

# Saline and Alkaline Stresses on Growth and Physiological Changes in Oat (*Avena sativa* L.) Seedlings

Zhanwu Gao<sup>1\*</sup>, Jitao Zhang<sup>2</sup>, Jiahong Tang<sup>3</sup>, Jianghua Duan<sup>1</sup>, Xiaoyu Chen<sup>1</sup>, Quanyu Liu<sup>1</sup>, Yujie Xin<sup>1</sup>, Lihong Wang<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Tourism and Geographical Science Institute, Baicheng Normal University, Baicheng Jilin

<sup>2</sup>Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun Jilin

<sup>3</sup>Key Laboratory of Vegetation Ecology of Ministry of Education, Institute of Grassland Science, Northeast Normal University, Changchun Jilin

Email: \*gaozw261@nenu.edu.cn

Received: Oct. 12<sup>th</sup>, 2018; accepted: Oct. 24<sup>th</sup>, 2018; published: Oct. 31<sup>st</sup>, 2018

## Abstract

In this study, two neutral salts (NaCl and Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>) and two alkaline salts (NaHCO<sub>3</sub> and Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>) were mixed in the Anmoer mass ratio 2:1 and divided into two groups A and B. Six total salt concentration gradients (48 - 168 mM) were set in each group to simulate a total of 12 mixed saline conditions with different salinity and alkalinity (pH), and four weeks of growth for the *Avena* seedlings. After 9 days of stress treatment, the results show that the growth of oats is affected. In order to resist the Na<sup>+</sup> ion poisoning and osmotic stress of salt stress, oats have mainly adopted a large number of physiological response mechanisms and adaptation strategies for accumulating Cl<sup>-</sup>, SO<sub>4</sub><sup>2-</sup> and proline, but not organic acids. However, under high pH alkali stress, oats mainly take a large number of accumulated organic acids to resist high pH, accumulate proline physiological response mechanisms and adaptation countermeasures, and have nothing to do with Cl<sup>-</sup>. The change of Cl<sup>-</sup> and organic acid under two kinds of stress is the fundamental difference between the physiological response mechanism and the adaptive countermeasures.

## Keywords

Oat (*Avena sativa* L.), Salt Stress, Alkali Stress, pH, Organic Acid, Physiological Response

# 盐和碱胁迫对燕麦(*Avena sativa* L.)幼苗生长与生理的影响

高战武<sup>1\*</sup>, 张继涛<sup>2</sup>, 唐佳红<sup>3</sup>, 段江华<sup>1</sup>, 陈晓钰<sup>1</sup>, 刘权昱<sup>1</sup>, 辛玉洁<sup>1</sup>, 王丽红<sup>1</sup>

\*通讯作者。

文章引用: 高战武, 张继涛, 唐佳红, 段江华, 陈晓钰, 刘权昱, 辛玉洁, 王丽红. 盐和碱胁迫对燕麦(*Avena sativa* L.)幼苗生长与生理的影响[J]. 农业科学, 2018, 8(10): 1213-1225. DOI: 10.12677/hjas.2018.810178

<sup>1</sup>白城师范学院旅游与地理科学学院, 吉林 白城

<sup>2</sup>中国科学院东北地理与农业生态研究所, 吉林 长春

<sup>3</sup>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

Email: gaozw261@nenu.edu.cn

收稿日期: 2018年10月12日; 录用日期: 2018年10月24日; 发布日期: 2018年10月31日

## 摘要

本研究将两种中性盐( $\text{NaCl}$ 和 $\text{Na}_2\text{SO}_4$ )和两种碱性盐( $\text{NaHCO}_3$ 和 $\text{Na}_2\text{CO}_3$ )均按摩尔质量比例2:1混合, 并分为A、B两组, 每个组内设置6个总盐浓度梯度(48~168 mM)共模拟出12种盐度和碱度(pH值)各不相同的混合盐碱条件, 对生长4周的燕麦(*Avena sativa*)幼苗进行胁迫处理9天后, 研究结果表明: 燕麦的生长受到影响, 燕麦为了抵御盐胁迫的 $\text{Na}^+$ 离子毒害和渗透胁迫, 主要采取了大量积累 $\text{Cl}^-$ 、 $\text{SO}_4^{2-}$ 和脯氨酸的生理响应机制和适应对策, 而与有机酸无关。但是在高pH值的碱胁迫下, 燕麦主要采取了大量积累有机酸抵御高pH值, 积累脯氨酸生理响应机制和适应对策, 而与 $\text{Cl}^-$ 基本无关。 $\text{Cl}^-$ 和有机酸在两种胁迫下完全不同的变化, 是两者生理响应机制和适应对策的根本区别所在。这样保证体内的地上部分组织液pH值的稳定。

## 关键词

燕麦(*Avena sativa*), 盐胁迫, 碱胁迫, pH, 有机酸, 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

土壤盐碱化已成为限制农牧生产的环境问题之一, 引起越来越多国家和地区的重视。在全球耕地中盐渍土占23%, 苏打土占37%。盐土和苏打土广布于100多个国家, 约覆盖全世界可耕地面积的10%左右。在盐碱土中可溶性盐分的阳离子主要包括 $\text{Na}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ 、 $\text{K}^+$ 等, 阴离子主要包括 $\text{Cl}^-$ 、 $\text{SO}_4^{2-}$ 、 $\text{HCO}_3^-$ 、 $\text{CO}_3^{2-}$ 和 $\text{NO}_3^-$ 等[1], 而中国的东北地区盐碱土的组成特点是阳离子 $\text{Na}^+$ 居多, 阴离子主要是 $\text{Cl}^-$ 、 $\text{SO}_4^{2-}$ 、 $\text{HCO}_3^-$ 、 $\text{CO}_3^{2-}$  [2]。通常将中性盐胁迫称为盐胁迫, 而将碱性盐胁迫称为碱胁迫[3]。由 $\text{NaHCO}_3$ 、 $\text{Na}_2\text{CO}_3$ 等碱性盐所造成的碱胁迫对植物的破坏作用明显大于由 $\text{NaCl}$ 、 $\text{Na}_2\text{SO}_4$ 等中性盐所造成的盐胁迫[4]。而土壤中一旦含有碱性盐 $\text{HCO}_3^-$ 、 $\text{CO}_3^{2-}$ 等会导致土壤pH值升高, 植物不仅受到盐胁迫, 而且还受到高pH形成的碱胁迫。关于高pH的钙质土[5] [6]、碱土[7]、碱性盐胁迫[8] [9] [10]以及中性盐和碱性盐混合胁迫的报道揭示出碱胁迫甚于盐胁迫的事实[11]。土壤的盐化与碱化往往是相伴发生, 有一些地区土壤既盐化又碱化的现象格外突出。

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小麦[12]、向日葵[13]、棉花[14]以及牧草上[3] [4] [5], 对这些作物在不同的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。燕麦抗盐碱性较强,目前在中国吉林的西北部土地盐碱化比较严重的地区已有大面积推广。研究燕麦的抗盐碱生理机理对盐碱土地的开发利用具有重要的价值。关于燕麦的耐盐性及耐盐生理机制已有报道,但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[15]。本研究两种中性盐(NaCl 和  $\text{Na}_2\text{SO}_4$ )和两种碱性盐( $\text{NaHCO}_3$  和  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ )混合,在人为可控制的条件下模拟出盐和碱不相同的条件,对燕麦(*Avena sativa*)幼苗进行胁迫处理。本研究的目的是:1) 探讨不同盐和碱对燕麦幼苗的影响差异;2) 探讨盐和碱胁迫,燕麦幼苗的适应机制的差异。

## 2. 材料与方法

### 2.1. 植物材料与其培养

本实验所采用的燕麦(*Avena sativa*)种子是吉林省白城市农业科学院培育成的燕麦新品种“白燕2号”,为裸燕麦品种。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。出苗后,每天用 Hoagland 营养液透灌一次,每盆定苗 20 株,人工遮雨防止干扰,整个实验于 2017 年 5~6 月进行,平均温度 22.5℃,自然光照,平均湿度 51.5%。

### 2.2. 盐碱胁迫处理

在实验室内选定 NaCl、 $\text{Na}_2\text{SO}_4$  两种中性盐和  $\text{NaHCO}_3$ 、 $\text{Na}_2\text{CO}_3$  两种碱性盐,按 2:1 摩尔比例混合后用蒸馏水配制,使一价阴离子与二价阴离子之比 2:1;保证电荷数相等,两组间相同浓度的钠离子之比 1:1。若以  $\text{Na}^+$  的总浓度代表盐的浓度,两组之间对应盐浓度相等,每组内又设有 48、72、96、120、144、168 mM (其中  $\text{Na}^+$  总浓度是 64、96、128、160、192 和 224 mM) 6 个不同盐浓度梯度,总计模拟出 12 种不同的盐碱组合梯度(表 1)。

出苗 4 周后进行盐碱胁迫处理,选取长势均匀的燕麦 39 盆随机分为 13 组,其中 1 组为对照,其余 12 组用于不同处理。每一处理 3 个重复。每天于 16:00~18:00 用相应浓度的处理液处理一次,每盆用 500 mL 处理液分 3 次透灌花盆,对照组只用 Hoagland 营养液透灌,连续处理 9 d。

**Table 1.** Main stress factors for different treatment

**表 1.** 不同胁迫处理因素

处理因素 Treatments group	主要胁迫因素 Main stress factors							Permeability
	pH	Salinity	$[\text{Na}^+]$	$[\text{Cl}^-]$	$[\text{SO}_4^{2-}]$	$[\text{HCO}_3^-]$	$[\text{CO}_3^{2-}]$	
	value	(mM)	(mM)	(mM)	(mM)	(mM)	(mM)	
A <sub>1</sub>	7.03	48	32	16.0	8.0	0.0	0.0	63.60
A <sub>2</sub>	7.12	72	64	32.0	16.0	0.0	0.0	85.03
A <sub>3</sub>	7.18	96	96	48.0	24.0	0.0	0.0	153.87
A <sub>4</sub>	7.22	120	128	64.0	32.0	0.0	0.0	193.97
A <sub>5</sub>	7.26	144	160	80.0	40.0	0.0	0.0	217.00
A <sub>6</sub>	7.29	168	192	96.0	48.0	0.0	0.0	242.00
B <sub>1</sub>	9.84	48	32	0.0	0.0	16.0	8.0	39.97
B <sub>2</sub>	9.91	72	64	0.0	0.0	32.0	16.0	76.10
B <sub>3</sub>	9.96	96	96	0.0	0.0	48.0	24.0	114.27
B <sub>4</sub>	10.11	120	128	0.0	0.0	64.0	32.0	143.33
B <sub>5</sub>	10.39	144	160	0.0	0.0	80.0	40.0	175.10
B <sub>6</sub>	10.69	168	192	0.0	0.0	96.0	48.0	211.00

### 2.3. 胁迫指标的测定

**存活率** =  $n/N$ , ( $n$  为存活的数量,  $N$  为测试的总株数)。

**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 株测定将地下与地上部分剪开, 分别称两部分的长度和鲜重 (FW), 之后把所测的 10 株置于 105℃ 烘箱内杀青 15 min, 在置于 80℃ 烘箱至恒重为止。再称量干重 (DW), 其余材料烘干后供测试其它指标。

**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。

**含水量** =  $FW - DW$

**叶绿素含量**:

称取第 9 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[16]:

叶绿素 A ( $\mu\text{g/ml}$ ) =  $12.7 \times OD_{663} - 2.69 \times OD_{645}$ ;

叶绿素 B ( $\mu\text{g/ml}$ ) =  $22.9 \times OD_{645} - 4.86 \times OD_{663}$ 。

**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℃ 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℃ 条件下, 用电导仪测其电导率为  $ELR$ 。

$$ELR = S_1/S_2$$

**游离脯氨酸含量**: 取 1 ml 提取液, 向其中加入 1 ml 3% 磺基水杨酸、1 ml 冰醋酸、2 ml 的 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。

**无机盐阴离子**: 采用原子吸收分光光度计 (TAS-990, Purkinje General, 北京) 分别测定  $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$  和游离  $\text{Ca}^{2+}$  三种阳离子。采用 DX-300 离子色谱系统 (DIONEX, Sunnyvale, USA) 分别测定  $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{Cl}^-$ 、 $\text{SO}_4^{2-}$  三种阴离子, 测定条件为: AS4A-SC 离子交换柱, CD M-II 电导检测器, 移动相为:  $\text{Na}_2\text{CO}_3/\text{NaHCO}_3 = 1.7/1.8$  mM。  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  采用钼蓝染色法测定[16]。

**有机酸的测定**: 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℃, 进样量为 50  $\mu\text{l}$ 。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。

**数据分析**: 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 SSPS17.0 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±标准误表示，显著水平为 0.05。极显著水平 0.01 (见表 2)。

### 3. 结果

#### 3.1. 盐碱对燕麦幼苗生长的影响

在盐各浓度胁迫下，燕麦幼苗的存活率均为 100%，即盐各浓度并没有使燕麦达到致死程度；在碱各浓度胁迫下，当浓度大于 96 mM 时，存活率开始下降( $P < 0.01$ )，浓度为 144 mM 时，燕麦存活率显著下

**Table 2.** ANOVA tables presenting the effects of the salt concentration (CN) and salt component (CM) on the shoot and root biomass, root activity, Tilling content, 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)对地上和地下生物量、根活动、存活率、脯氨酸含量、电解质渗漏率、叶绿素含量的影响

	df	存活率 Livability		生物量 biomass		地上 pH shuoot of pH		根 pH root of pH	
		F	P	F	P	F	P	F	P
Salt concentration (CN)	1	521.690	0.000	55.942	0.000	1.897	0.179	1047.57	0.0008
Salt component (CM)	5	125.908	0.000	12.350	0.000	2.157	0.078	43.848	0.000
CNx CM	5	125.908	0.000	3.554	0.010	0.410	0.866	35.679	0.000
	df	叶绿素 A Chlorophyll-a content		叶绿素 B Chlorophyll-b content		叶绿素含量 Chlorophyll content		叶绿素 A/B Chlorophyll a/b content	
		F	P	F	P	F	P	F	P
Salt concentration (CN)	1	8.760	0.006	43.188	0.000	23.991	0.000	40.712	0.000
Salt component (CM)	5	34.790	0.000	14.945	0.000	35.529	0.000	2.158	0.078
CNx CM	5	1.704	0.157	1.958	0.106	2.175	0.076	2.047	0.092
	df	钠离子含量 Na <sup>+</sup> content		钾离子含量 K <sup>+</sup> content		钙离子含量 Ca <sup>2+</sup> content		钠钾比值 Na <sup>+</sup> /K <sup>+</sup> content	
		F	P	F	P	F	P	F	P
Salt concentration (CN)	1	2678.158	0.000	145.102	0.000	136.321	0.000	2875.24	0.0002
Salt component (CM)	5	651.379	0.000	135.601	0.000	113.134	0.000	846.973	0.000
CNx CM	5	230.982	0.000	9.852	0.000	7.687	0.000	341.827	0.000
	df	氯离子含量 Cl <sup>-</sup> content		硫酸根含量 SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> content		硝酸根含量 NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> content		磷酸一氢根 H <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> <sup>-</sup> content	
		F	P	F	P	F	P	F	P
Salt concentration (CN)	1	9432.842	0.000	153.134	0.000	2439.92	0.000	148.247	0.0003
Salt component (CM)	4	2492.290	0.000	157.112	0.000	527.491	0.000	20.537	0.000
CNx CM	4	1536.905	0.000	8.393	0.000	128.283	0.000	7.221	0.000
	df	有机酸含量 Organic acid		脯氨酸含量 Proline content		电导率 Electric conductivity		含水量 Moisture content	
		F	P	F	P	F	P	F	P
Salt concentration (CN)	1	2.177	0.151	2.177	0.151	41.094	0.000	286.773	0.000
Salt component (CM)	5	4.881	0.002	4.881	0.002	54.217	0.000	32.272	0.000
CNx CM	5	3.722	0.008	3.722	0.008	3.479	0.011	8.519	0.000



降。盐碱两组虽然具有相同浓度  $\text{Na}^+$ ，但随 pH 值增大存活率下降( $P < 0.01$ )。表明燕麦对盐、碱两种胁迫的耐受限度明显不同，燕麦致死主要是高 pH 所至(见图 1(A))。

在盐胁迫下，浓度为 48 mM 时，生物量大于对照，低浓度促进生物量的积累。大于 48 mM 后随着浓度的增大，生物量均低于对照且逐渐下降。在碱胁迫下，生物量均低于对照。在盐碱两组之间相同  $\text{Na}^+$  浓度的条件下，高 pH 值使生物量大幅度下降(见图 1(B))。

### 3.2. 盐碱胁迫对组织液 pH 值的影响

不论是盐胁迫还是碱胁迫对地上部分的 pH 值影响不大，没有达到显著差异( $P > 0.05$ )。与对照比无明显差异，对组织液的 pH 值无影响。只有到最高浓度 168 mM 时，出现 pH 值升高于对照的现象(见图 2(A))。

盐胁迫对根组织液的 pH 值影响无差异，与对照比无差异( $P > 0.05$ )，但碱对根组织液 pH 值的影响差异显著( $P < 0.05$ )，导致根 pH 值升高(见图 2(B))。可能破坏细胞，超过植物的适应范围。

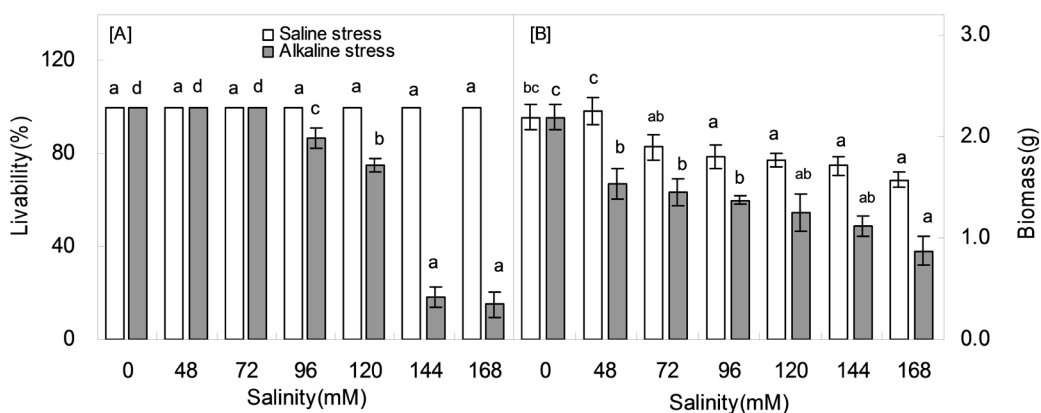
### 3.3. 盐碱胁迫对叶绿素含量的影响

在盐、碱胁迫下，随着浓度的增大，燕麦叶片的叶绿素 A 含量均低于对照且逐渐下降，盐浓度大于 120 mM，下降幅度增大( $P < 0.05$ )。随着碱强度的增大，叶绿素 a、b 含量均低于对照( $P < 0.05$ )，叶绿素的总量随胁迫强度的增大均下降。盐胁迫下叶绿素 A/B 低于对照，碱胁迫下叶绿素 A/B 高于对照差异不显著( $P > 0.05$ ) (见图 3(A)~(D))。

### 3.4. 盐碱胁迫对脯氨酸含量和有机酸含量的影响

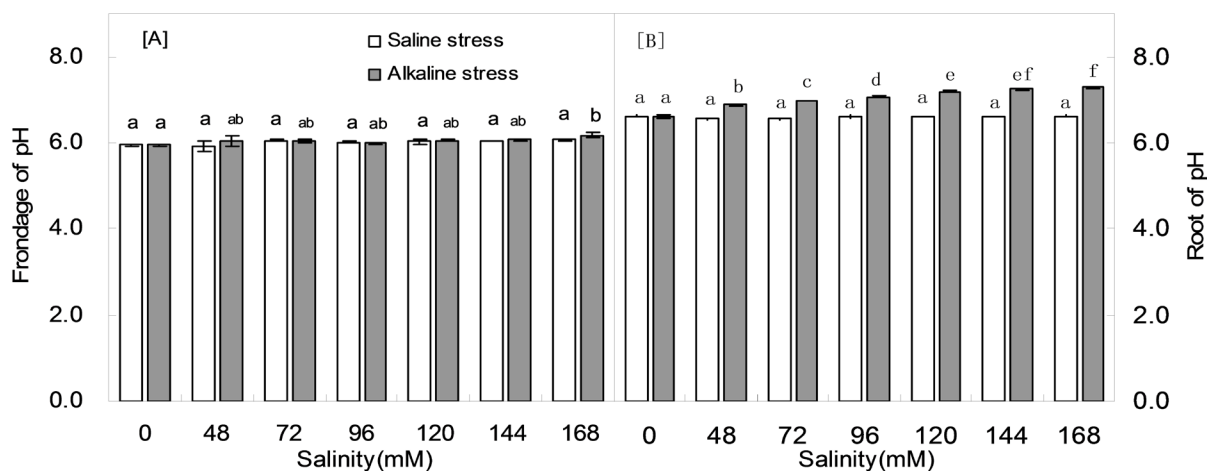
在盐胁迫下，各对应浓度脯氨酸积累量均高于对照，并随盐浓度增高而上升，并差异显著( $P < 0.01$ )，在碱胁迫下，各浓度均高于对照。随 pH 值升高，燕麦幼苗体内脯氨酸含量呈明显增加趋势，盐碱两组即使在相同  $\text{Na}^+$  条件下，碱胁迫明显大于盐胁迫，盐是由浓度引起。当 pH 升高于 9.84 之后，碱作用上升为主导地位，此时脯氨酸积累量主要受碱影响(见图 4(A))。

有机酸含量在盐胁迫下呈下降趋势( $P > 0.05$ )，但在碱胁迫下却显著增加( $P < 0.05$ )在最高胁迫浓度时，是对照的 3.9 倍，比盐胁迫高出 4.1 倍(见图 4(B))。



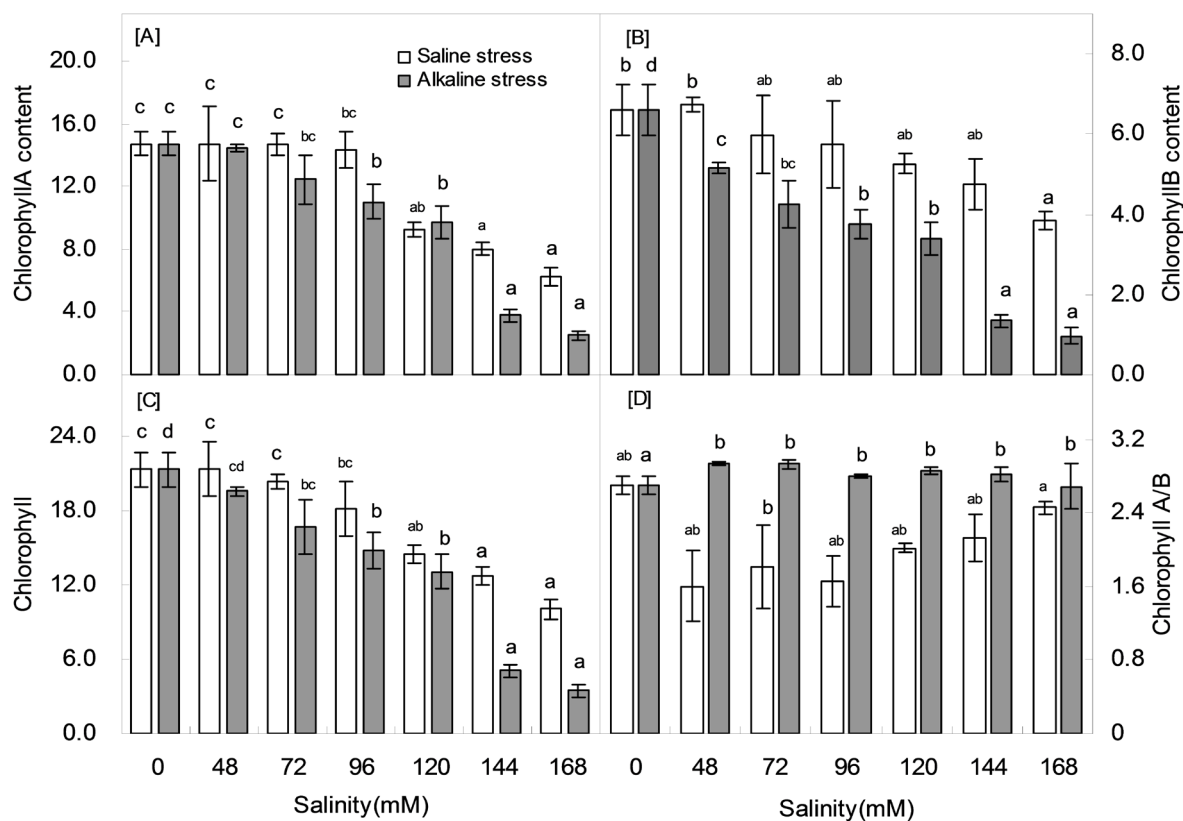
**Figure 1.** Effect of salt and alkali stresses on survival/livability (A) and biomass (B) of oat seedlings, the 4 week-old oat seedlings were treated with salt stress ( $\text{NaCl}:\text{Na}_2\text{SO}_4 = 2:1$ ; pH 7.03 - 7.29) and alkali stress ( $\text{NaHCO}_3:\text{Na}_2\text{CO}_3 = 2:1$ ; pH 9.84 - 10.61) for 9 days, the values are means ( $\pm$ SE) of triplicate samples

**图 1.** 盐碱胁迫对燕麦幼苗存活率及生物量的影响。盐比例是  $\text{NaCl}:\text{Na}_2\text{SO}_4 = 2:1$ ，总浓度是 48, 72, 96, 120, 168 mM；pH 是 7.03, 7.06, 7.14, 7.19, 7.26, 7.29；碱比例是  $\text{NaHCO}_3:\text{Na}_2\text{CO}_3 = 2:1$ ，总浓度也是 48, 72, 96, 120, 168 mM；pH 是 9.84, 9.91, 9.96, 10.11, 10.39, 10.61。胁迫 9 天后，分三次重复取平均值



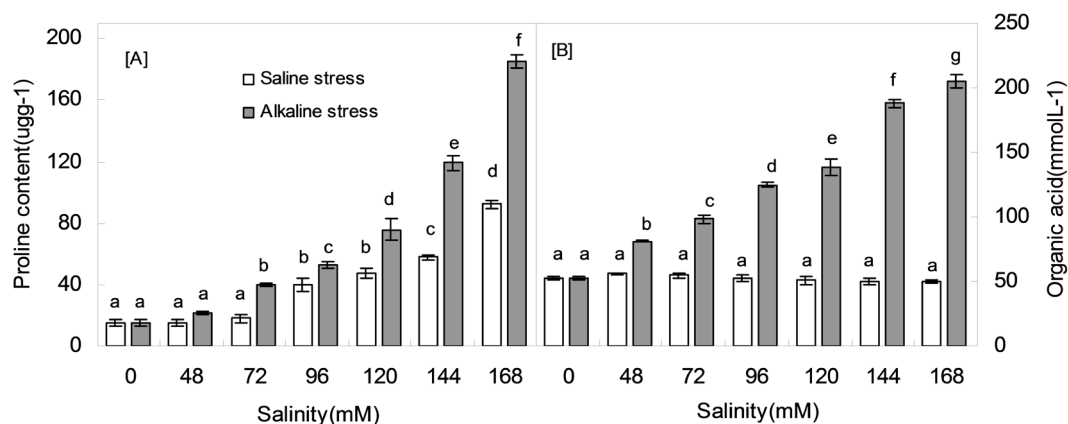
**Figure 2.** Effect of salt and alkali stresses on shoot (A) and root (B) pH values of oat seedlings, the 4 week-old oat seedlings were treated with salt stress ( $\text{NaCl}:\text{Na}_2\text{SO}_4 = 2:1$ ; pH 7.03 - 7.29) and alkali stress ( $\text{NaHCO}_3:\text{Na}_2\text{CO}_3 = 2:1$ ; pH 9.84 - 10.61) for 9 days, the values are means ( $\pm\text{SE}$ ) of triplicate samples

**图 2.** 盐碱胁迫对叶茎和根组织液 pH 值的影响。盐比例是  $\text{NaCl}:\text{Na}_2\text{SO}_4 = 2:1$ ，总浓度是 48, 72, 96, 120, 168 mM；pH 是 7.03, 7.06, 7.14, 7.19, 7.26, 7.29；碱比例是  $\text{NaHCO}_3:\text{Na}_2\text{CO}_3 = 2:1$ ，总浓度是 48, 72, 96, 120, 168 mM；pH 是 9.84, 9.91, 9.96, 10.11, 10.39, 10.61。胁迫 9 天后，分三次重复取平均值



**Figure 3.** Effect of salt and alkali stresses on chlorophyll contents of oat seedlings, the 4 week-old oat seedlings were treated with salt stress ( $\text{NaCl}:\text{Na}_2\text{SO}_4 = 2:1$ ; pH 7.03 - 7.29) and alkali stress ( $\text{NaHCO}_3:\text{Na}_2\text{CO}_3 = 2:1$ ; pH 9.84 - 10.61) for 9 days, the values are means ( $\pm\text{SE}$ ) of triplicate samples

**图 3.** 盐碱胁迫对叶绿素含量的影响。盐比例是  $\text{NaCl}:\text{Na}_2\text{SO}_4 = 2:1$ ，总浓度是 48, 72, 96, 120, 168 mM；pH 是 7.03, 7.06, 7.14, 7.19, 7.26, 7.29；碱比例是  $\text{NaHCO}_3:\text{Na}_2\text{CO}_3 = 2:1$ ，总浓度是 48, 72, 96, 120, 168 mM；pH 是 9.84, 9.91, 9.96, 10.11, 10.39, 10.61。胁迫 9 天后，分三次重复取平均值



**Figure 4.** Effect of salt and alkali stresses on proline (A) and organic acids (B) of oat seedlings, the 4 week-old oat seedlings were treated with salt stress ( $\text{NaCl}:\text{Na}_2\text{SO}_4 = 2:1$ ; pH 7.03 - 7.29) and alkali stress ( $\text{NaHCO}_3:\text{Na}_2\text{CO}_3 = 2:1$ ; pH 9.84 - 10.61) for 9 days, the values are means ( $\pm\text{SE}$ ) of triplicate samples

**图 4.** 盐碱胁迫对脯氨酸和有机酸含量变化影响。盐比例是  $\text{NaCl}:\text{Na}_2\text{SO}_4 = 2:1$ ，总浓度是 48, 72, 96, 120, 168 mM；pH 是 7.03, 7.06, 7.14, 7.19, 7.26, 7.29；碱比例是  $\text{NaHCO}_3:\text{Na}_2\text{CO}_3 = 2:1$ ，总浓度是 48, 72, 96, 120, 168 mM；pH 是 9.84, 9.91, 9.96, 10.11, 10.39, 10.61。胁迫 9 天后，分三次重复取平均值

### 3.5. 盐碱胁迫对细胞膜透性和含水量的变化

随盐浓度增加，电解质外渗率逐渐增加，说明随盐浓度增大，膜的损伤程度增大，随 pH 值增大膜透性也增大，盐和碱  $\text{Na}^+$  浓度相同时，pH 值越高伤害也愈严重。低 pH 值时，盐浓度是主导因素，高碱 pH 值是主导因素。(见图 5(A))。

在盐胁迫下，浓度低于 72 mM 时，含水量高于对照，说明低浓度促进吸水。大于 96 mM 之后均低于对照，并逐渐下降。说明高浓度盐胁迫下，导致体内水分不同程度外渗，因此含水量下降更为明显。在碱胁迫下，含水量均低于对照。随 pH 增大含水量下降明显。(见图 5(B))。

### 3.6. 盐碱胁迫对无机离子的变化

随着胁迫强度的增加，燕麦茎叶中  $\text{Na}^+$  显著增加 ( $P < 0.05$ )，在最高胁迫浓度时，碱胁迫  $\text{Na}^+$  积累量是对照的 46.5 倍，比盐胁迫高出 1.8 倍(见图 6(A))；不论盐碱  $\text{K}^+$  含量均显著下降 ( $P < 0.05$ ，见图 6(B))。尤其是在最高胁迫浓度时碱胁迫的  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  高达 5.2，而盐胁迫的只有 1.1 (见图 6(D))。在盐和碱胁迫下，随着胁迫强度的增加， $\text{Ca}^{2+}$  呈上升的趋势(见图 6(C))。

随盐浓度增加， $\text{Cl}^-$  含量在盐胁迫下积累且极显著增加 ( $P < 0.01$ )，而在碱胁迫下略有增加，变化幅度不大，在最高胁迫浓度时，比对照高 5.5 倍，比碱胁迫的高 4.7 倍(见图 7(A))。 $\text{SO}_4^{2-}$  在两种胁迫下均增加，碱胁迫的积累量大于盐(见图 7(B))。在盐碱胁迫下  $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  含量均下降 ( $P < 0.05$ )，高 pH 值下降幅度更大(见图 7(C)和图 7(D))。

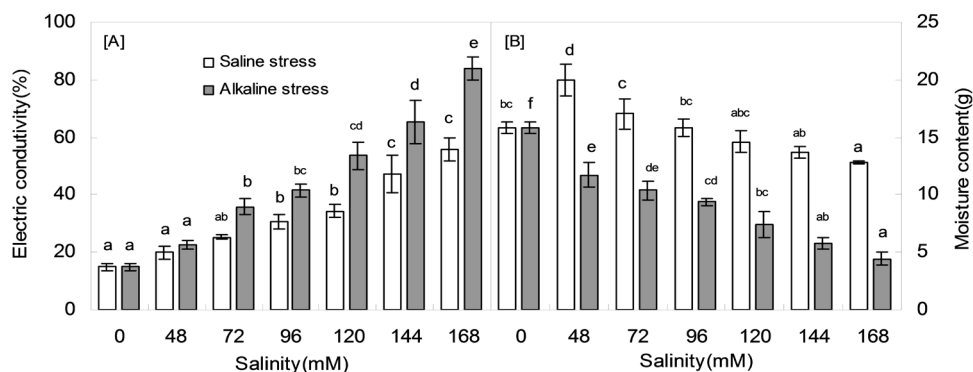
## 4. 讨论

### 4.1. 盐碱胁迫形成协同效应

土壤根据含盐分的主要种类不同，分为以中性盐  $\text{NaCl}$  和  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  等为主的盐土和以碱性盐  $\text{NaHCO}_3$  和  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  为主的碱土，这两大类盐同时存在时，又称为盐碱土[17][18]。在不同种类盐混合的生态条件看，盐碱的大环境中的各种小环境存在着明显的异质性，造成其复杂性主要原因之一就是所含盐分种类、组成、比例及含量是各不相同。一般认为，盐胁迫作用因素主要是以  $\text{Na}^+$  为主的离子毒害效应和高浓度盐造成水势下降的渗透胁迫带来的生理干旱，而碱胁迫因素中则要在盐胁迫基础上又加上 pH 值的双重

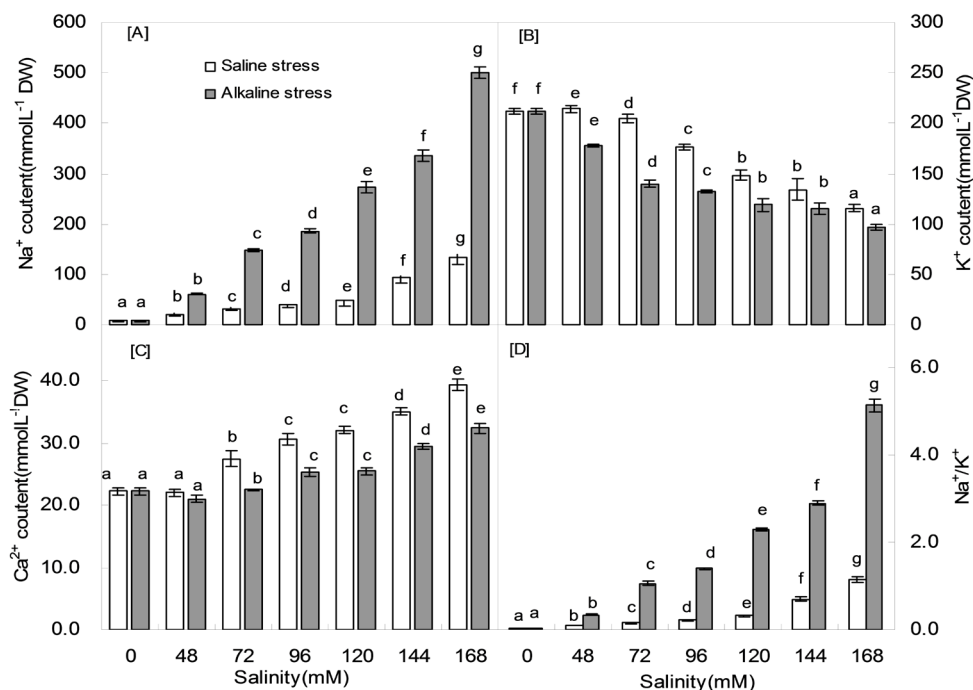


影响[2] [4] [11]。植物在遭受盐碱胁迫时，除了渗透胁迫和离子毒害两个方面[19] [20]还涉及到高 pH 胁迫。植物根际环境的高 pH 值不仅能够造成根周围矿质营养状况及氧气供应能力的严重破坏，而且还会直接破坏根细胞的结构与功能，导致植物根系周围和细胞内离子不平衡，干扰代谢。植物要适应碱胁迫就必须付出更多的物质和能量，因此碱胁迫对生长的抑制作用往往更为严重。



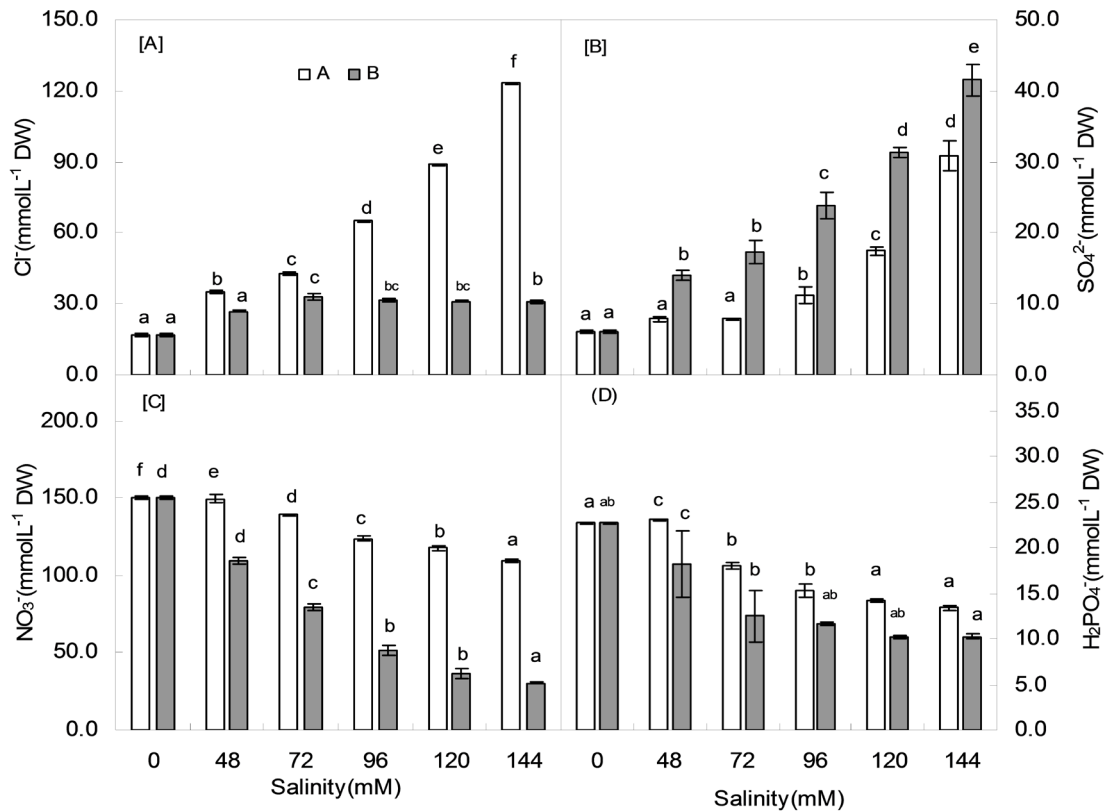
**Figure 5.** Effect of salt and alkali stresses on bio-membrane permeability (A) and water content (B) of oat seedlings, the 4 week-old oat seedlings were treated with salt stress ( $\text{NaCl}:\text{Na}_2\text{SO}_4 = 2:1$ ; pH 7.03 - 7.29) and alkali stress ( $\text{NaHCO}_3:\text{Na}_2\text{CO}_3 = 2:1$ ; pH 9.84 - 10.61) for 9 days, the values are means ( $\pm$ SE) of triplicate samples

**图 5.** 盐碱的胁迫对燕麦的生物膜透性和含水量的变化情况。盐比例是  $\text{NaCl}:\text{Na}_2\text{SO}_4 = 2:1$ ，总浓度是 48, 72, 96, 120, 168 mM; pH 是 7.03, 7.06, 7.14, 7.19, 7.26, 7.29; 碱比例是  $\text{NaHCO}_3:\text{Na}_2\text{CO}_3 = 2:1$ ，总浓度是 48, 72, 96, 120, 168 mM; pH 是 9.84, 9.91, 9.96, 10.11, 10.39, 10.61。胁迫 9 天后，分三次重复取平均值



**Figure 6.** Effect of salt and alkali stresses on  $\text{Na}^+$  (A),  $\text{K}^+$  (B),  $\text{Ca}^{2+}$  (C),  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  (D) in shoots of oat seedlings, the 4 week-old oat seedlings were treated with salt stress ( $\text{NaCl}:\text{Na}_2\text{SO}_4 = 2:1$ ; pH 7.03 - 7.29) and alkali stress ( $\text{NaHCO}_3:\text{Na}_2\text{CO}_3 = 2:1$ ; pH 9.84 - 10.61) for 9 days, the values are means ( $\pm$ SE) of triplicate samples

**图 6.** 盐碱胁迫对燕麦茎叶中  $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Na}^+/\text{K}^+$  的变化情况。盐比例是  $\text{NaCl}:\text{Na}_2\text{SO}_4 = 2:1$ ，总浓度是 48, 72, 96, 120, 168 mM; pH 是 7.03, 7.06, 7.14, 7.19, 7.26, 7.29; 碱比例是  $\text{NaHCO}_3:\text{Na}_2\text{CO}_3 = 2:1$ ，总浓度是 48, 72, 96, 120, 168 mM; pH 是 9.84, 9.91, 9.96, 10.11, 10.39, 10.61。胁迫 9 天后，分三次重复取平均值，浓度单位  $\text{mmol L}^{-1}$



**Figure 7.** Effect of salt and alkali stresses on  $\text{Cl}^-$  (A),  $\text{SO}_4^{2-}$  (B),  $\text{NO}_3^-$  (C),  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  (D) in shoots of oat seedlings, the 4 week-old oat seedlings were treated with salt stress ( $\text{NaCl}:\text{Na}_2\text{SO}_4 = 2:1$ ; pH 7.03 - 7.29) and alkali stress ( $\text{NaHCO}_3:\text{Na}_2\text{CO}_3 = 2:1$ ; pH 9.84 - 10.61) for 9 days, the values are means ( $\pm$ SE) of triplicate samples

**图 7.** 盐碱胁迫对燕麦茎叶  $\text{Cl}^-$ 、 $\text{SO}_4^{2-}$ 、 $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  含量的变化情况。盐比例是  $\text{NaCl}:\text{Na}_2\text{SO}_4 = 2:1$ ，总浓度是 48, 72, 96, 120, 168 mM; pH 是 7.03, 7.06, 7.14, 7.19, 7.26, 7.29; 碱比例是  $\text{NaHCO}_3:\text{Na}_2\text{CO}_3 = 2:1$ ，总浓度是 48, 72, 96, 120, 168 mM; pH 是 9.84, 9.91, 9.96, 10.11, 10.39, 10.61。胁迫 9 天后，分三次重复取平均值，浓度单位  $\text{mM} = \text{mmol L}^{-1}$

从本研究结果看出，在盐碱胁迫过程中，盐碱之间的交互作用明显( $P < 0.01$ )，燕麦虽有较好的抗盐性，但对碱的反应更敏感，这是因为当植物根系外环境中 pH 值升高，轻者破坏根系生理功能，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[12] [15] [22] [23]。

#### 4.2. 盐碱胁迫下对幼苗生长的抑制

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[24]。生长量是植物抗盐碱性的一种综合性状表现[21] [25]。本研究结果表明。低强度盐碱处理能够促进燕麦幼苗生长，而高 pH 值对燕麦幼苗的生长有显著的抑制作用( $P < 0.01$ )。

通常也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. 盐碱胁迫下燕麦幼苗叶绿素含量的变化

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。实验中盐碱作用叶绿素都下降。

#### 4.4. 盐碱胁迫下燕麦幼苗脯氨酸含量及有机酸含量的变化

脯氨酸作为一种有效的渗透调节物质, 在胁迫条件下植物都有脯氨酸的积累[26]。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[27]。在盐碱胁迫下, 燕麦以提高体内脯氨酸的含量变化来适应胁迫环境。与用不同浓度  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  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[28]。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,  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  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[3] [4] [11] [17], 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  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  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[29] [30] [31]。本实验中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( $P < 0.01$ ), 说明燕麦的渗透调节能力增强。对不良环境的抵抗力增强[11]。与石德成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。

有机酸含量在盐胁迫下呈下降趋势( $P > 0.05$ ), 但在碱胁迫下却显著增加( $P < 0.05$ )在最高胁迫浓度时, 是对照的 3.9 倍, 比盐胁迫高出 4.1 倍(见图 4(B))。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[10], 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[15]。同理, 燕麦为了解决碱胁迫下造成的过量的  $\text{Na}^+$  积累和无机阴离子亏缺等问题, 采取了大量积累有机酸的响应机制。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。

#### 4.5. 盐碱胁迫下无机离子含量变化

碱胁迫下的更高的比值可能是高 pH 胁迫干扰了  $\text{K}^+$ - $\text{Na}^+$  的选择性吸收, 从而导致细胞内  $\text{K}^+$ - $\text{Na}^+$  不平衡[32]。通常盐胁迫下也会抑制植物对  $\text{Ca}^{2+}$  等阳离子的吸收[35]。但在试验中  $\text{Ca}^{2+}$  略有升高, 可能是燕麦的特殊反应。盐生植物在盐胁迫下通常会积累无机阴离子  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$  和减少  $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  等来保证阴阳离子平衡[33] [34], 本研究结果是盐胁迫大量积累了  $\text{Cl}^-$ 、 $\text{SO}_4^{2-}$ , 表明燕麦与盐生植物的耐盐机制基本相同。高 pH 碱胁迫下, 会显著抑制盐生植物  $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  离子的吸收[34], 但本实验结果显示碱会更显著抑制  $\text{Cl}^-$  离子的积累, 而  $\text{SO}_4^{2-}$  积累明显增加, 表明碱胁迫在燕麦和盐生植物对阴离子种类的抑制上也是有所不同的, 其机理还有待于进一步研究。

#### 4.6. 盐碱胁迫下膜透性的变化

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, 将发生一系列的胁迫, 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。本实验中随盐浓度的增大电导率上升, 与碱性盐单独胁迫作用特点相似[35] [36] [37]。同时与混合盐碱胁迫星星草、

高粱、小麦、小冰麦的结果一致[17][18]。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且差异显著( $P < 0.05$ )。

#### 4.7. 燕麦耐碱机制

在盐(即  $\text{Na}^+$ )浓度相同的情况下,碱胁迫大于盐胁迫程度,关键所在是高 pH 胁迫,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  $\text{H}^+$ 、有机酸以及呼吸放出  $\text{CO}_2$  等途径实现根外微环境的 pH 调节[36]。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[37]。在碱胁迫下燕麦在细胞内积累大量的脯氨酸不但弥补水分亏又能调节细胞内 pH,因此,可以认为体内大量积累有机酸是燕麦对碱胁迫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[38]。引起叶绿素的合成减少。同时碱胁迫还干扰无机离子的平衡,引起  $\text{Na}^+$  升高、 $\text{K}^+$  下降、 $\text{Ca}^{2+}$  升高,还造成燕麦体内的  $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  含量下降,  $\text{SO}_4^{2-}$  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  $\text{SO}_4^{2-}$ 、 $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  的代谢,而脯氨酸有机酸在碱胁迫下的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,碱胁迫导致燕麦存活率减小,严重破坏光合色素和膜系统;植物维持组织内环境的 pH 值稳定是代谢正常进行的必要条件,一般情况下,不管环境的 pH 值如何改变,只要植物能够适应该环境,其体内的 pH 值应该稳定不变。对地上部分 pH 值保持不变,但是根的组织液 pH 值增大,碱胁迫可能已经影响到细胞内的生理活动。植物生长发育受到抑制,甚至死亡。因此,植物若在碱化土地生存,必须在细胞内进行调节以保持正常代谢。

#### 基金项目

吉林省教育厅“十三五”科学技术研究重点项目(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”。

#### 参考文献

- [1] Tanji, K.K. (1990) *Agricultural Salinity Assessment and Management*. Society of Civil Engineers, New York, 3-5.
- [2] 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.
- [3] 石德成, 殷立娟.  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  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.
- [4] 石德成, 殷立娟. 盐( $\text{NaCl}$ )与碱( $\text{Na}_2\text{CO}_3$ )对星星草胁迫作用的差异[J]. 植物学报, 1993, 35(2): 144-149.
- [5] Brand, J.D., Tang, C. and Rathhjen, A.J. (2002) Screening Rough-Seeded Lupins (*Lupinus Pilosus Murr. and Lupinus atlanticus Glads.*) for Tolerance to Calcareous Soils. *Plant and Soil*, **245**, 261-275.
- [6] Nuttall, G., Armstrong, R.D. and Connor, D.J. (2003) Evaluating Physicochemical Constraints of Calcarosols on Wheat Yield in the Victorian Southern Mallee. *Australian Journal of Agricultural Research*, **54**, 487-497.
- [7] 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 Lulpin (*Lupinus angustifolius L.*) on Acid and Alkaline Soils. *Plant and Soil*, **240**, 191-199. <https://doi.org/10.1023/A:1015831610452>
- [8] Carmina, G., Ana, M.R., Carmen, M.B., et al. (2000) The Yeast HAL1 Gene Improves Salt Tolerance of Transgenic Tomatol. *Plant Physiology*, **123**, 393-402. <https://doi.org/10.1104/pp.123.1.393>
- [9] El-Samad, H.M.A. and Shaddad, M.A.K. (1996) Comparative Effect of Sodium Carbonate, Sodium Sulphate, and Sodium Chloride on the Growth and Related Metabolic Activities of Pea Plants. *Journal of Plant Nutrition*, **19**, 717-728. <https://doi.org/10.1080/01904169609365155>

- [10] 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.
- [11] 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(44): 537-540.
- [12] Moynihan, M.R., et al. (1995) Chilling Induced Heat Emission in Plants. *Plant Physiology*, **108**, 995-999.
- [13] 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.
- [14] 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.
- [15] 王波, 宋凤斌. 燕麦对盐碱胁迫的反应和适应性[J]. 生态环境, 2006, 15(3): 625-629.
- [16] 张志良. 植物生理学实验指导[M]. 上海: 高等教育出版社, 2009: 88-92.
- [17] Shi, D.C. and Zhao, K.F. (1997) Effects of Sodium Chloride and Carbonate on Growth of *Puccinellia* and on Present State of Mineral Elements in Nutrient Solution. *Acta Pratacult Sin*, **6**, 51-61
- [18] 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.
- [19] 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>
- [20] Kjell, O.H., Susanne, S., Abul, M., et al. (2000) Improved Tolerance to Salinity and Low Temperature in Transgenic Tobacco Producing Glycine Betaine. *Journal of Experimental Botany*, **51**, 177-185. <https://doi.org/10.1093/jexbot/51.343.177>
- [21] Mishra, A. and Shitole, R. (1986) Growth and Yield of Oat (*Avena sativa L.*) cv. Kent under Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> Dominated Saline Soil. *Geobios*, **13**, 253-257.
- [22] Hansen, E.H. and Munnes, D.N. (1988) Effect of CaSO<sub>4</sub> and NaCl on Mineral Content of *Leucaena Leucocephala*. *Plant Soil*, **107**, 101-105.
- [23] 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)
- [24] Levitt, J. (1980) Response of Plants to Environmental Stress. Academic Press, New York, 365-434.
- [25] 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.
- [26] 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.
- [27] 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.
- [28] 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.
- [29] 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.
- [30] 孙国荣, 陈月艳, 阎秀峰. 盐碱胁迫下星星草种子萌发过程中有机物、呼吸作用及其几种酶活性的变化[J]. 植物研究, 1999, 19(4): 447-451.
- [31] 孙国荣, 阎秀峰. Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> 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.
- [32] 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>
- [33] 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>
- [34] 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>
- [35] 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>
- [36] 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.
- [37] 石德成, 盛艳敏. 复合盐碱生态条件的人工模拟及其对羊草生长的影响[J]. 草业学报, 1998, 7(1): 36-41.
- [38] 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.



**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：2164-5507，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：[hjas@hanspub.org](mailto:hjas@hanspub.org)