

盐碱胁迫对植物的影响及提高植物耐盐碱性的方法

张磊, 侯云鹏, 王立春*

(农业部东北植物营养与农业环境重点实验室/吉林省农业科学院农业资源与环境研究所, 长春 130033)

摘要: 盐碱胁迫对植物的伤害可分为渗透胁迫、离子毒害以及高 pH 胁迫, 盐碱胁迫对植物的种子萌发、生长发育以及基因表达都会造成不同程度的影响。研究盐碱胁迫对植物的伤害机制有助于有针对性地寻找高效的措施提高植物的耐盐碱性。本文在总结前人研究的基础上, 阐述了盐碱胁迫对植物的伤害机制, 从种子萌发、生长发育、基因表达等方面分析了植物对盐碱胁迫的响应机制。提出了提高植物耐盐碱性的措施, 即培养耐盐碱性强的植物品种、利用化学调控手段和合理的养管理, 旨在为改良盐碱地和提高植物耐盐碱性提供理论依据。

关键词: 盐碱胁迫; 渗透胁迫; 离子毒害; 高 pH 胁迫; 耐盐碱性

中图分类号: Q945.78

文献标识码: A

文章编号: 1003-8701(2018)04-0011-06

Effect of Alkaline Salt Stress on Plant and Method of Enhancing Saline-alkali Resistance

ZHANG Lei, HOU Yunpeng, WANG Lichun*

(Northeast Plant Nutrition and Agricultural Environment, Key Laboratory of Ministry of Agriculture / Institute of Agricultural Resources and Environment, Jilin Academy of Agricultural Sciences, Changchun 130033, China)

Abstract: The damage of saline-alkaline stress on plants could be divided into osmotic stress, ion toxicity and high pH stress. Seed germination, growth and development, and gene expression of plants could be affected by varying degrees of saline-alkaline stress. Studies on the mechanism of saline-alkaline stress on plants could help to find effective measures to improve saline-alkaline tolerance of plants. On the basis of previous studies, this research elaborated mechanism of saline-alkaline stress on plants, and analyzed the response mechanism of plants to saline-alkaline stress from seed germination, growth and development, gene expression. This paper put forward some measures to improve saline-alkaline tolerance of plants, which was cultivating strong saline-alkaline tolerant plant varieties, chemical regulation and reasonable nutrient management. It was aim to improve the saline-alkaline soil and providing theoretical basis of improving the saline-alkaline tolerance of plants.

Key words: Saline-alkaline stress; Osmotic stress; Ion toxicity; High pH stress; Saline-alkaline tolerance

土壤盐碱化已成为公认的世界性难题,也是制约农业生产的最大障碍性因子。盐碱地可根据盐碱程度分为不同的类型,有些作物在轻度的盐碱地中生长发育受到部分限制,产量略有下降。而重度盐碱地(高 pH)中多数农作物不能生长,只

有少数的草类可以生长,盐碱胁迫严重制约了作物产量的形成。据世界粮农组织统计,目前全球盐碱化土地面积已经超过 8 亿公顷,我国盐碱土地面积达 1 亿公顷,主要分布在东北松嫩平原、西北干旱地区、华北平原以及沿海地区的滨海盐碱地。目前治理盐碱地,提高植物抗逆性主要有两种途径。首先是从土壤入手,即改良和治理盐碱土,改善土壤性质,增加养分,降低土壤 pH,使其适宜植物正常生长。其次是以植物生长和发育为出发点,盐碱胁迫影响植物的各种生理代谢和生长,研究盐碱胁迫对植物伤害的机制,有利于寻找植物抵抗盐碱胁迫的内在机理,可以从问题的原因入手去寻找措施提高植物的耐盐碱性。通过

收稿日期: 2017-12-26

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFD0300604); 农业部东北植物营养与农业环境重点实验室开放基金(KLPN201801-02); 国际植物营养研究所(IPNI)项目(BFDP-Jilin-2018)

作者简介: 张磊(1986-),男,助理研究员,主要从事作物栽培研究。

通讯作者: 王立春,男,博士,研究员, E-mail: wlc1960@163.com

机理性研究可以有针对性地对植物的某个生理代谢进行改良,使其适宜盐碱环境。因此,本文以盐碱胁迫对植物的伤害机制作为研究出发点,深入讨论盐碱胁迫对植物各种生理代谢的影响,提出几种提高植物耐盐碱性的方法,旨在为盐碱地改良提供理论依据。

1 盐碱胁迫对植物的危害机制

盐碱胁迫对植物的伤害可以大致分为快速的渗透胁迫和此后缓慢的离子毒害^[1]。前者主要表现为类似于根系干旱所引起的渗透吸水困难,植株水势下降,造成植株生理干旱,植物为限制水分消耗、减少蒸腾,气孔关闭,使CO₂的扩散阻力增加,限制了叶片的光合速率^[2-3]。而离子毒害则是由于盐中Na⁺和Cl⁻在叶片中大量积累^[4]造成的毒害,使植株新叶生长受阻,生物量积累减少,并由此引起氧化破坏作用和活性氧类物质的产生^[5]。大量的Na⁺在光合细胞中积累,造成非气孔限制,使植株光合能力下降^[6-7]。但盐碱胁迫与单纯的盐胁迫具有较大的差异性,盐分中的碱性盐是盐碱胁迫较盐胁迫不同的主要因素。盐碱胁迫对植物的伤害既具有盐胁迫的特点,还有与盐胁迫不同的特点,即碱性盐具有高的pH,往往在8以上,有些土壤甚至达到10以上,因此,盐碱胁迫对植物的伤害要远远大于盐胁迫。除渗透胁迫和离子毒害外,高pH胁迫也是盐碱胁迫危害植物的机制^[8-9]。高pH胁迫对植物根部的影响是巨大的,水稻幼苗在碱性溶液中根部会立即变黄,植物根系周围的高pH会引起金属离子和磷的积累沉淀,损害根部组织结构,导致根系活力降低,根系吸收功能减弱,植物不能从根部正常吸收水分和营养,表现为根系细胞死亡,变黄,进而叶片萎蔫,植株不能正常进行光合作用,从而失去正常的生理功能^[10]。同时,高pH还会导致土壤中营养元素如铁和磷凝结成块,植物不能正常吸收,影响植物生长^[11]。

2 盐碱胁迫对植物的影响

2.1 盐碱胁迫对植物种子萌发的影响

盐碱胁迫通过对植物多个生长生理过程产生不利的影 响,进而导致产量的降低^[12-13]。植物种子能否正常萌发是植物耐盐碱的前提,也是作物能够高产的基础^[14]。盐碱胁迫下,植物种子萌发受到显著的抑制^[15]。李伟强等^[16]研究了不同类型植物在盐胁迫下的种子萌发和生长发育,他以3

种盐生植物为研究对象,研究结果表明,随着盐胁迫的加重,3种盐生植物的种子萌发率呈显著下降趋势,出苗率也是如此。盐胁迫和碱胁迫对水稻种子萌发影响的机制不同,与盐胁迫相比,碱胁迫显著抑制了水稻种子根的长粗^[17-18]。羊草^[19]和高冰草^[14]等耐盐碱性强的植物在盐碱胁迫下种子萌发均受到不同程度的抑制,其中盐碱土的pH越高,对种子萌发的抑制程度也越大^[20]。

2.2 盐碱胁迫对植物生长发育和生理代谢的影响

盐碱胁迫除抑制植物种子萌发外,对植物的生长发育^[21-22]、生理代谢^[23-25]、光合作用^[26-27]等均会带来不同程度的影响,这些代谢过程的紊乱会导致植物植株萎蔫死亡或者产量急剧下降。就粮食作物水稻而言,产量是水稻生产的根本,同时水稻是盐碱敏感作物,盐碱胁迫对水稻任何方面的作用都会对最终的产量产生一定影响。盐碱土中水稻出苗率受到明显的抑制,水稻秧苗的整体素质也随盐碱程度增强而急剧下降,盐碱胁迫抑制了水稻秧苗的高度和粗壮程度,对营养生长存在明显的抑制作用^[28]。盐碱胁迫下水稻幼苗的株高、茎粗和根数均显著低于非盐碱条件^[29]。盐碱土中生长的水稻叶片有变短、变小、变黄的趋势^[30];植株的高度和干物质积累受到明显的抑制^[31];在苏打盐碱土中,水稻产量构成因素中的单株分蘖能力、有效穗数下降,抽穗期延迟,产量形成受到抑制^[32-33]。盐碱胁迫不仅对水稻产量造成影响,对其他作物和植物的生理和生长的影响是多方面的,会导致大豆和玉米体内的自由基系统紊乱,活性氧增加,细胞膜结构遭到破坏,质膜透性增大,MDA含量升高^[34-35]。植物为清除活性氧,多种抗氧化酶活性(如SOD、POD、CAT、APX)迅速增加来抵抗活性氧,盐碱地中种植玉米添加石膏和粉煤灰能起到一定的缓解作用^[36],因此,盐碱胁迫下植物体内由于活性氧的增加导致抗氧化酶系统异常^[37],严重的盐碱胁迫还会破坏植物的抗氧化酶系统。盐碱胁迫中的渗透胁迫导致玉米幼苗体内渗透性调节物质如脯氨酸和可溶性糖等迅速积累^[38-39],但有些植物由于不足以抵抗过高度度的盐碱胁迫而趋于死亡。盐碱胁迫还会破坏水稻^[40]和大豆^[41]体内的离子平衡,水稻叶片和根系的Na⁺显著上升,野生大豆幼苗根、茎和叶片中Na⁺、Cl⁻和SO₄²⁻含量均呈上升趋势,导致植物体内叶片和根系大量积累Na⁺和Cl⁻,造成离子毒害,损害植株根系。此外,盐碱胁迫会破坏叶绿素合成

酶的活性,导致植物叶绿素合成下降,叶绿素含量降低,破坏植物细胞叶绿体结构和光系统结构,导致光合作用下降,严重抑制光合产物的积累,进而导致产量的降低^[42-44]。最终,盐碱胁迫下植物体内多种生理代谢受到损害,产量构成因素也受到抑制,抑制了水稻的分蘖以及穗数^[45]。盐碱胁迫对大豆植株产量形成因素中的荚数、总粒数以及每荚的粒数均产生抑制作用,这直接导致产量的下降^[46]。

2.3 盐碱胁迫对基因表达的影响

盐碱胁迫下,植物某些代谢过程控制的基因表达也表现出差异性。谢国生等^[47]研究表明,盐碱胁迫下,不同盐碱适应性基因的表达受 Na^+ 、 HCO_3^- 和pH的影响具有差异性。盐碱胁迫下,水稻为清除自由基,抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性升高,与之相对的家基因表达也不尽相同,转基因后的株系较对照明显提高了抗氧化损伤能力^[48]。脯氨酸、甜菜碱、可溶性糖等的积累可以作为植物抵抗盐碱胁迫的一种适应性对策,但盐碱胁迫下脯氨酸的积累方式发生了变化,相关基因的表达出现差异性^[39,81]。水稻受到盐碱胁迫后基因表达会发生变化,在其他植物例如玉米、大豆等农作物和羊草^[49]、碱地肤等耐盐碱性较强的植物中也是如此。曲昕宁^[50]研究发现,玉米幼苗受到不同类型盐碱胁迫后,根部对钠离子胁迫、高pH值胁迫和碳酸根胁迫响应的机理不同,三种胁迫下基因表达谱具有差异性,该研究通过数字基因表达谱的方法再加上荧光定量PCR的方法加以验证,发现了植物分别响应 CO_3^{2-} 胁迫、 Na^+ 胁迫、 OH^- 胁迫的基因,GOterms及富集通路。大豆受到盐碱胁迫后,根和叶中多数基因表达具有差异性,这些差异的基因影响着大豆中许多的代谢过程,例如核糖体、谷胱甘肽新陈代谢,磷脂酰肌醇信号系统和光合作用^[51]。转基因大豆的研究为提高作物耐盐碱性提供了一条新的路径,许多转基因大豆在农艺性状、抗性、生理特性都表现出较野生型更优的特点,抗性更高^[52-53]。碱地肤在盐碱胁迫下能维持体内 K^+/Na^+ 相对稳定,避免了 Na^+ 过度积累对自身造成的伤害,是耐盐碱性较强的植物,但盐碱胁迫下碱地肤体内 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白相关表达基因呈显著上调趋势,因此,碱地肤的耐盐性可能与 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白相关^[54]。

3 提高植物耐盐碱性的方法

3.1 培育耐盐碱性强的植物品种

所有植物种类的不同品种(品系)都具有不同的特性,其耐盐碱性也不同。羊草、苜蓿、碱蓬等草类植物耐盐碱性要高于水稻、玉米、大豆等栽培作物,因此盐碱地种植羊草、苜蓿、碱蓬等草类植物有助于迅速改良盐碱地,充分利用盐碱地发展牧草种植。在盐碱环境或者利用其它手段长期筛选耐盐碱水稻、玉米、大豆品种可用于在盐碱地种植。许多研究表明,盐碱地种植耐盐碱作物品种比敏感品种具有更高的产量^[55-57]。因此,提高植物耐盐碱性的根本在于通过各种途径不断培育耐盐碱性强的作物品种,这也是改良盐碱地强有力的生物改良措施。吉林省科研人员育成的耐盐碱水稻品种“长白9号”^[58-59]和“东稻4号”^[60-61]在吉林西部大面积的推广种植为盐碱地种稻高产做出了重要贡献,也为吉林省粮食稳产提供了保障。

3.2 利用化学调控手段提高植物耐盐碱性

不同植物品种除其本身的耐盐碱性不同外,在生长过程中添加外源物质也可以诱导其抗性的提高。这种诱导作用的机理在于外源物质的添加会迅速在植物体内发挥作用,引起植物体内某个或者某些生理代谢过程的变化,这些变化可以是基因表达水平的差异或者酶活性的变化^[62-63],这种变化可以在长时间保持作用,缓解盐碱胁迫带来的伤害,因此施用外源物质可在一定程度上提高作物的产量。Si元素对盐碱胁迫下水稻的缓解作用已得到许多专家证实,黄益宗等^[64]利用外源的Si来处理水稻,接着施加盐胁迫,结果表明,盐胁迫下水稻的生物量由于Si的作用得到提高,尤其是茎叶与根系的生物量提高最明显。外源的Si处理能促进水稻对许多营养元素的吸收,而且能抑制水稻对 Na^+ 的吸收;盐胁迫下外源Si的添加可以促进水稻种子的萌发,使种子的发芽势提高,发芽率和芽长也显著提高^[65]。盐胁迫下施加外源Si可降低水稻叶片的MDA含量,使根系活力得到提高^[66]。朱晓军等^[67]研究表明,水稻培养液中外源 Ca^{2+} 的添加可以提高水稻的保护酶活性(如SOD、POD和CAT活性),降低MDA含量;此外,外源 Ca^{2+} 的添加能使水稻叶片的净光合速率(P_n)和气孔导度(G_s)得到一定程度的提高;外源 Ca^{2+} 能提高水稻的叶绿素含量,使脯氨酸和可溶性糖的含量增加^[68],因此给水稻适当地添加外源 Ca^{2+} 能在多个生理代谢方面提高水稻抵抗盐胁迫的能力。外源激素的添加也能在不同的方面改善

水稻、大豆等作物的生长发育和生理代谢,例如外源抗坏血酸^[69-70]和水杨酸^[71]能够清除水稻体内因盐碱胁迫而产生的活性氧,保证了抗氧化系统的稳定;外源赤霉素(GA_3)^[72-74]可以诱导盐碱胁迫下水稻的快速萌发,促进植物的生长,还能较对照(未添加 GA_3)提高盐胁迫下水稻的芽长和干重。外源脱落酸(ABA)^[47]对水稻抵抗盐碱胁迫的作用是比较明显的,它不仅能够提高碱胁迫下水稻幼苗的生长发育,减少质膜损伤,保证离子平衡,而且能在盐碱地中提高水稻秧苗的存活率和最终产量,且产量提高幅度达15%以上^[75]。研究证实,外源EBR(24-表油菜素内酯)对于降低盐碱胁迫下大豆体内活性氧和提高抗氧化酶活性具有良好的促进作用^[76]。

3.3 改善盐碱地作物养分管理提高作物耐盐碱性

作物的生长发育过程中需要不同的养分管理措施,这些合理的养分管理也与作物的耐盐碱性密切相关,氮肥、磷肥、钾肥的不同比例以及微量元素的施用不仅影响作物的产量,也在一定程度上影响作物的耐盐碱性^[77-78]。多数专家研究表明^[79],锌元素和钙元素的添加可以减轻盐胁迫对水稻叶片光合结构造成的破坏。Gomez等^[80]研究表明,适量的氮肥有助于补偿和纠正因盐胁迫条件下所引起的离子失衡。Siddiqui等^[81]对油菜的研究表明,在低氮条件下增施氮肥具有减轻盐胁迫对生长的抑制作用,使鲜重和干重增加,提高产量的作用。刘晓龙等^[3]研究了水稻在氮水平和盐胁迫之间的互作,在不同供氮水平前提下,盐胁迫对水稻的某些生长生理特性产生了不同的影响,结果表明,在孕穗期适当地降低氮水平的供给能够提高水稻体内抗氧化酶活性,提高渗透调节物质含量,缓解盐胁迫对叶片光合作用的抑制。硝态氮和铵态氮的不同比例对水稻耐盐性也有不同的影响^[82]。因此,盐碱地种植作物只有在合理的养分管理下才能达到高产。

作物的产量是一个综合的生物过程,从种子萌发到出苗,再到开花结实,每个过程都需要合理的管理措施。因此,在合理的水、肥、耕作、农药等管理措施下,针对盐碱环境下植物的特定生理代谢进行改善,并综合利用不同措施才能达到最佳效果。

4 结 论

盐碱胁迫作为一种非生物胁迫,受多因素影

响,会对植物生长的多个环节产生抑制,导致生理代谢紊乱。植物作为富有生命的有机体,任何一个生理过程发生紊乱都会导致一系列的问题。盐碱地治理也是一项复杂、多方面的学科,深入研究盐碱胁迫对植物的影响机理是治理盐碱地的基本点。只有在充分了解盐碱胁迫影响植物生理代谢来龙去脉的基础上,才能做到有根据地寻找提高植物耐盐碱能力的方法,同时这也是培养耐盐碱植物品种的基础条件。

参考文献:

- [1] Munns R, Tester M. Mechanisms of salinity tolerance.[J]. Annual Review of Plant Biology, 2008, 59(1):651.
- [2] 王仁雷,华春,刘友良.盐胁迫对水稻光合特性的影响[J].南京农业大学学报,2002,25(4):11-14.
- [3] 刘晓龙,徐晨,徐克章,等.盐胁迫对水稻叶片光合作用和叶绿素荧光特性的影响[J].作物杂志,2014(2):88-92.
- [4] Ghoulam C, Foursy A, Fares K. Effects of salt stress on growth, inorganic ions and proline accumulation in relation to osmotic adjustment in five sugar beet cultivars[J]. Environmental & Experimental Botany, 2002, 47(1): 39-50.
- [5] Zhu J K. Plant salt tolerance[J]. Trends in Plant Science, 2001, 6(2): 66.
- [6] Richard A J, Rana M, Susanne V C, et al. Photosynthetic capacity is related to the cellular and subcellular partitioning of Na^+ , K^+ and Cl^- in salt-affected barley and durum wheat[J]. Plant Cell and Environment, 2006, 29:2185-2197.
- [7] 杨福,梁正伟,王志春,等.苏打盐碱胁迫下水稻齐穗期剑叶光合特性对 CO_2 浓度增强的响应[J].华北农学报,2009,24(1):7-10.
- [8] 吕丙盛.水稻(*Oryza sativa* L.)应对盐碱胁迫的生理及分子机制研究[D].北京:中国科学院大学,2014.
- [9] 魏立兴.外源脱落酸对水稻(*Oryza sativa* L.)盐碱胁迫的诱抗效应及其生理机制[D].北京:中国科学院研究生院(东北地理与农业生态研究所),2015.
- [10] Fang B. Effects of Various Salt - Alkaline Mixed Stresses on the State of Mineral Elements in Nutrient Solutions and the Growth of Alkali Resistant Halophyte[J]. Journal of Plant Nutrition, 2009, 32(7):1137-1147.
- [11] Guan B, Zhou D, Zhang H, et al. Germination responses of *Medicago ruthenica* seeds to salinity, alkalinity, and temperature[J]. Journal of Arid Environments, 2009, 73(1):135-138.
- [12] 徐晨,凌风楼,徐克章,等.盐胁迫对不同水稻品种光合特性和生理生化特性的影响[J].中国水稻科学,2013,27(3):280-286.
- [13] 季平,张鹏,徐克章,等.不同类型盐碱胁迫对大豆植株生长性状和产量的影响[J].大豆科学,2013,32(4):477-481.
- [14] 黄立华,梁正伟.不同钠盐胁迫对高冰草种子萌发的影响[J].干旱区资源与环境,2007,21(6):175-178.
- [15] 胡宗英,张红香,孙泽威.盐碱胁迫对农牧作物种子萌发的

- 影响研究进展[J]. 中国种业, 2014(5): 21-23.
- [16] 李伟强, 刘小京, 赵可夫, 等. NaCl 胁迫下 3 种盐生植物生长发育及离子在不同器官分布特性研究[J]. 中国生态农业学报, 2006, 14(2): 49-52.
- [17] 黄立华, 梁正伟, 马红媛. 不同盐分对羊草种子萌发和根芽生长的影响[J]. 农业环境科学学报, 2008, 27(5): 1974-1979.
- [18] 冯钟慧, 刘晓龙, 姜昌杰, 等. 吉林省粳稻种质萌发期耐碱性和耐盐性综合评价[J]. 土壤与作物, 2016, 5(2): 120-127.
- [19] 马红媛, 梁正伟. 不同 pH 值土壤及其浸提液对羊草种子萌发和幼苗生长的影响[J]. 植物学报, 2007, 24(2): 181-188.
- [20] 贾宝艳, 周婵婵, 孙晓雪, 等. 辽宁省水稻种质资源的耐盐性鉴定评价[J]. 作物杂志, 2013(4): 57-62.
- [21] 梁正伟, 杨福, 王志春, 等. 盐碱胁迫对水稻主要生育性状的影响[J]. 生态环境学报, 2004, 13(1): 43-46.
- [22] 朱明霞, 高显颖, 邵玺文, 等. 不同浓度盐碱胁迫对水稻生长发育及产量的影响[J]. 吉林农业科学, 2014, 39(6): 12-16.
- [23] 高显颖. 不同浓度盐碱胁迫对水稻生长及生理生态特性影响[D]. 长春: 吉林农业大学, 2014.
- [24] 王志春, 杨福, 齐春艳, 等. 盐碱胁迫下水稻渗透调节的生理响应[J]. 干旱地区农业研究, 2010, 28(6): 153-157.
- [25] 韩宇睿. NO₃⁻ 胁迫对草莓幼苗生理生化特性影响及 SNP 缓解效应[D]. 泰安: 山东农业大学, 2015.
- [26] 刘霞. Na₂CO₃ 胁迫下蚕豆光合作用的气孔和非气孔限制[J]. 安徽农业科学, 2010, 38(6): 2861-2862.
- [27] 向丽霞. 外源 γ -氨基丁酸调控甜瓜光合器官结构和性能缓解盐碱胁迫的研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2016.
- [28] 杨美英, 张婷婷, 武志海, 等. 盐碱土添加外源溶磷菌液对水稻渗透调节能力及光合指标的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2016, 44(8): 66-74.
- [29] 李霞, 曹昆, 阎丽娜, 等. 盐碱胁迫对不同水稻材料苗期生长特性的影响[J]. 中国农学通报, 2008, 24(8): 252-256.
- [30] 李常健, 林清华, 张楚富, 等. NaCl 对水稻谷氨酰胺合成酶活性及同工酶的影响[J]. 武汉大学学报(自然科学版), 1999, 45(4): 497-500.
- [31] 张逸帆, 倪沙, 邓双丽, 等. 超级杂交稻国稻 6 号盐胁迫下的农艺生理变化[J]. 中国稻米, 2009(3): 7-9.
- [32] 孙彤, 杜震宇, 张瑞珍, 等. 松嫩平原盐碱土盐碱胁迫对水稻分蘖及产量的影响[J]. 吉林农业大学学报, 2006, 28(6): 597-600.
- [33] 祁栋灵, 郭桂珍, 李明哲, 等. 水稻耐盐碱性生理和遗传研究进展[J]. 植物遗传资源学报, 2007, 8(4): 486-493.
- [34] 肖朝霞. 盐碱胁迫对大豆种子萌发及抗氧化性的影响[J]. 甘肃农业科技, 2011(1): 31-33.
- [35] 王明华, 李明, 高祺, 等. 改良剂对苏打盐碱土玉米幼苗生长和生理特性的影响[J]. 生态学杂志, 2016, 35(11): 2966-2973.
- [36] 王明华. 改良剂对苏打盐碱土及玉米生理特性的影响[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2016.
- [37] 陈海燕, 崔香菊, 陈熙, 等. 盐胁迫及 La³⁺ 对不同耐盐性水稻根中抗氧化酶及质膜 H⁺-ATPase 的影响[J]. 作物学报, 2007, 33(7): 1086-1093.
- [38] 李蒙蒙. 玉米幼苗对盐碱胁迫响应特征比较及甜菜碱缓解效应研究[D]. 大庆: 黑龙江八一农垦大学, 2013.
- [39] 张婷婷, 杨美英, 王春红, 等. 盐碱胁迫下不同水稻品种渗透调节物质及相关基因的变化[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2016, 44(4): 39-47.
- [40] 陈惠哲, Natalia Ladatko, 朱德峰, 等. 盐胁迫下水稻苗期 Na⁺ 和 K⁺ 吸收与分配规律的初步研究[J]. 植物生态学报, 2007, 31(5): 937-945.
- [41] 肖鑫辉, 李向华, 刘洋, 等. 高盐碱胁迫下野生大豆 (*Glycine soja*) 体内离子积累的差异[J]. 作物学报, 2011, 37(7): 1289-1300.
- [42] 刘晓龙, 徐晨, 徐克章, 等. 不同供氮水平下盐胁迫对水稻光合特性和某些生理特性的影响[J]. 华南农业大学学报, 2015(2): 6-12.
- [43] 邵帅. 盐碱胁迫下野生大豆幼苗光合特性与离子动态平衡研究[D]. 长春: 东北师范大学, 2012.
- [44] 周斌伟. 盐胁迫对不同耐盐性水稻叶绿体光能转化和叶绿素荧光参数的影响[D]. 南京: 南京师范大学, 2008.
- [45] 李红宇, 潘世驹, 钱永德, 等. 混合盐碱胁迫对寒地水稻产量和品质的影响[J]. 南方农业学报, 2015, 46(12): 2100-2105.
- [46] 季平. 不同类型盐碱胁迫对大豆植株生长性状和产量的影响[D]. 长春: 吉林农业大学, 2013.
- [47] 谢国生, 柳蓼奎, 高野哲夫, 等. 盐碱胁迫对水稻幼苗中基因差异表达的影响(英文)[J]. 应用与环境生物学报, 2005, 11(2): 129-133.
- [48] 管清杰. 盐碱胁迫下水稻 OsAPX 家族基因表达特性差异研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2007.
- [49] 解莉楠. 盐碱胁迫下羊草相关基因及蛋白质的表达谱研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2007.
- [50] 曲昕宁. 不同盐碱胁迫条件下玉米根部基因的差异表达谱分析[D]. 长春: 吉林大学, 2012.
- [51] 杨娜. 盐碱胁迫下大豆根和叶的表达谱分析[D]. 长春: 吉林农业大学, 2011.
- [52] 张彬彬, 刘森, 高冬梅, 等. 转 TaDREB3 基因大豆的农艺性状研究[J]. 东北农业大学学报, 2010, 41(12): 6-10.
- [53] 周永刚. 大豆 miR398 家族基因的表达分析、靶基因鉴定及其对逆境胁迫的调控研究[D]. 长春: 吉林农业大学, 2015.
- [54] 付寅生, 崔继哲, 陈广东, 等. 盐碱胁迫下碱地肤 Na⁺/H⁺ 逆向转运蛋白基因 KsNHX1 表达分析[J]. 应用生态学报, 2012, 23(6): 1629-1634.
- [55] 齐春艳. 水稻 (*Oryza sativa* L.) 耐碱品种筛选及耐碱突变体 ACR78 特性与遗传解析[D]. 长春: 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 2009.
- [56] 杨福, 梁正伟, 王志春, 等. 苏打盐碱胁迫对水稻不同生育时期各器官干物质积累的影响[J]. 土壤与作物, 2007, 23(3): 372-376.
- [57] 步金宝. 盐碱胁迫下寒地粳稻产量形成机理的研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2012.
- [58] 宋广树, 朱秀侠, 孙蕾, 等. 水稻品种长白 9 号的耐盐碱机理分析[J]. 东北农业科学, 2016, 41(2): 5-8.
- [59] 张小三. 高产优质早粳稻长白 9 号的引进与开发利用[J]. 中

- 国稻米,2000(4):21.
- [60] 王 畅,张 琼.东稻4号水稻品种产量性状与抗性试验报告[J].吉林农业,2016(3):84.
- [61] 杨 福,梁正伟,王志春.水稻新品种东稻4号的选育与栽培技术要点[J].作物杂志,2011(2):111.
- [62] 马红媛,梁正伟,黄立华,等.4种外源激素处理对羊草种子萌发和幼苗生长的影响[J].干旱地区农业研究,2008,26(2):69-73.
- [63] 李晓宇.盐碱胁迫及外源植物激素对小麦和羊草生长发育的影响[D].长春:东北师范大学,2010.
- [64] 黄益宗,张文强,招礼军,等.Si对盐胁迫下水稻根系活力、丙二醛和营养元素含量的影响[J].生态毒理学报,2009,4(6):860-866.
- [65] Elawad S H, Gascho G J, Street J J. Response of sugarcane to silicate source and rate. I.growth and yield [J]. Agronomy Journal, 1982, 74(3): 481-484.
- [66] 徐呈祥,刘兆普,刘友良.硅在植物中的生理功能[J].植物生理学通讯,2004,40(6):753-757.
- [67] 朱晓军,梁永超,杨劲松,等.钙对盐胁迫下水稻幼苗抗氧化酶活性和膜脂过氧化作用的影响[J].土壤学报,2005,42(3):453-459.
- [68] 朱晓军,杨劲松,梁永超,等.盐胁迫下钙对水稻幼苗光合作用及相关生理特性的影响[J].中国农业科学,2004,37(10):1497-1503.
- [69] Munnébosch S, Alegre L. Interplay between ascorbic acid and lipophilic antioxidant defences in chloroplasts of water-stressed Arabidopsis plants[J]. Febs Letters, 2002, 524(3): 145-148.
- [70] 华 春,王仁雷,刘友良.外源ASA对盐胁迫下水稻叶绿体活性氧清除系统的影响[J].作物学报,2004,30(7):692-696.
- [71] 徐芬芬,叶利民,潘维华.外源水杨酸对盐胁迫下水稻幼苗生长的影响[J].广东农业科学,2009(9):22-24.
- [72] Rodríguez A A, Stella A M, Storni M M, et al. Effects of cyanobacterial extracellular products and gibberellic acid on salinity tolerance in *Oryza sativa* L. [J]. Aquatic Biosystems, 2006, 2(1): 7.
- [73] 温福平,张 檀,张朝晖,等.赤霉素对盐胁迫抑制水稻种子萌发的缓解作用的蛋白质组分析[J].作物学报,2009,35(3):483-489.
- [74] Komatsu S, Zang X, Tanaka N. Comparison of two proteomics techniques used to identify proteins regulated by gibberellin in rice[J]. Journal of Proteome Research, 2006, 5(2): 270-276.
- [75] Wei L X, Lv B S, Wang M M, et al. Priming effect of abscisic acid on alkaline stress tolerance in rice (*Oryza sativa*, L.) seedlings[J]. Plant Physiology & Biochemistry, 2015, 90: 50.
- [76] 吴 杨,高慧纯,张必弦,等.24-表油菜素内酯对盐碱胁迫下大豆生育、生理及细胞超微结构的影响[J].中国农业科学,2017,50(5):811-821.
- [77] 肖 新,朱 伟,肖 靓,等.不同水肥管理对水稻分蘖期根系特征和氮磷钾养分累积的影响[J].土壤通报,2016,47(4):903-908.
- [78] 陈淑娟,何文寿,王晓军,等.不同措施对碱化土壤培肥及水稻植株养分吸收的影响[J].干旱地区农业研究,2011,29(6):115-118.
- [79] 徐建明,李才生,毛善国,等.锌营养对盐胁迫下水稻幼苗叶片细胞膜和叶绿素荧光特性的影响[J].安徽农业科学,2008,36(1):119-121.
- [80] Gomez I, Pedreno J N, Moral R, et al. salinity and nitrogen fertilization affecting the macronutrient content and yield of sweet pepper plants[J].Journal of Plant Nutrition, 1996, 19: 353-359.
- [81] Siddiqui M H, Mohammad F, Khan M N, et al. Nitrogen in Relation to Photosynthetic Capacity and Accumulation of Osmoprotectant and Nutrients in Brassica Genotypes Grown Under Salt Stress[J]. Agricultural Sciences in China, 2010, 9(5): 671-680.
- [82] 杜洪艳. NaCl胁迫和氮形态对水稻幼苗生长的影响[D].扬州:扬州大学,2008.

(责任编辑:王 昱)