

Adaptive Morphological and Physiological Responses of Oat Seedlings to Stress on Two Basic Salts (NaHCO_3 and Na_2CO_3)

Zhanwu Gao^{1,2}, Jing Liu³, Quanyu Liu¹, Yujie Xin¹, Jianhua Duan¹, Xiaoyu Chen¹, Jiajiao Wu¹, Chunsheng Mu^{2*}

¹Tourism and Geographical Science Institute, Baicheng Normal University, Baicheng Jilin

²Key Laboratory of Vegetation Ecology of Ministry of Education, Institute of Grassland Science, Northeast Normal University, Changchun Jilin

³Jilin Agriculture Science and Technology College, Jilin Jilin

Email: mucs821@yahoo.com.cn

Received: Nov. 13th, 2018; accepted: Nov. 23rd, 2018; published: Nov. 30th, 2018

Abstract

In this study, we took oats (*A. sativa* L.) seedlings as plant material. NaHCO_3 and Na_2CO_3 were treated with different concentration gradients under alkaline salt stress. Five salt concentration gradients were set for each group, and the total salt concentration was covered by salt concentration 48 - 144 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$, 10 base conditions with varying alkalinity (pH) of 8.03, 8.12, 8.18, 8.22, 8.26, 9.91, 10.22, 10.82, 11.11, and 11.27, respectively. Oat seedlings were stressed for 9 days; we measured the growth and physiological index of oat seedlings. The results showed that the number of tillers, plant height, biomass, chlorophyll content and water content decreased with the increase of saline-alkali strength, and the difference was significant ($P < 0.05$). Proline content and membrane permeability with saline-alkali strength increase with significant difference ($P < 0.05$); Na^+ and Ca^{2+} content increased and K^+ decreased. As the ratio of Na^+/K^+ increased, so did the organic acid. The pH value in the shoot tissue fluid was relatively balanced due to the increase of acid. The pH value of the tissue fluid in the root increased, leading to root metabolism disorder and death. In terms of survival rate, the tolerance limit of oat to Na_2CO_3 solution was 96 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$; the NaHCO_3 tolerance limit was 144 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$, and the tolerance limit of oat to alkaline salt decreased with the increase of pH value. Additionally, while both stresses reduced root dry weight, they did not significantly affect root extension growth. This indicates that oat adopts an opportunistic guerrilla strategy by which it avoids resource-poor patches of soil (e.g. high alkali) while preferentially exploiting more favorable habitats by maintaining root extension.

Keywords

Oat (*Avena sativa*), Alkali, Na_2CO_3 and NaHCO_3 Stresses, pH, Physiological Response

*通讯作者。

燕麦幼苗对两种碱性盐(NaHCO_3 和 Na_2CO_3)胁迫的适应性形态和生理响应

高战武^{1,2}, 刘晶³, 刘权昱¹, 辛玉洁¹, 段建华¹, 陈晓钰¹, 吴佳娇¹, 穆春生^{2*}

¹白城师范学院, 旅游与地理科学学院, 吉林 白城

²东北师范大学, 草原科学研究所, 教育部植被生态重点实验室, 吉林 长春

³吉林农业科技学院, 吉林 吉林

Email: mucs821@yahoo.com.cn

收稿日期: 2018年11月13日; 录用日期: 2018年11月23日; 发布日期: 2018年11月30日

摘要

本研究以燕麦(*A. sativa* L.)幼苗为研究对象, 通过不同浓度梯度的 NaHCO_3 与 Na_2CO_3 两种碱性盐胁迫处理, 每个组又设置了5个盐浓度梯度, 盐浓度共覆盖了总盐浓度为48~144 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$, pH值分别为8.03、8.12、8.18、8.22、8.26、9.91、10.22、10.82、11.11、11.27的碱度(pH值)各不相同的10种碱条件。对燕麦幼苗进行胁迫处理9天后, 测定燕麦幼苗生长指标和生理学指标的变化。结果表明: 随着盐碱强度的增大, 分蘖数、株高、生物量、叶绿素含量、含水量下降且差异显著($P < 0.05$); 脯氨酸含量、膜透性随盐碱强度的增大而增大且差异显著($P < 0.05$); Na^+ 、 Ca^{2+} 含量增大, K^+ 下降, Na^+/K^+ 比值增大, 有机酸增大, 地上部分组织液中的pH值相对平衡。地下部分组织液的pH值增大, 导致根代谢紊乱而致死。从存活率看, 燕麦对 Na_2CO_3 处理液的耐受极限为96 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$; 对 NaHCO_3 的耐受极限144 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$, 燕麦对碱性盐的耐受极限随pH值的增大而减小。此外, 虽然这两种压力都降低了根干重, 但它们并没有显著影响根系扩展的生长。这表明, 燕麦采用了一种机会主义的游击策略, 它避免了资源贫乏的土壤(如高碱), 而通过维持根延伸, 优先利用更有利的栖息地。

关键词

燕麦(*Avena sativa*), 碱, NaHCO_3 和 Na_2CO_3 胁迫, pH值, 生理响应

Copyright © 2018 by authors and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

土地盐碱化已成为世界性的环境问题, 是人类面临的生态危机之一, 由于土壤盐碱化, 致使生态失衡, 松嫩平原是世界三大苏打盐碱土集中分布区之一, 盐碱化土地面积为 233.31 hm^2 , 而其中的 62.44% 分布在吉林省西部地区, 导致农业生产条件恶化, 农村经济贫困化, 严重阻碍了吉林西部农业和农村经济的持续健康发展。从某种意义上来说, 吉林省西部的土地盐碱化问题是吉林省能否实现可持续发展的关键, 也是发展生态环保型效益经济的必须解决的生态稳态环境。

土地盐碱化是限制农业发展的重要因素, 它给农业生产造成的损失仅次于干旱。近年来, 有关植物

抗盐方面的研究日趋深入。在这些研究中中性盐为主,对碱性盐涉及的不多,然而在中国东北部日益扩大的内陆盐碱地中,很大一部分就是以 Na_2CO_3 为主的苏打盐碱土。在土壤中一旦含有 HCO_3^- 和 CO_3^{2-} ,将会导致 pH 值升高,则植物不仅要受到盐胁迫,而且还受到高 pH 的碱胁迫,为了研究的方便,把碱性盐引起的胁迫叫做碱胁迫[1],到目前为止,对碱胁迫的研究报道较少,仅有少量是关于高 pH 钙质土[2][3]、碱土[4]、碱性盐胁迫[5][6]。中性和碱性盐混合胁迫的报导揭示出碱胁迫甚于盐胁迫的事实[7]。对关于中性盐和碱性盐的比较,以羊草和高粱、向日葵作为研究对象,结果表明碱性盐对植物的伤害大于中性盐[8][9]。还有研究 NaCl 和 Na_2CO_3 对玉米幼苗的胁迫效应,结果表明,碱性盐对植物的胁迫因素除了和中性盐共有的离子毒害、渗透胁迫之外,还有高 pH 值及明显降低矿质元素的可利用性等方面[10]。而且在这些胁迫因素中,高 pH 值是首要的,离子毒害次之,渗透效应最小[11]。 Na_2CO_3 对植物的作用,在有机酸、离子、可溶性糖含量以及植物生长、质膜透性、光合酶活性等方面都不同于 NaCl , Na_2CO_3 对植物的伤害作用明显大于 NaCl 。事实证明,碱化比盐化具有更大的生态破坏力[11],碱性盐对植物的胁迫尽管前人做了很多工作,但 Na_2CO_3 等碱性盐对植物的伤害机理还远不止于此,所以本研究以不同种类的碱性盐对燕麦进行胁迫处理,旨在研究碱对燕麦的影响。

燕麦是禾本科早熟禾亚科燕麦属一年生草本植物,对栽培土壤要求不严格,可在多种土壤上种植,在盐碱土壤上种植比小麦等生长良好,是干旱、半干旱盐碱地区的传统食粮,由于它具有较高的抗盐碱能力,目前被广泛认为是盐碱地改良的替代性作物。但关于植物耐盐碱的研究多集中于作物小麦[12]、向日葵、棉花[13]以及牧草[14],对这些作物在盐碱胁迫下的生长发育,渗透调节等方面都取得了一定的进展。但是,对于燕麦在盐碱胁迫下的反应以及燕麦的耐盐碱机理研究较少,本研究模拟自然碱胁迫燕麦幼苗目的是:1)探究燕麦抗碱机制;2)为耐碱燕麦品种的筛选提供一定的理论依据。

2. 材料与方法

2.1. 植物材料及其培养

2.1.1. 植物材料

本实验所采用的是吉林省白城市农业科学院从引进的加拿大 F_4 代杂交后代材料中选育而成裸燕麦品种,适宜在吉林省西部地区高寒半干旱地区种植。燕麦新品种“白燕 2 号”育成编号为 B07046-2-4-1-6。

2.1.2. 材料培养

将挑选均一饱满的种子播种于直径 20 cm 盛洗净细沙的塑料花盆内。置于室外,人工遮雨以防止干扰。出苗后每天用 Hoagland 营养液透灌一次,要及时间苗每盆定苗 20 株。整个实验于 5~6 月在东北师范大学校园生物实验区内进行,平均温度 22.5°C ,平均湿度 51.5%。

2.2. 碱胁迫处理

2.2.1. 碱性条件的设计

分别将两种碱性盐 NaHCO_3 、 Na_2CO_3 分为 2 组,每个组又设置 5 个浓度梯度,处理液共覆盖了总盐浓度为 48、72、96、120、144 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的处理液,整个试验共模拟出 10 种盐碱度(pH 值 8.03~11.27)各不相同的盐碱条件,用蒸馏水配置出不同浓度,每一浓度用 pH 计测出 pH 值(见表 1)。

2.2.2. 胁迫处理

幼苗 4 周时进行盐碱胁迫处理,选取长势均匀的燕麦幼苗 48 盆随机分为 12 组,其中 2 组为对照,1 组用于处理前的干重,另 1 组用于测定处理后的干鲜重,其余的 10 组用于胁迫处理。每一处理分为 4 个重复。每天于 16:00~18:00 处理一次,每盆用 500 mL 相应的处理液,分 3 次透灌,对照组只用 Hoagland

Table 1. Main stress factors for different treatments
表 1. 不同盐碱胁迫因素

处理组 Treatments group	Main stress factors					电导率 Permeability
	pH	盐浓度 Salinity (mM)	钠离子[Na ⁺] (mM)	碳酸氢根[HCO ₃ ⁻] (mM)	碳酸根[CO ₃ ²⁻] (mM)	
A ₁	8.03	48	48	48	0	85.03
A ₂	8.12	72	72	72	0	153.87
A ₃	8.18	96	96	96	0	193.97
A ₄	8.22	120	120	120	0	217
A ₅	8.26	144	144	144	0	242
B ₁	9.91	48	96	0	48	76.1
B ₂	10.22	72	144	0	72	114.27
B ₃	10.82	96	192	0	96	143.33
B ₄	11.11	120	240	0	120	175.1
B ₅	11.27	144	288	0	144	211

营养液透灌，连续处理 9 d。

2.3. 胁迫指标的测定

2.3.1. 叶绿素含量

称取第 5 天的新鲜叶片 0.1~0.15 g，剪碎后放入离心管。随后取 10 ml 叶绿素提取液加入到其中。置黑暗处放置 2~4 天，直至叶绿素提取完全。然后分别在 663 nm，645 nm 测定 OD 值，根据下面公式和样品质量计算色素含量：

$$\text{叶绿素 a } (\mu\text{g/ml}) = 12.7 \times \text{OD}_{663} - 2.69 \times \text{OD}_{645}$$

$$\text{叶绿素 b } (\mu\text{g/ml}) = 22.9 \times \text{OD}_{645} - 4.86 \times \text{OD}_{663}$$

2.3.2. 生物量

最后一次处理的第二天早 7:00 取样，小心取出每盆所有植株，用蒸馏水洗净全株，并用吸水纸吸取表面附着的水分，每盆随机取 10 株测定将根与地上部分剪开，分别称两部分的长度和鲜重，之后把所测的 10 株置于 105°C 烘箱内杀青 15 min，在置于 80°C 烘箱至恒重为止。再称量干重，其余材料烘干后供测试其它指标。

$$\text{存活率} = n/N, n \text{ 为存活的数量, } N \text{ 为测试的总株数。}$$

$$\text{含水量} = \text{鲜重质量} - \text{干重质量}$$

2.3.3. 无机盐离子

采用原子吸收分光光度计(TAS-990, Purkinje General, 北京)分别测定 Na⁺、K⁺和游离 Ca²⁺三种阳离子。采用 DX-300 离子色谱系统(DIONEX, Sunnyvale, USA)分别测定 NO₃⁻、Cl⁻、SO₄²⁻三种阴离子，测定条件为：AS4A-SC 离子交换柱，CDM-II 电导检测器，移动相为：Na₂CO₃/NaHCO₃ = 1.7/1.8 mM。H₂PO₄⁻采用钼蓝染色法测定(Bao, 1981)。

2.3.4. 有机溶质的测定

采用 DX-300 型离子色谱系统(DIONEX, Sunnyvale, USA)测定有机酸，测定条件为：ICE-AS6 分析柱，

CDM-II 电导检测器, AMMS-ICE II 干扰抑制器, 移动相为 0.4 mM 全氟丁酸, 流速为 1.0 ml/min, 柱温为 20°C, 进样量为 50 μ l。本实验有机酸含量为所能检测到的有机酸组分总和, 包括柠檬酸、苹果酸、甲酸、乳酸、乙酸、琥珀酸和草酸。

2.3.5. 脯氨酸含量

取 1 ml 提取液, 向其中加入 1 ml 的 3% 磺基水杨酸、1 ml 冰醋酸、2 ml 2.5% 酸性茚三酮溶液, 沸水浴 60 min, 冷却至室温后加入 4 ml 甲苯, 漩涡振荡萃取红色物质, 静止后取上相, 于 520 nm 处测定 OD 值, 根据标准曲线和样品质量计算脯氨酸含量。

2.3.6. 叶片电导率

选取燕麦相同叶龄, 包在湿纱布内, 置于带盖的搪瓷盆中。有自来水轻轻冲洗叶片, 除去表面沾污物, 在用去离子水冲洗 1~2 次, 用干净纱布轻轻吸干叶片表面水分, 然后保存在湿纱布中, 以防叶片失水, 用刀片切成 1 cm 长段备用。

称取样品, 每处理分为甲、乙两组, 每组设 3 个重复, 每个 1 g 称取样品放入小烧杯, 用带十字头的小玻璃棒轻轻压住材料, 准确加入 20 ml 重蒸馏去离子水, 浸没样品。

甲组样品放入真空干燥器中, 用真空泵反复抽放气 3~4 次, 除去水与叶表面之间和细胞间隙中的空气, 使叶组织内电解质易渗出, 为使减压条件一致, 最好接一个真空压力表, 将压力控制在 400~500 mm 汞柱。减压渗透 30 min 后可恢复常压, 在 20~30°C 温度条件下震荡保温 2~3 h 测定的电导率为(S_1); 乙组样品置沸水浴中加温 10~15 min, 杀死组织, 使质膜完全破坏测定的电导率为(S_2)。

将甲、乙两组样品的组织外渗液分别倾入洁净的小玻璃杯中, 在 25°C 条件下, 用电导仪测其电导率为 ELR 。

$$ELR = S_1/S_2$$

2.3.7. 组织液 pH 值

取 5 g 新鲜茎叶, 用蒸馏水充分冲洗 3 次, 用滤纸吸干表面水分之后再用注射器挤出组织汁液, 立即用数字 pH 计(PHSI-4A 型)测定其 pH 值。

2.4. 数据统计分析

应用统计分析软件 SPSS17.0 的 Two-way ANOVA 进行不同盐浓度梯度和 pH 值对燕麦的各种指标的差异显著性的检验。pH 值即本实验设计的不同盐分组合的 A、B 两组代表一种胁迫因素, 以每一处理组的总盐浓度即盐度代表其盐胁迫强度, 随盐胁迫强度的增大 pH 值增大。实验数据采用 SPSS17.0 统计分析软件进行盐和碱的双因素方差分析, 结果用平均数 \pm 标准误表示, 显著水平为 0.05。极显著水平 0.01。

3. 实验结果

3.1. NaHCO_3 , Na_2CO_3 胁迫对燕麦生长的影响

3.1.1. NaHCO_3 , Na_2CO_3 胁迫对存活率变化的影响

在不同强度碱胁迫下, 当浓度为 48 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, A、B 两组所对应的存活率均为 100%, 虽然 pH 值变化幅度很大, 但并没有达到燕麦的致死极限。 NaHCO_3 浓度小于 120 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 燕麦幼苗的存活率也都是 100%; 而 Na_2CO_3 随浓度增大, 存活率一直在下降($P < 0.01$), 浓度为 72 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时下降到对照的 60%, 浓度 96 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时下降到对照的 21%。增大到 120 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 存活率为 0。达到完全致死的极限(如图 1(A))。

3.1.2. NaHCO_3 , Na_2CO_3 胁迫对幼苗分蘖数的影响

在 NaHCO_3 浓度 48~96 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 分蘖率高于对照, 说明低浓度对燕麦分蘖有促进作用($P < 0.01$)。随碱胁迫强度继续增大分蘖数逐渐降低, 浓度为 144 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 比对照下降了 41%。在 Na_2CO_3 作用下分蘖率低于对照, 对燕麦的分蘖有很强的抑制作用。而 Na_2CO_3 盐浓度大于 96 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 分蘖数为 0 (见图 1(B))。

3.1.3. NaHCO_3 , Na_2CO_3 胁迫对根长度和植株高度生长的影响

NaHCO_3 浓度在 48~72 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 之间时, 根的长度伸长高于对照, 但差异不显著($P > 0.05$)其余各浓度均低于对照。相同浓度时, Na_2CO_3 抑制作用强; 随浓度增大, 各组植株高度均低于对照。随着浓度增大, 对植株高度伸长生长有抑制作用(见图 1(C)、图 1(D))。

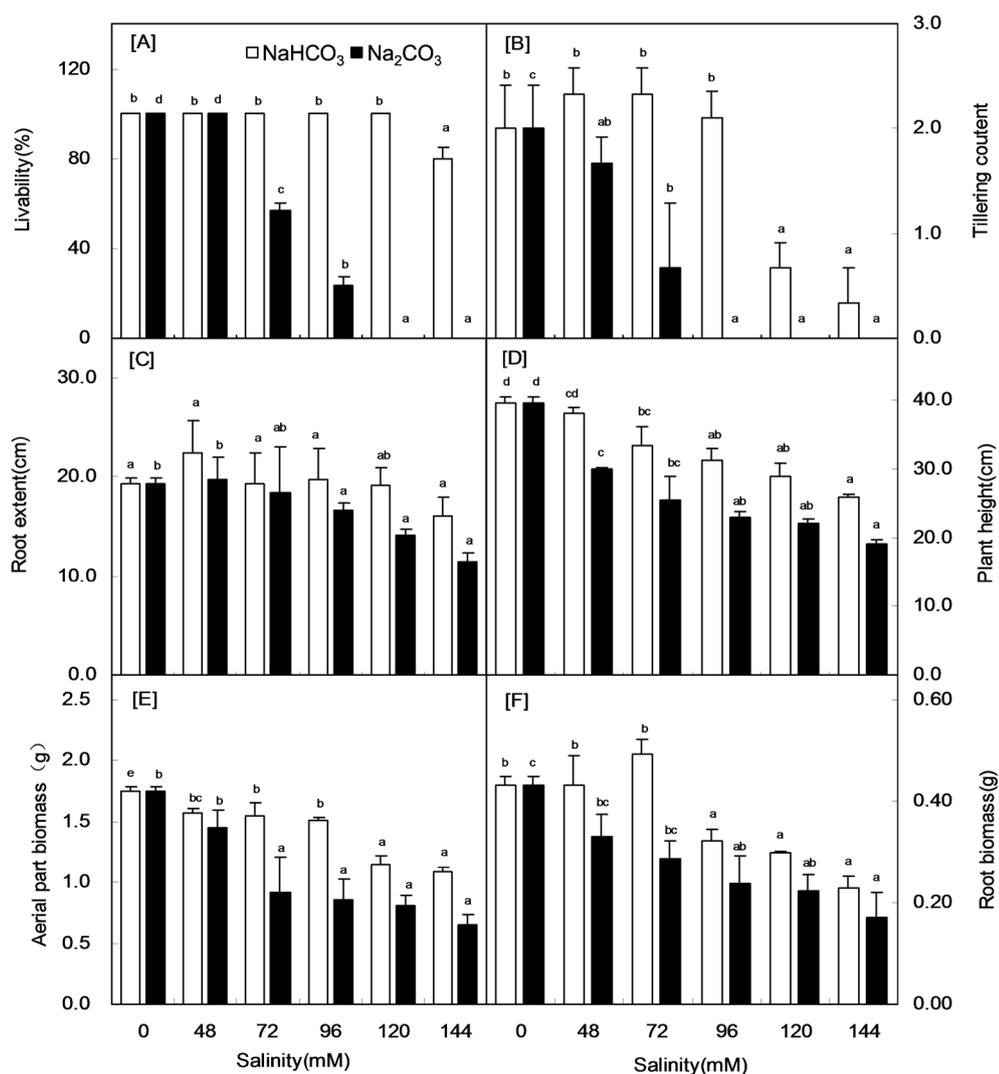


Figure 1. Effects of NaHCO_3 and Na_2CO_3 stress on (A) survival rate, (B) number of tillers per plant, (C) root length, (D) plant height, (E) shoot dry weight, (F) root dry weight in oat. Oat seedlings were treated group: NaHCO_3 , 48, 72, 96, 120, 144 mM, pH = 8.03, 8.12, 8.18, 8.22, 8.26. Na_2CO_3 , 48, 72, 96, 120, 144 mM, pH = 9.91, 10.32, 10.92, 11.11, 11.27. mM = $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$

图 1. 在 NaHCO_3 和 Na_2CO_3 胁迫下对生长指标的影响((A)存活率、(B)分蘖数、(C)根长度、(D)株高、(E)生物量、(F)根干重) NaHCO_3 , 48, 72, 96, 120, 144 mM, pH = 8.03, 8.12, 8.18, 8.22, 8.26; Na_2CO_3 , 48, 72, 96, 120, 144 mM, pH = 9.91, 10.32, 10.92, 11.11, 11.27。mM = $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$

3.1.4. NaHCO_3 , Na_2CO_3 胁迫对地上和地下生物量的影响

在不同强度碱胁迫下,对地上生物量的具有抑制作用。相同浓度下,碱越强地上生物量越低; NaHCO_3 浓度在 48~72 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,地下生物量大于对照,大于 72 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 之后小于对照,对根生长开始有抑制作用。 Na_2CO_3 各浓度胁迫下地下生物量均低于对照,并且 Na_2CO_3 对根的生长的抑制作用明显大于 NaHCO_3 的抑制作用(见图 1(E)、图 1(F))。

3.2. NaHCO_3 , Na_2CO_3 胁迫对燕麦含水量、脯氨酸含量的影响

3.2.1. NaHCO_3 , Na_2CO_3 胁迫对植株含水量

植株根含水量在 NaHCO_3 浓度为 48~72 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,含水量高于对照,其它各强度均低于对照。 Na_2CO_3 胁迫含水量均下降,并且随浓度增大含水量下降趋势明显增大;碱胁迫下燕麦地上部分含水量,两组均下降。随碱强度增大含水量下降,碱越强含水量越低,说明碱对植物吸水有抑制作用(见图 2(A)、图 2(B))。

3.2.2. NaHCO_3 , Na_2CO_3 胁迫对脯氨酸含量的影响

在 NaHCO_3 , Na_2CO_3 胁迫下,脯氨酸积累量各组含量均高于对照,随浓度增高而上升且差异显著($P < 0.01$),各组间随着处理液 pH 值的升高,燕麦幼苗叶片内脯氨酸的含量呈增加的趋势,随着 pH 值逐渐增高,碱胁迫作用也随之增强,脯氨酸积累量主要受碱影响,脯氨酸积累越多,说明植物体渗透调节能力就越强,对不良环境抵抗力增强。燕麦以提高脯氨酸含量变化来适应盐碱胁迫环境(见图 2(C))。

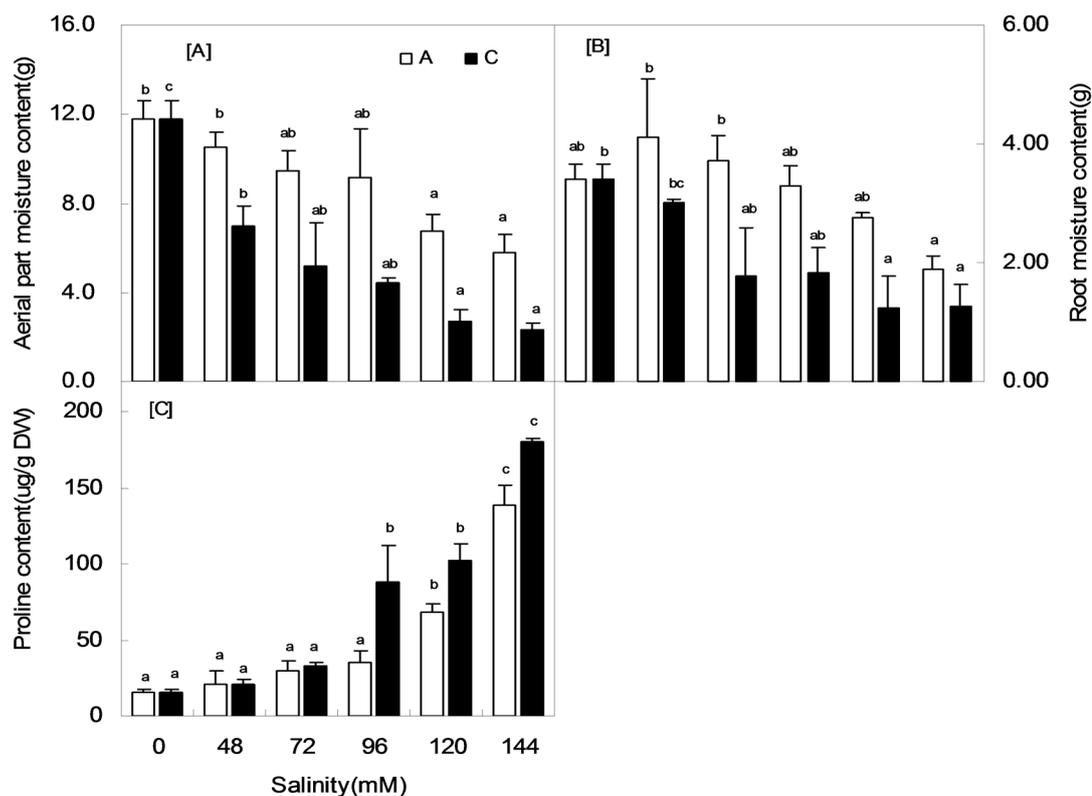


Figure 2. Under the stress of NaHCO_3 and Na_2CO_3 , proline content, aboveground water content and root water content were affected. NaHCO_3 , 48, 72, 96, 120, 144 mM, pH = 8.03, 8.12, 8.18, 8.22, 8.26; Na_2CO_3 , 48, 72, 96, 120, 144 mM, pH = 9.91, 10.32, 10.92, 11.11, 11.27. mM = $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$

图 2. 在 NaHCO_3 和 Na_2CO_3 胁迫下对脯氨酸含量、地上含水量、根含水量影响。 NaHCO_3 , 48, 72, 96, 120, 144 mM, pH = 8.03, 8.12, 8.18, 8.22, 8.26; Na_2CO_3 , 48, 72, 96, 120, 144 mM, pH = 9.91, 10.32, 10.92, 11.11, 11.27. mM = $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$

3.3. NaHCO_3 , Na_2CO_3 胁迫对叶绿素含量的影响

随浓度的增大, 燕麦叶片叶绿素 a、b 含量均逐渐下降, 各组间相同浓度随 pH 值升高叶绿素 a、b 下降趋势更显著。 NaHCO_3 对叶绿素 a、b 影响较小, Na_2CO_3 浓度 $96 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 叶片中叶绿素 a、b 下降幅度最大, 当盐浓度大于 $96 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 植株死亡没有测叶绿素。此外, 当处理液 pH 值高于 10.00 时, 植物叶绿素 a、b 含量明显低于对照 ($P < 0.05$)。随着碱强度增大, 叶绿素 a、b 含量降低速度更快, 碱对燕麦叶绿素含量影响更大, 叶绿素总量变化趋势同于叶绿素 a、b; 叶绿素 A/B 各组均高于对照(见图 3(A)~(C))。

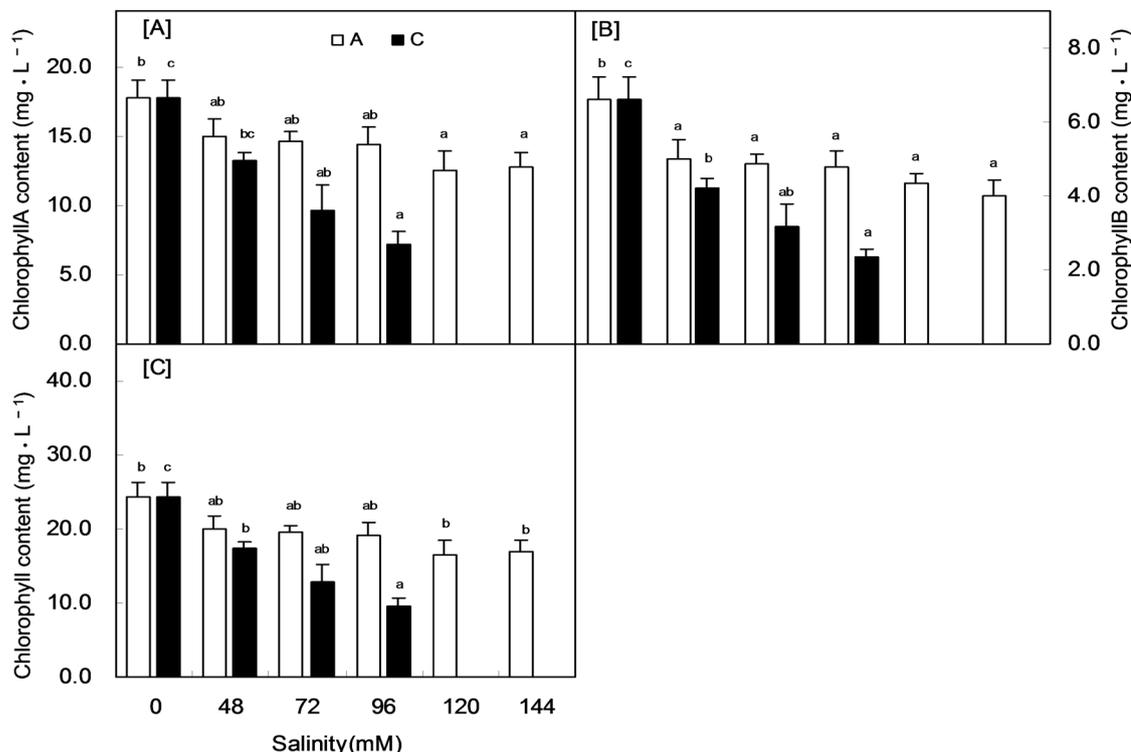


Figure 3. Effects of NaHCO_3 and Na_2CO_3 on content of chlorophyll a and b under stress. NaHCO_3 , 48, 72, 96, 120, 144 mM, pH = 8.03, 8.12, 8.18, 8.22, 8.26; Na_2CO_3 , 48, 72, 96, 120, 144 mM, pH = 9.91, 10.32, 10.92, 11.11, 11.27. mM = $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$

图 3. 在 NaHCO_3 和 Na_2CO_3 胁迫下对叶绿素 a、b 含量的影响。 NaHCO_3 , 48, 72, 96, 120, 144 mM, pH = 8.03, 8.12, 8.18, 8.22, 8.26; Na_2CO_3 , 48, 72, 96, 120, 144 mM, pH = 9.91, 10.32, 10.92, 11.11, 11.27。mM = $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$

3.4. NaHCO_3 , Na_2CO_3 胁迫对无机盐离子的影响

随着胁迫强度增大, A、B 两组燕麦茎叶中 Na^+ 显著增加 ($P < 0.05$, 见图 4(A)), 在碱胁迫下, K^+ 含量则均呈下降趋势 ($P < 0.05$, 见图 4(B))。 NaHCO_3 最高胁迫浓度时, Na^+ 积累量是对照的 11.3 倍。 Na_2CO_3 胁迫 Na^+ 积累量是对照的 45 倍。 144 mM 的 Na_2CO_3 是 NaHCO_3 的积累量的 3.93 倍 ($P < 0.05$, 见图 4(C))。 尤其是 Na_2CO_3 胁迫下的变化更大, 最高浓度 Na_2CO_3 胁迫 Na/K 值是 NaHCO_3 的 6.2 倍(见图 4(D))。 许多盐生植物 Na^+/K^+ 随胁迫强度的增加而增高, 燕麦幼苗茎叶中 Na^+/K^+ 在高 pH 值显著增高 ($P < 0.05$)。

随浓度增加, Cl^- 含量在 NaHCO_3 胁迫下积累 ($P < 0.01$), 在最高胁迫浓度时, 是对照的 6.5 倍; 而 Na_2CO_3 和 NaHCO_3 混合盐胁迫是对照的 1.8 倍; Na_2CO_3 胁迫下是对照的 1.4 倍(见图 5(A))。 SO_4^{2-} 在碱胁迫下均增加, 随 pH 值增大积累量增大(见图 5(B))。 NO_3^- 、 H_2PO_4^- 含量在碱胁迫下均下降 ($P < 0.05$, 见图 5(C)、图 5(D))。

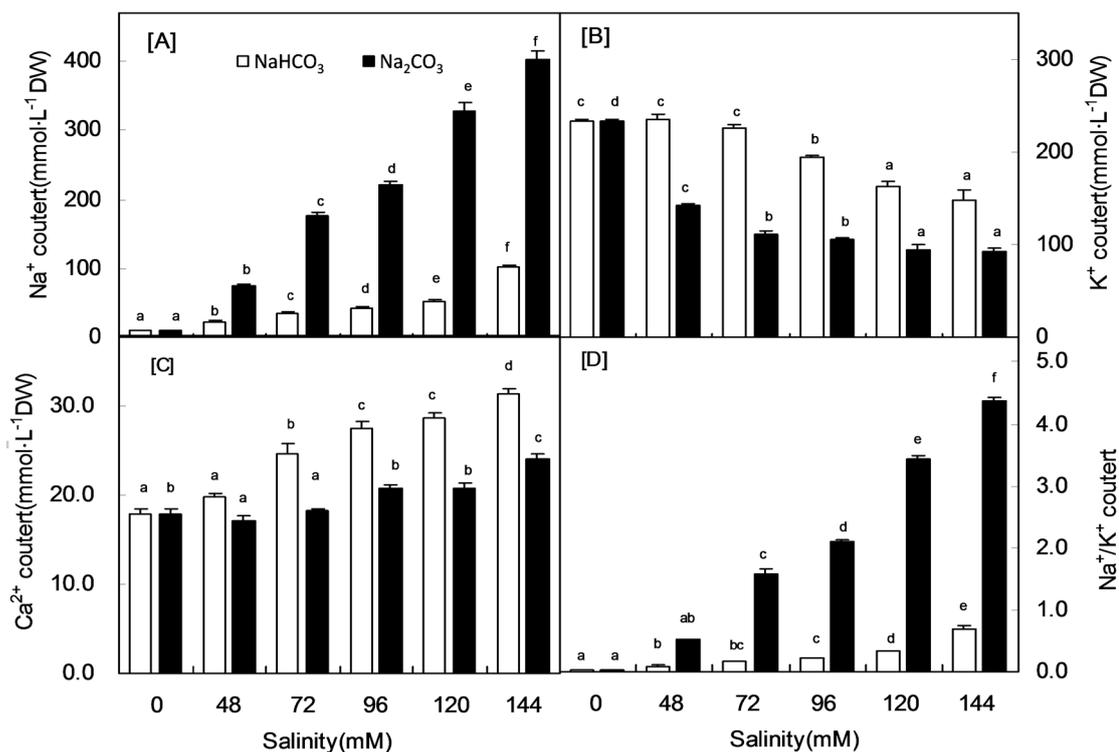
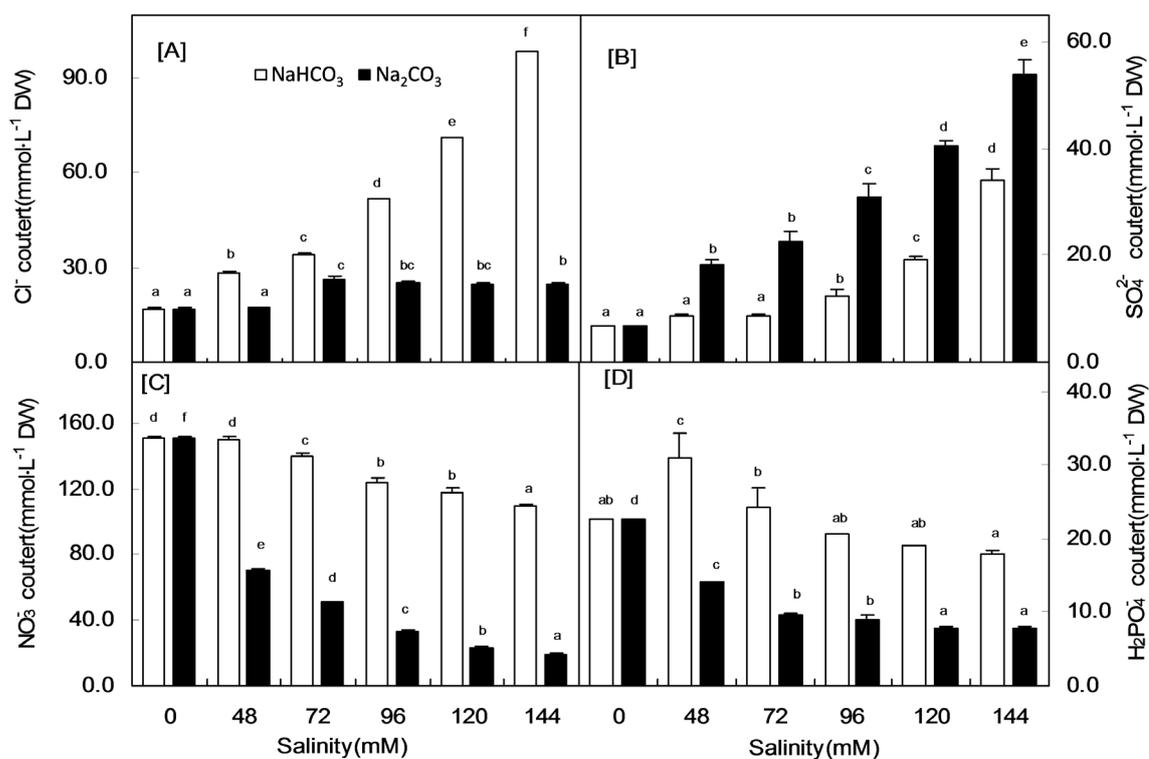


Figure 4. Influence of NaHCO₃ and Na₂CO₃ on cationic content. Group NaHCO₃, 48, 72, 96, 120, 144 mM, pH = 8.03, 8.12, 8.18, 8.22, 8.26; Na₂CO₃, 48, 72, 96, 120, 144 mM, pH = 9.91, 10.32, 10.92, 11.11, 11.27. mM = mmol·L⁻¹

图 4. 在 NaHCO₃ 和 Na₂CO₃ 胁迫下对阳离子含量的影响。NaHCO₃, 48, 72, 96, 120, 144 mM, pH = 8.03, 8.12, 8.18, 8.22, 8.26; Na₂CO₃, 48, 72, 96, 120, 144 mM, pH = 9.91, 10.32, 10.92, 11.11, 11.27。mM = mmol·L⁻¹



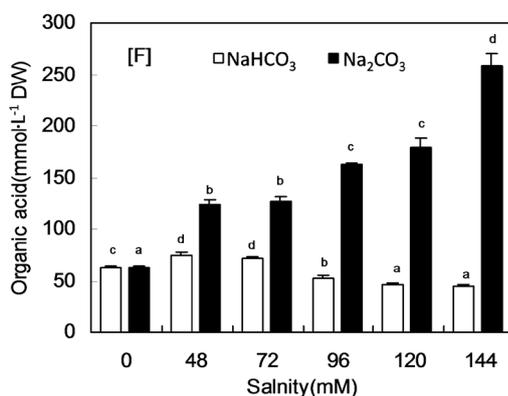


Figure 5. Effects of NaHCO₃ and Na₂CO₃ on contents of several anions and organic acids. NaHCO₃, 48, 72, 96, 120, 144 mM, pH = 8.03, 8.12, 8.18, 8.22, 8.26; Na₂CO₃, 48, 72, 96, 120, 144 mM, pH = 9.91, 10.32, 10.92, 11.11, 11.27. mM = mmol·L⁻¹

图 5. 在 NaHCO₃ 和 Na₂CO₃ 胁迫下对几种阴离子及有机酸含量的影响。NaHCO₃, 48, 72, 96, 120, 144 mM, pH = 8.03, 8.12, 8.18, 8.22, 8.26; Na₂CO₃, 48, 72, 96, 120, 144 mM, pH = 9.91, 10.32, 10.92, 11.11, 11.27。mM = mmol·L⁻¹

3.5. NaHCO₃, Na₂CO₃ 胁迫对细胞外渗率和体内 pH 值的影响

在碱胁迫下, 各组随胁迫强度增大, 电解质外渗率逐渐增加, 说明随浓度增大, 膜的损伤程度增大, 不同组间随 pH 值增大膜透性也增大, 不仅浓度增大使膜伤害加剧, 而且同一浓度下 pH 越大伤害也愈严重。轻度碱胁迫时, 浓度是主导因素, 从中度碱开始 pH 值就成了主导因素。在盐胁迫下, 细胞质膜首先受到盐离子胁迫影响而受到损伤, 使膜透性增大, 细胞可溶性内含物大量外渗, 外界钠离子等大量进入细胞, 导致细胞受到伤害(见图 6(C))。

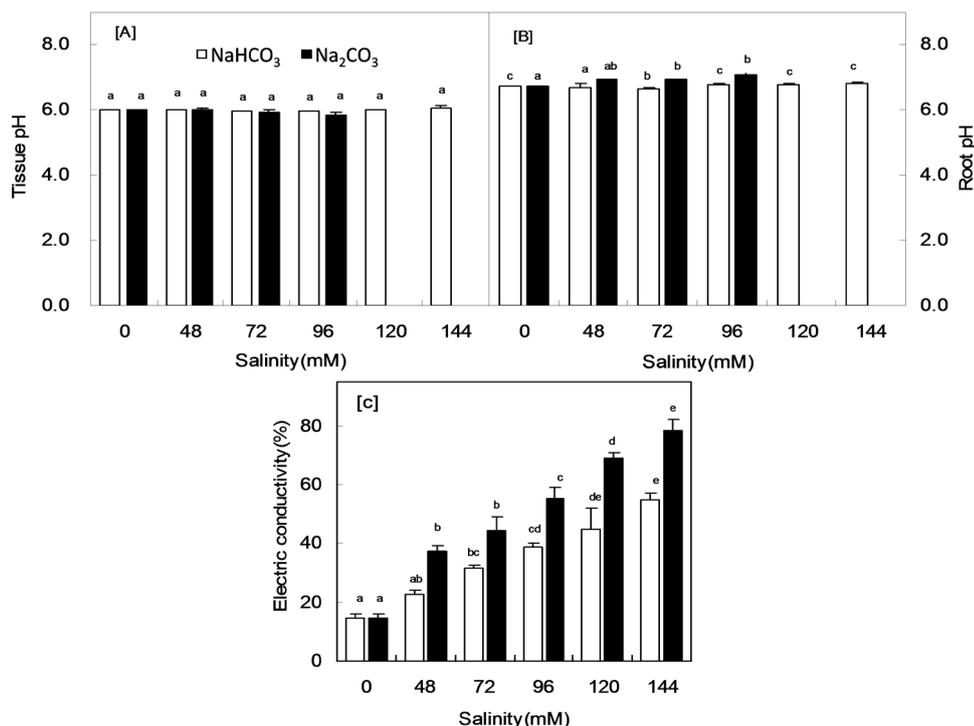


Figure 6. The effects of NaHCO₃ and Na₂CO₃ on tissue pH and electrical conductivity. Group NaHCO₃, 48, 72, 96, 120, 144 mM, pH = 8.03, 8.12, 8.18, 8.22, 8.26; Na₂CO₃, 48, 72, 96, 120, 144 mM, pH = 9.91, 10.32, 10.92, 11.11, 11.27. mM = mmol·L⁻¹

图 6. 在 NaHCO₃ 和 Na₂CO₃ 胁迫下对组织液 pH 值、电导率的影响。NaHCO₃, 48, 72, 96, 120, 144 mM, pH = 8.03, 8.12, 8.18, 8.22, 8.26; Na₂CO₃, 48, 72, 96, 120, 144 mM, pH = 9.91, 10.32, 10.92, 11.11, 11.27。mM = mmol·L⁻¹

在胁迫下, 地上部分植物组织内环境 pH 稳定($P > 0.05$), 不随外界环境 pH 值的变化而变化(见图 6(A)), 根组织液 pH, 外界环境 pH 值过高, 超过 10.11 时, 组织内环境的 pH 值有所增高(见图 6(B))。

本实验设计中盐种类代表一种胁迫因素, 以每种盐处理浓度(即 pH 值)代表另一种因素。试验数据采用 SPSS17.0 统计软件分析, 各测定指标均以 3 次重复的平均值, 对两种胁迫因素之间关系进行双因素方差分析(见表 2), 其中显著性水平是 $P \leq 0.05$, 极显著水平 $P \leq 0.01$, $F = \text{方差(MS)}/\text{误差(Error)}$ 。

Table 2. ANOVA tables presenting the effects of the salt concentration (CN) and salt component (CM) on the shoot and root biomass, root activity, Livability, proline content in shoots, electrolyte leakage rate, and chlorophyll concentration in the leaves

表 2. 方差分析表显示了盐浓度(CN)和盐组分(CM)对上述和地下生物量、根活动、存活率、脯氨酸含量、电解质渗漏率、叶中的叶绿素浓度的影响

	df	存活率 Livability		分蘖数 Tillering content		根长度 Root length (cm)		地上长度 Shoot length (cm)	
		F	P	F	P	F	P	F	P
盐浓度 Salt concentration (CN)	2	189.474	0.000	11.821	0.000	7.178	0.002	10.243	0.000
盐组成 Salt component (CM)	5	100.710	0.000	15.918	0.000	8.698	0.000	16.710	0.000
CNx CM	10	28.060	0.000	2.133	0.038	1.387	0.213	.458	0.906
	df	地上生物量 Shoot part biomass (g)		地下生物量 Root biomass (g)		地上水含量 Shoot water content (g)		地下水含量 Root water content (g)	
		F	P	F	F	F	P	F	P
盐浓度 Salt concentration (CN)	2	7.178	0.002	.119	0.888	33.896	0.000	21.269	0.000
盐组成 Salt component (CM)	5	8.698	0.000	2.126	0.077	26.101	0.000	9.432	0.000
CNx CM	10	1.387	0.213	1.370	0.220	1.789	0.086	1.467	0.179
	df	脯氨酸含量 Proline content ($\mu\text{mol/g}$)		电解质外渗率 Electrolyte leakage rate		叶绿素 a 含量 Chlorophyll-a content		叶绿素 b 含量 Chlorophyll-b content	
		F	P	F	P	F	P	F	P
盐浓度 Salt concentration (CN)	2	7.584	0.002	30.273	0.000	356.903	0.000	24.533	0.000
盐组成 Salt component (CM)	5	84.542	0.000	84.610	0.000	117.697	0.000	35.445	0.000
CNx CM	10	1.724	0.113	1.923	0.074	186.566	0.000	2.892	0.009
	df	叶绿素 a/b Chlorophyll-a+b content		钠离子含量 Na^+ content ($\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)		钾离子 K^+ content ($\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)		钙离子 Ca^{2+} content ($\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)	
		F	P	F	P	F	P	F	P
盐浓度 Salt concentration (CN)	2	16.216	0.000	1028.404	0.000	343.218	0.000	135.187	0.000
盐组成 Salt component (CM)	5	23.960	0.000	756.076	0.000	250.345	0.000	113.256	0.000
CNx CM	10	3.386	0.006	97.278	0.000	19.431	0.000	8.672	0.000

Continued

	df	钠钾比 Na ⁺ /K ⁺ content		氯离子含量 Cl ⁻ content (mmol·L ⁻¹)		硫酸根含量 SO ₄ ²⁻ content (mmol·L ⁻¹)		硝酸根含量 NO ₃ ⁻ content (mmol·L ⁻¹)	
		F	P	F	F	F	P	F	P
盐浓度 Salt concentration (CN)	2	3398.681	0.000	3940.965	0.000	132.437	0.000	3457.206	0.000
盐组成 Salt component (CM)	5	2172.316	0.000	1501.689	0.000	233.315	0.000	1069.191	0.000
CNx CM	10	385.879	0.000	741.390	0.000	7.844	0.000	87.631	0.000
	df	硫酸氢根含量 H ₂ PO ₄ ⁻ content (mmol·L ⁻¹)		有机酸含量 Organic acid (mmol·L ⁻¹)		地上 pH Shoot of pH		地下 pH Root of pH	
		F	P	F	P	F	P	F	P
盐浓度 Salt concentration (CN)	2	170.151	0.000	598.893	0.000	0.299	0.743	151.677	0.000
盐组成 Salt component (CM)	5	55.843	0.000	154.488	0.000	1.424	0.242	48.658	0.000
CNx CM	10	8.342	0.000	68.383	0.000	1.122	0.375	14.119	0.000

4. 讨论

4.1. 碱胁迫因素的作用机制

中国东北松嫩平原的土壤基质根据含盐分的主要种类不同分为盐土和碱土。其中以 NaHCO₃ 和 Na₂CO₃ 为主的土壤，称为碱土。NaCl 和 Na₂SO₄ 为主的土壤，称为盐土，而绝大多数土壤中，这两大类盐常常混合存在，故习惯上也称为盐碱土[15]。碱性盐作用因素要比单纯的中性盐的作用复杂得多。碱性盐 NaHCO₃、Na₂CO₃ 的作用因素中则要在盐胁迫的基础上又加上 pH 值的双重影响。当植物根系外环境中的 pH 值升高，轻者破坏根系的生理功能，重者使根细胞解体导致根系结构破坏；同时，也使各种矿质离子的存在状态发生改变[16] [17] [18] [19]。高 pH 值对植物的胁迫作用往往比离子毒害、渗透作用更强烈更复杂。由于构成原生质蛋白质是两性电解质，pH 值的直接影响是植物对土壤溶液中阴阳离子的吸收状况，在弱酸性条件下根细胞蛋白质中的氨基酸带正电荷，因而易于吸收外界溶液的阴离子；在弱碱条件下氨基酸带负电荷，所以易于吸收外界溶液的阳离子；间接影响是不同的 pH 值对不同离子的溶解状况不同。同时，不同的 pH 值对酶活性会有很大的影响，当 pH 值高于酶的适应范围时，影响代谢的某个关键环节，从而影响整个新陈代谢的顺利进行；而且不适宜的 pH 值还影响到土壤微生物的活动情况，使根际周围的微生物环境发生变化[20]。为了避免自然条件下是多种因素的同时作用，有些条件又无法控制的情况下，所以针对碱胁迫的作用因素在可控制条件下来进行实验。

植物在遭受碱胁迫时，除了渗透胁迫和离子毒害两个方面[21]还涉及到高 pH 胁迫。植物根环境的高 pH 值不仅能够造成根周围矿质营养状况及氧气供应能力的严重破坏，而且还会直接破坏根细胞的结构与功能，导致植物根系周围和细胞内离子不平衡，干扰代谢。植物要适应碱胁迫就必须付出更多的物质和能量，因此碱胁迫对生长的抑制作用往往更为严重。

4.2. 碱胁迫对幼苗生长的抑制作用

生物量是植物对盐碱胁迫反应的综合体现，也是植物耐盐碱性的直接指标，生长量植物抗盐碱性是

一种综合性状的表现[20] [21]。本研究结果表明,从燕麦的地下与地上的长度比值可以知道,在碱胁迫下,地下部分直接与碱接触,直接受到碱的伤害。在低浓度时,刺激地下部分的生长,高浓度碱对根的胁迫程度加重,根的生长受到的抑制程度加重。地上与地下比值下降且有显著的差异。说明燕麦地上、地下部分对盐碱胁迫的敏感程度不同。地下与地上比值越小,说明适应盐胁迫的能力越弱,即耐盐性越低。随 pH 值的增大,地下与地上比值逐渐减小。在盐碱的胁迫下燕麦的策略通过改变地上和地下部分的比例来适应胁迫环境。幼苗生长是种子植物生长发育的关键时期,是生命活动变化较强烈的一个时期[20]。种子植物生活在盐碱地上,其生活史中幼苗期,是迈进成体的关键时期。只有这阶段在与环境斗争中胜利才能使植物在环境中生存下去。低强度盐碱处理能够促进燕麦幼苗生长,而高 pH 值对燕麦幼苗有显著的抑制作用($P < 0.01$)。

通常可以采用存活率来反应环境对植物幼苗的选择情况。碱性盐胁迫对植物的正常生长有抑制作用,不同强度碱对燕麦的影响不同,高浓度的碱性盐胁迫超过了植物的适应阈值。能危及植物的生存。不同植物的耐盐碱能力不同,同一植物不同生育期耐盐碱能力也不同,本实验的结果表明:在盐碱的胁迫下,存活率随盐浓度的增高和 pH 值的增大而下降。碱强度的增大对存活率的影响更明显($P < 0.01$)。

4.3. 碱胁迫对燕麦幼苗生长过程中含水量、脯氨酸含量变化

在氨基酸中以脯氨酸的渗透调节作用最有效,在胁迫条件下不论是低等植物,还是高等植物,不论盐生植物,还是非盐生植物,都有脯氨酸的积累[22]。在碱胁迫下,燕麦以提高体内脯氨酸的含量变化来适应碱胁迫环境。植物体内脯氨酸积累越多,说明植物体的渗透调节能力就越强,对不良环境的抵抗力增强。与用不同浓度 Na_2CO_3 处理羊草,体内游离脯氨酸含量均高于对照,胁迫强度不同,脯氨酸积累量先增后减的结果不完全一致[7]。以羊草和向日葵幼苗得出游离脯氨酸含量变化逐渐增加;碱性盐所独有的胁迫因素是高 pH 值, Na_2CO_3 对植物的主要胁迫因素是高 pH 值而不是渗透胁迫和离子毒害[5] [9] [23],植物对环境高 pH 的适应方式之一是在体内积累具有缓冲作用的酸性代谢物(如有机酸、柠檬酸、脯氨酸等)进行体内 pH 调节,这种调节过程是一个耗能的过程,它虽然能降低胞内 pH 值,但也抑制了植物的生长,用 Na_2CO_3 胁迫对星星草幼苗游离氨基酸含量随盐浓度的增加而增加[20]。本实验中脯氨酸的浓度随胁迫强度的加强而增加,处理组中燕麦幼苗的脯氨酸含量均大于对照,随着 pH 值的升高,脯氨酸含量升高,且在高 pH 值高浓度时,这种胁迫效应明显增强且差异极显著($P < 0.01$),说明植物体的渗透调节能力增强。对不良环境的抵抗力增强[9]。与石德成等用混合盐碱胁迫羊草、向日葵、高粱、小麦等脯氨酸含量变化规律相符。

植物细胞的原生质是由质膜包被着的,质膜是外界盐分进入细胞的第一道屏障,植物有机体的活性部分最先接触到盐胁迫的就是质膜。质膜受到盐碱胁迫影响后,将发生一系列的胁变,其透性将增大,从而导致溶质的渗漏,并进一步影响细胞代谢。

植物细胞质膜的透性能够直接反映植物细胞对细胞内环境的稳定能力和对外界环境变化的适应与抵御的能力,是抗渗透胁迫的主要生理指标之一。本实验中随碱性增大电导率上升,与碱性盐单独胁迫作用特点相似[24] [25]。同时与混合盐碱胁迫星星草、高粱、小麦、小冰麦的结果一致[9] [10] [11]。说明盐浓度增大对膜的损伤程度增大,当盐浓度相同时 pH 值越大对膜的损伤越大。细胞膜的相对渗透率与对照相比差异显著($P < 0.01$);处理液 pH 值越高,相对渗透率越高,而且在不同处理组间(即不同 pH 值)差异显著($P < 0.01$)。

4.4. 碱胁迫对燕麦幼苗色素含量的变化

光合作用是植物生长发育的生理基础,叶绿素含量是反映植物光合作用强度的生理指标。在盐胁迫下,由于水分的亏缺、矿质营养不良和能量不足造成植物体生理过程受到干扰,细胞膜系统包括与光合

作用相关的膜结构被破坏,从而直接或间接地影响到叶绿素含量,造成植物光合强度降低,最终植物因不能从光合作用中获取足够的物质和能量而使生长受到抑制,甚至因饥饿致死。一般叶绿素 a 有利于吸收长波光,叶绿素 b 有利于吸收短波光。当叶绿素(a/b)比值减少时,能提高叶片光合活性。

4.5. 碱胁迫对燕麦幼苗体内无机离子的变化

随着胁迫强度的增加,燕麦叶中 Na^+ 显著增加($P < 0.05$), K^+ 含量显著下降($P < 0.05$)。尤其是在碱胁迫下变化更大,许多盐生植物的 Na^+/K^+ 随胁迫强度的增加而增高,碱胁迫下的更高,可能是高 pH 胁迫干扰了 K^+-Na^+ 的选择性吸收,从而导致细胞内 K^+-Na^+ 不平衡[26] [27] [28]。 Ca^{2+} 在两种胁迫下变化相似,均呈缓慢下降趋势,通常盐胁迫下也会抑制植物对 Ca^{2+} 等阳离子的吸收[26]。

随着胁迫强度的增加, Cl^- 含量、 SO_4^{2-} 均有增加趋势, NO_3^- 、 H_2PO_4^- 碱胁迫下显著降低。盐生植物在盐胁迫下通常会积累无机阴离子 Cl^- , NO_3^- , SO_4^{2-} 和 H_2PO_4^- 来保证阴阳的离子平衡[28] [29],而本研究结果大量积累了 Cl^- 、 SO_4^{2-} ,表明燕麦与盐生植物耐盐机制有所不同。高碱胁迫下,会显著抑制盐生植物 NO_3^- 和 H_2PO_4^- 阴离子的吸收[28],但本实验结果显示显著抑制 NO_3^- 和 H_2PO_4^- 阴离子积累,表明碱胁迫在燕麦和盐生植物对阴离子种类的抑制上基本相同。

4.6. 碱胁迫对燕麦幼苗体内 pH 值和有机酸的变化

植物维持组织内环境的 pH 稳定是代谢正常进行的必要条件。一般情况下,不管外界环境的 pH 值如何改变,只要植物能够适应环境,其体内的 pH 值应该相对稳定。本实验中地上部分组织内环境的 pH 值保持稳定,根组织内环境 pH 值在外界环境超过 10.11 时,组织内环境的 pH 值增加,破坏内环境的平衡(见图 6(C))。可能会导致植株死亡。

有机酸含量碱胁迫下显著增加($P < 0.05$) 在 Na_2CO_3 胁迫时,是对照的 1.8 倍,比 NaHCO_3 、胁迫高出 1.3 倍(见图 6(C))。有机酸通常在植物体内以有机阴离子形态存在,不但可以中和过量的阳离子[28],而且可以补偿由于植物营养缺乏和重金属胁迫造成的阴离子大量代谢而造成的负电荷亏缺[29]。燕麦为了解决碱胁迫下造成的过量的 Na^+ 积累和无机阴离子亏缺(见图 4(A)、见图 5)等问题,采取了大量积累有机酸的响应措施。因此,碱胁迫下的有机酸大量积累可能是对高 pH 胁迫的一种特殊响应机制。

4.7. 燕麦耐碱机制

高 pH 胁迫是碱胁迫的关键所在,植物若要在碱化土地上生存,不仅要在根外进行微环境的 pH 调节,还必须在细胞内进行 pH 调节以保持正常新陈代谢及离子的相对平衡。植物可能通过根系分泌 H^+ 、有机酸以及呼吸放出 CO_2 等途径实现根外微环境的 pH 调节[25]。而细胞内的 pH 调节可能主要通过液泡中大量积累有机酸来实现[9]。在碱胁迫下燕麦在细胞内积累大量的有机酸不但弥补无机阴离子亏缺而调节细胞内 pH,还有可能被运输到根部用于根外 pH 调节,因此,可以认为体内大量积累有机酸是燕麦对碱胁迫的特殊而积极的生理响应之一。

碱胁迫对光合色素和膜系统的严重伤害说明碱胁迫可能已影响到细胞质,造成叶绿体结构和功能的破坏。引起叶绿素的合成减少。引起光合作用的下降,生物量积累下降。同时碱胁迫还干扰无机离子代谢,造成燕麦体内 Na^+ 增加, K^+ 含量下降。 Ca^{2+} 缓慢增加趋势。 Cl^- 含量下降、 SO_4^{2-} 大量积累。综合以上两点分析似乎表明,碱胁迫可能严重干扰了 Na^+ 、 K^+ 、 Cl^- 、 SO_4^{2-} 的代谢,而脯氨酸、有机酸在碱胁迫下的特殊积累可能正是对这种干扰的应激性反应。

5. 结论

本实验证明,在总盐浓度是相同时, Na_2CO_3 对燕麦的作用明显大于其他的,导致燕麦体内 Na^+ 、 K^+

不平衡, 严重破坏光合色素和膜系统, 表明高 pH 值可能影响到细胞的生理活动。导致根组织液 pH 值增大, 植物的生长发育受到抑制, 甚至达到致死的程度。因此, 植物若在碱化土地生存, 不仅要根际以外的微环境进行 pH 调节, 还必须在细胞内稳定的 pH 调节以保持正常代谢及离子平衡。

致 谢

衷心感谢东北师范大学生命科学学院草地研究所对实验指标测定技术的支持。

基金项目

吉林省教育厅“十三五”科学技术研究重点项目“盐碱胁迫对羊草‘两性’繁殖权衡与策略的影响”(吉教科合字[2016]第 41 号); 国家自然科学基金[2018]第 31770520 号“氮沉降背景下枯落物对松嫩草地植物多样性及稳定性的作用机制”。

缩写词

ELR: Electrolyte Leakage Rate

OA: Organic Acid

参考文献

- [1] 石德成, 殷立娟. 盐(NaCl)与碱(Na₂CO₃)对星星草胁迫作用的差异[J]. 植物学报, 1993, 35(2): 144-149.
- [2] Brand, J.D., Tang, C. and Rathhjen, A.J. (2002) Screening Rough-Seeded Lupins (*lupines Pilosus Murr.* and *Lupinus atlanticus* Glads.) for Tolerance to Calcareous Soils. *Plant and Soil*, **245**, 261-275. <https://doi.org/10.1023/A:1020490626513>
- [3] Nuttall, G., Armstrong, R.D. and Connor, D.J. (2003) Evaluating Phys-Icochemical Constraints of Calcarosols on Wheat Yield in the Victorian Southern Mallee. *Australian journal of Agricultural Research*, **54**, 487-497. <https://doi.org/10.1071/AR02168>
- [4] Hartung, W., Leport, L., Ratcliffe, R.G., et al. (2002) Abscisicacid Concentration, Root pH and Anatomy Do Not Explain Growth Differences of Chickpea (*Cicer arietinum* L.) and Lunpin (*Lupinus angustifolius* L.) on Acid and Alkaline Soils. *Plant and Soil*, **240**, 191-199. <https://doi.org/10.1023/A:1015831610452>
- [5] 石德成, 殷立娟. Na₂CO₃胁迫下羊草苗的胁迫反应及其数学分析[J]. 植物学报, 1992, 34(5): 386-393.
- [6] 杨春武, 等. 复杂盐碱条件对星星草种子萌发的影响[J]. 草业学报, 2006, 15(5): 45-51.
- [7] 王萍. 碳酸钠胁迫下羊草幼苗的生理效应及外源脱落酸的缓解效应[J]. 草业学报, 1998, 7(1): 24-28.
- [8] 颜宏, 赵伟, 秦峰梅, 等. 盐碱胁迫对碱地肤、地肤种子萌发以及幼苗生长的影响[J]. 东北师大学报(自然科学版), 2006, 38(4): 117-123.
- [9] 石德成, 盛艳敏, 赵可夫. 不同盐浓度的混合盐对羊草苗的胁迫效应[J]. 植物学报, 1998, 40(12): 1136-1142.
- [10] 盛彦敏, 石德成, 肖洪兴, 等. 不同程度中碱性复合盐对向日葵生长的影响[J]. 东北师大学报(自然科学版), 1999(4): 65-69.
- [11] 石德成, 赵可夫. 复杂盐碱条件对向日葵胁迫作用主导因素的实验确定[J]. 作物学报, 2002, 28(4): 461-467.
- [12] Moynihan, M.R., et al. (1995) Chilling Induced Heat Evolution in Plants. *Plant Physiology*, **108**, 995-999. <https://doi.org/10.1104/pp.108.3.995>
- [13] 谢得意, 王惠萍, 王付欣, 等. 盐胁迫对棉花种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 中国棉花, 2000, 27(9): 12-13.
- [14] 王萍, 殷立娟, 李建东. NaCl 胁迫下羊草幼苗的生理反应及外 ABA 的缓解效应[J]. 应用生态学报, 1996, 7(2): 155-158.
- [15] 石德成, 赵可夫. 不同盐浓度的混合盐对羊草苗的胁迫效应[J]. 植物学报, 1998, 40(12): 1136-1142.
- [16] Munns, R. (2002) Comparative Physiology of Salt and Water Stress. *Plant, Cell & Environment*, **25**, 239-250. <https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00808.x>
- [17] Mishra, A. and Shitole, R. (1986) Growth and Yield of Oat (*Avena sativa* L.) cv Kent under Na₂SO₄ Doninated Saline Soil. *Geobios*, **13**, 253-257.

- [18] Lin, Z., Li, S., Lin, G., Sun, G. and Guo, J. (1984) Superoxide Dismutase Activity and Lipid Peroxidation in Relation to Senescence of Rice Leaves. *Acta Botanica Sinica*, **26**, 605-615. (In Chinese)
- [19] Hansen, E.H. and Munnes, D.N. (1988) Effect of CaSO₄ and NaCl on Mineral Content of *Leucaena leucocephala*. *Plant Soil*, **107**, 101-105.
- [20] 孙国荣, 阎秀峰. Na₂CO₃ 胁迫对星星草幼苗游离氨基酸含量的影响[J]. 植物研究, 2000, 20(1): 71-72.
- [21] 肖雯, 贾恢先, 蒲陆梅. 几种盐生植物抗盐生理指标的研究[J]. 西北植物学报, 2000, 20(5): 818-825.
- [22] 卢静君, 多立安, 刘祥君. 盐胁迫下两草种 SOD 和 POD 及脯氨酸动态研究[J]. 植物研究, 2004, 24(1): 115-119.
- [23] 汤章城. 植物在逆境条件下脯氨酸的积累及其可能的意义[J]. 植物生理学通讯, 1984(1): 15-26.
- [24] Levitt, J. (1980) Response of Plants to Environmental Stress. Academic Press, New York, 365-434.
- [25] 王玉祥, 张博, 王涛. 盐胁迫对苜蓿叶绿素、甜菜碱含量和细胞膜透性的影响[J]. 草业科学, 2009, 26(3): 53-56.
- [26] Khan, M.A., Ungar, I.A. and Showalter, A.M. (2000) Effects of Salinity on Growth, Water Relations and Ion Accumulation of the Subtropical Perennial Halophyte *Atriplex griffithii* var. *stocksii*. *Annals of Botany*, **85**, 225-232. <https://doi.org/10.1006/anbo.1999.1022>
- [27] Yang, C.W., Chong, J.N., Kim, C.M., Li, C.Y., Shi, D.C. and Wang, D.L. (2007) Osmotic Adjustment and Ion Balance Traits of an Alkali Resistant Halophyte *Kochia sieversiana* during Adaptation to Salt and Alkali Conditions. *Plant Soil*, **294**, 263-276. <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9251-3>
- [28] Yang, C., Shi, D. and Wang, D. (2008) Comparative Effects of Salt Stress and Alkali Stress on Growth, Osmotic Adjustment and Ionic Balance of an Alkali-Resistant Halophyte *Suaeda glauca* (Bge.). *Plant Growth Regulation*, **56**, 179-190. <https://doi.org/10.1007/s10725-008-9299-y>
- [29] Yang, C.W., Guo, W.Q. and Shi, D.C. (2010) Physiological Roles of Organic Acids in Alkali-Tolerance of the Alkali-Tolerant Halophyte *Chloris virgata*. *Agronomy Journal*, **102**, 1081-1089. <https://doi.org/10.2134/agronj2009.0471>

知网检索的两种方式:

1. 打开知网页面 <http://kns.cnki.net/kns/brief/result.aspx?dbPrefix=WWJD>
下拉列表框选择: [ISSN], 输入期刊 ISSN: 2168-5665, 即可查询
2. 打开知网首页 <http://cnki.net/>
左侧“国际文献总库”进入, 输入文章标题, 即可查询

投稿请点击: <http://www.hanspub.org/Submission.aspx>

期刊邮箱: br@hanspub.org