

[6] Albert R. Salt regulation in halophytes. Oecologia, 1975, 21: 57-71.

[7] Chen Y, Li Z J, Feng W, *et al*. Physiological and biochemical characteristics and saline-alkali tolerance evaluation of different maize cultivars in response to saline-alkali stress at seedling stage. Jiangsu Agricultural Sciences, 2025, 53(12): 94-100.
陈悦, 李赵嘉, 冯薇, 等. 不同玉米品种苗期响应盐碱胁迫的生理生化特性及耐盐碱性评价. 江苏农业科学, 2025, 53(12): 94-100.

[8] Fang S M, Hou X, Liang X L. Response mechanisms of plants under saline-alkali stress. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 667458.

[9] Cui L Q, Liu Y M, Yan J L, *et al*. Revitalizing coastal saline-alkali soil with biochar application for improved crop growth. Ecological Engineering, 2022, 179: 106594.

[10] Liu D Y, Wang B H, Li J, *et al*. Effects of biochar on cotton seedling root morphology and root exudates under moderate and severe saline stress. Journal of Agro-Environment Science, 2025, 44(1): 50-58.
刘丹阳, 王伯豪, 李君, 等. 生物炭对中重度盐胁迫下棉花苗期根系形态及根系分泌物的影响. 农业环境科学学报, 2025, 44(1): 50-58.

[11] Zhong S Z, Liu X J, Ouyang J H, *et al*. Effects of biochar and phosphorus fertilizer combination on the physiological growth characteristics of alfalfa in saline-alkali soil of the Yellow River Delta. Chinese Journal of Grassland, 2024, 46(7): 35-45.
钟尚志, 刘学金, 欧阳江晗, 等. 黄河三角洲盐碱土下生物炭配施磷肥对紫花苜蓿生长及生理特性的影响. 中国草地学报, 2024, 46(7): 35-45.

[12] Ma K, Rao L Y. Response of growth and physiological indexes of *Helianthus tuberosusto* biochar under salt stress. Pratacultural Science, 2023, 40(11): 2879-2888.
马凯, 饶良懿. 盐胁迫下菊芋生长和生理指标对生物炭的响应. 草业科学, 2023, 40(11): 2879-2888.

[13] Hou Y C, Pang C H, Zhang Y Q, *et al*. Effects of biochar and nitrogen fertilizer on the physiological growth characteristics of quinoa seedlings under saline alkali. Crops, 2024(4): 240-246.
侯钰晨, 庞春花, 张永清, 等. 施用生物炭与氮肥对盐碱胁迫下藜麦幼苗生理生长特性的影响. 作物杂志, 2024(4): 240-246.

[14] Zhang X S, Dai L Y, Wang Z J, *et al*. The king of grass forages-*Bromus inermis*. Xinjiang Animal Husbandry, 2002(4): 28-29.
张希山, 代连义, 王志杰, 等. 禾草饲料之王-无芒雀麦. 新疆畜牧业, 2002(4): 28-29.

[15] Yan J H, Li X C, Song W X, *et al*. Evaluation of salt tolerance of 57 *Bromus inermis* germplasm at the germination and seedling stages. Pratacultural Science, 2026, 43(2): 380-393.
闫聚辉, 李小聪, 宋文学, 等. 57份无芒雀麦种质萌发期与苗期耐盐性评价. 草业科学, 2026, 43(2): 380-393.

[16] Lv N, Shi L, Dai Y Y, *et al*. Reclamation of saline-alkali soils in Xinjiang: A review. Journal of Irrigation and Drainage, 2024, 43(12): 1-10.
吕宁, 石磊, 戴昱余, 等. 新疆盐碱地治理利用研究回顾与启示. 灌溉排水学报, 2024, 43(12): 1-10.

[17] Han M, Zhang Y X, Pan D F, *et al*. Effects of saline-alkaloid stress on the seed germination and seedling growth of three smooth brome varieties. Heilongjiang Agricultural Sciences, 2012(7): 119-122.
韩萌, 张月学, 潘多锋, 等. 混合盐碱胁迫对3种无芒雀麦种子萌发及幼苗生长的影响. 黑龙江农业科学, 2012(7): 119-122.

[18] Li R Q, Wang Y X, Sun Y L, *et al*. Effects of salt stress on the growth, physiology, and biochemistry of five *Bromus inermis* varieties. Acta Prataculturae Sinica, 2023, 32(1): 99-111.
李瑞强, 王玉祥, 孙玉兰, 等. 盐胁迫对5份无芒雀麦苗期生长和生理生化的影响及综合性评价. 草业学报, 2023, 32(1): 99-111.

[19] Jierergе, Sui X Q, Shi G Q, *et al*. Effects of nitrogen level and arbuscular mycorrhizal fungi on the growth indicator and seed yield of *Bromus inermis*. Acta Agrestia Sinica, 2024, 32(11): 3507-3515.
吉尔尔格, 隋晓青, 石国庆, 等. 氮水平和丛枝菌根真菌对无芒雀麦生长指标和种子产量的影响. 草地学报, 2024, 32(11): 3507-3515.

[20] Meng X, Yu J H, Xie J M, *et al*. Effect of exogenous silicon on growth and photosynthetic fluorescence characteristics of cucumber seedlings under autotoxicity. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2020, 40(10): 1688－1697.
孟鑫, 郁继华, 颉建明, 等. 外源硅对自毒作用下黄瓜幼苗生长及光合特性的影响. 西北植物学报, 2020, 40(10): 1688－1697.

[21] Cui Q L. Effect of water stress on membrane permeability and malondialdehyde content in seabuckthorn cells. Modern Agricultural Science and Technology, 2017(11): 139－145.
崔庆利. 水分胁迫对沙棘细胞膜透性及丙二醛含量的影响. 现代农业科技, 2017(11): 139－145.

[22] Wang M C. Effect of pea aphid hazard on soluble protein and tannin content changes of four *Medicago sativa* cultivars (lines). Modern Agriculture, 2020(8): 24－25.
王明春. 豌豆蚜危害对四种苜蓿品种(系)可溶性蛋白和单宁含量变化的影响. 现代农业, 2020(8): 24－25.

[23] Hu X R, Tao M, Lu X X, *et al*. Study on the genetic integrity of ultra-dried seed of rice with isozyme of α-Amy and SOD. Journal of Plant Genetic Resources, 2007, 8(2): 228－230.
胡小荣, 陶梅, 卢新雄, 等. α-淀粉酶和超氧化物歧化酶等位酶与水稻种子超干燥保存遗传完整性的研究. 植物遗传资源学报, 2007, 8(2): 228－230.

[24] Zhang X F, Shi D L, Zhang L. A simple method of observing the stomatal structure of plants. Bulletin of Biology, 2002(6): 42.
张秀芳, 石东里, 张兰. 观察植物气孔结构的简易方法. 生物学通报, 2002(6): 42.

[25] Li Q, Song J X, Zhou Y, *et al*. Full-length transcriptomics reveals complex molecular mechanism of salt tolerance in *Bromus inermis* L. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 917338.

[26] Song W X, Gao X Q, Li H P, *et al*. Transcriptome analysis and physiological changes in the leaves of two *Bromus inermis* L. genotypes in response to salt stress. Frontiers in Plant Science, 2023, 4: 1313113.

[27] Ni Z Y. Functional study of stress-responsive *miR169c* and its target gene *GmNFYA3* and *miR394a* from soybean (*Glycine max* L. Merr). Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2013.
倪志勇. 大豆抗逆相关*miR169c*及其靶位点*GmNFYA3*和*miR394a*的功能研究. 北京: 中国农业科学院, 2013.

[28] Jaiswal A K, Elad Y, Paudel I, *et al*. Linking the belowground microbial composition, diversity and activity to soilborne disease suppression and growth promotion of tomato amended with biochar. Scientific Reports, 2017, 7(1): 44382.

[29] Wang Y F. Chitosan-modified biochar promotes seed germination and seedling growth of wheat under salt stress. Molecular Plant Breeding, 2023, 21(19): 6493－6499.
王乙富. 壳聚糖改性生物炭促进盐胁迫下小麦种子萌发和幼苗生长. 分子植物育种, 2023, 21(19): 6493－6499.

[30] Yang Y, Die P X, Zhang S Y, *et al*. Effects of biochar on the root growth of *Kosteletzkya pentacarpos* and soil characteristics under saline-alkali condition. Modern Agricultural Science and Technology, 2024(13): 90－94, 115.
杨怡, 迭鹏翔, 张松彦, 等. 生物炭对盐碱条件下海滨锦葵根系生长及土壤特性的影响. 现代农业科技, 2024(13): 90－94, 115.

[31] He K, He G, Wang C P, *et al*. Biochar amendment ameliorates soil properties and promotes *Miscanthus* growth in a coastal saline-alkali soil. Applied Soil Ecology, 2020, 155: 103674.

[32] Yan J F, Yang K X, Wang Z K, *et al*. The comprehensive effects of biochar on soil fertility and maize growth in coastal saline-alkali soil. Journal of Ludong University (Natural Science Edition), 2025, 41(4): 318－327, 342.
闫军芬, 杨凯心, 王志康, 等. 生物炭对滨海盐碱农田土壤肥力和玉米生长的影响. 鲁东大学学报(自然科学版), 2025, 41(4): 318－327, 342.

[33] Zhao W B, Wang S, Liu L L, *et al*. Effect of biochar amendment on saline-alkaline soil amelioration and plant growth: A literature review. Chinese Journal of Soil Science, 2024, 55(2): 551－561.
赵维彬, 王松, 刘玲玲, 等. 生物炭改良盐碱地效果及其对植物生长的影响研究进展. 土壤通报, 2024, 55(2): 551－561.

[34] Ren H X, Wang D M, Wang H, *et al*. Effects of biochar on the photosynthetic and antioxidant characteristics of ryegrass and alfalfa under saline-alkali stress. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 2021, 37(17): 116－123.
任怀新, 王冬梅, 王慧, 等. 生物炭对盐碱胁迫下黑麦草和紫花苜蓿光合及抗氧化特征的影响. 农业工程学报, 2021, 37(17): 116－123.

[35] Li S P, Zeng L S, Li X L, *et al*. Amelioration of saline soil with different biochar fertilization formulas and its effects on growth and photosynthesis of *Brassica chinensis* and cotton. Journal of Soil and Water Conservation, 2019, 33(2): 363－368.
李思平, 曾路生, 李旭霖, 等. 不同配方生物炭改良盐渍土对小白菜和棉花生长及光合作用的影响. 水土保持学报, 2019, 33(2): 363－368.

[36] Wang X L, Han W D. The salt stress on photosynthetic characteristics and anatomy of the leaves of *Heritiera littoralis* seedlings. Journal of Quanzhou Normal University, 2015, 33(6): 8-11, 23.
王秀丽, 韩维栋. 盐胁迫处理对银叶树幼苗叶片光合及解剖特征影响. 泉州师范学院学报, 2015, 33(6): 8-11, 23.

[37] Yang X Y, Huang Y Z, Hao C L, *et al*. The influence of osmotic stress on the physiological indicators and leaf structure of *Chrysanthemum* seedlings. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2025, 39(7): 1566-1580.
杨小英, 黄艳竹, 郝春磊, 等. 渗透胁迫对切花菊幼苗生理指标和叶片结构的影响. 核农学报, 2025, 39(7): 1566-1580.

[38] Liu J, Cai H, Liu Y, *et al*. A study on physiological characteristics and comparison of salt tolerance of two *Medicago sativa* at the seeding stage. Acta Prataculturae Sinica, 2013, 22(2): 250-256.
刘晶, 才华, 刘莹, 等. 两种紫花苜蓿苗期耐盐生理特性的初步研究及其耐盐性比较. 草业学报, 2013, 22(2): 250-256.

[39] Huang J, Kong Y L, Wu L L, *et al*. Biochar regulates the salt tolerance of rice seedlings under salt stress. Chinese Journal of Ecology, 2021, 40(3): 627-634.
黄晶, 孔亚丽, 吴龙龙, 等. 生物炭调控盐胁迫下水稻幼苗耐盐性能. 生态学杂志, 2021, 40(3): 627-634.

[40] He K, Xu Y, He G, *et al*. Combined application of acidic biochar and fertilizer synergistically enhances *Miscanthus* productivity in coastal saline-alkaline soil. Science of the Total Environment, 2023, 893: 164811.

[41] Noguera D, Barot S, Laossi K R, *et al*. Biochar but not earthworms enhances rice growth through increased protein turnover. Soil Biology and Biochemistry, 2012, 52: 13-20.

[42] Zhang Q Q, Zhu J H, Ni Y M, *et al*. The structure and function of plant bHLH transcription factors. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2011, 19(1): 84-90.
张全琪, 朱家红, 倪燕妹, 等. 植物bHLH转录因子的结构特点及其生物学功能. 热带亚热带植物学报, 2011, 19(1): 84-90.

[43] Lan M J, Hou M, Xiao M Q, *et al*. Research progress of AP2/ERF transcription factors participating in plant secondary metabolism and stress response. Journal of Plant Genetic Resources, 2023, 24(5): 1223-1235.
兰孟焦, 后猛, 肖满秋, 等. AP2/ERF转录因子参与植物次生代谢和逆境胁迫响应的研究进展. 植物遗传资源学报, 2023, 24(5): 1223-1235.

[44] Feng L, Zhang H W, Huang R F. Advance in research of plant receptor-like protein kinases. Journal of Agricultural Science and Technology, 2012, 14(6): 43-48.
冯蕾, 张海文, 黄荣峰. 植物LRR类受体蛋白激酶的研究进展. 中国农业科技导报, 2012, 14(6): 43-48.

[45] Liu C Y, Wang Y H. Plant auxin responsive gene *SAUR*: A review. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2024, 40(18): 83-89.
刘超逸, 王宇航. 植物生长素响应基因*SAUR*研究进展. 中国农学通报, 2024, 40(18): 83-89.

[46] Aryal B, Xia J, Hu Z H, *et al*. An LRR receptor kinase controls ABC transporter substrate preferences during plant growth-defense decisions. Current Biology, 2023, 33(10): 2008-2023.

[47] Lv A, Su L T, Liu X C, *et al*. Characterization of dehydrin protein, CdDHN4-L and CdDHN4-S, and their differential protective roles against abiotic stress in vitro. BMC Plant Biology, 2018, 18(1): 299.

[48] Knosp S, Kriegshauser L, Tatsumi K, *et al*. An ancient role for CYP73 monooxygenases in phenylpropanoid biosynthesis and embryophyte development. The EMBO Journal, 2024, 43(18): 4092-4109.

[49] Zuo R, Xu M L, Chai G H, *et al*. Function and regulation mechanism of plant MYB transcription factors. Chinese Bulletin of Life Sciences, 2012, 24(10): 1133-1140.
左然, 徐美玲, 柴国华, 等. 植物MYB转录因子功能及调控机制研究进展. 生命科学, 2012, 24(10): 1133-1140.

[50] Sun X M, Zhang T Y, Zhang S Y, *et al*. Transcriptional regulation and functional research of sucrose synthase in plant development. Planta, 2025, 262(3): 65.