

水稻叶片酶活性与生理性状对碱性盐胁迫的响应分析

赵海新

(黑龙江省农业科学院水稻研究所, 黑龙江 佳木斯 154026)

摘要: 水稻体内酶活性与生理指标因胁迫环境而改变, 为明确水稻酶活性和生理性状对碱性环境的响应机制, 试验设置了6个浓度的碱性盐胁迫处理, 研究水稻对苏打碱胁迫的响应机制。试验结果表明, 随苏打碱浓度增加, SOD活性、ASA含量、伤流量呈显著下降趋势; POD活性、MDA含量、水稻叶片相对电导率等呈显著上升趋势, CAT活性呈先降后升的趋势; POD与SOD活性存在线性负相关。试验结论: 生长于碱性环境的水稻, 细胞膜发生损伤, 导致发生歧化反应的活性氧清除机制被削弱, 催化反应的活性氧清除机制成为主要保护机制。

关键词: 水稻; 碱胁迫; 酶活性; 生理性状; 响应

中图分类号: S511

文献标识码: A

文章编号: 2096-5877(2023)04-0001-05

Response Analysis of Enzyme Activity and Physiological Characters of Rice Leaves to Alkaline Salt Stress

ZHAO Haixin

(Rice Research Institute, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Jiamusi 154026, China)

Abstract: Enzyme activity and physiological index of rice changed with the stress environment. To clarify the response mechanism of rice enzyme activity and physiological characters to alkaline environment, this study applied six different concentrations of alkaline salt stress to investigate the rice plant's response to soda alkali stress. The results showed that SOD activity, ASA content and injury flux decreased significantly with the increase of soda concentration, POD activity, MDA content and relative conductivity of rice leaves increased significantly, CAT activity decreased first and then increased, POD and SOD activity had a linear negative correlation. These findings suggest that rice plants grown in alkaline environments, the membrane of rice cells is damaged, which leads to the weakening of the active oxygen scavenging mechanism of disproportionation, and the catalytic active oxygen scavenging mechanism is the main protective mechanism.

Key words: Rice; Alkali stress; Enzyme activity; Physiological characteristic; Response

水稻对盐碱环境具有一定的适应性, 属于中度敏感作物, 土壤盐碱化限制了水稻生产^[1-2], 使用耐盐碱水稻品种进行生产是充分利用中轻度盐碱土地的最佳农业途径^[3]。研究表明, 盐碱胁迫会导致水稻叶面积指数变小、分蘖性降低, 分蘖高峰不明显、延长生育期^[4]、茎秆缩短、株高降低、花粉活力下降^[5], 最终会造成产量下降。盐碱胁迫分两类: 一类是中性盐胁迫, 另一类是碱性盐

胁迫, 或称为盐胁迫和碱胁迫^[6]。石德成等以盐生牧草^[6-9]和几种非盐生植物^[10-11]为研究对象, 研究了中性盐 NaCl 和碱性盐 Na₂CO₃ 的胁迫效果, 结果表明, 中性盐和碱性盐除了对植物具有共有的离子毒害和渗透胁迫因素之外, 碱性盐还具有高 pH 值和因高 pH 值造成的矿质元素利用显著降低等胁迫因素^[12]。碱性盐的高 pH 值对植物的胁迫作用成为首要因素^[9]。因此 Na₂CO₃ 对植物的伤害明显大于 NaCl, 也更具有生态破坏力^[13]。盐碱混合胁迫下, 低浓度碱胁迫由盐胁迫起主导作用, 高浓度碱胁迫 pH 值起决定性作用, 但不是混合成分胁迫强度的简单叠加, 而是产生了协同增强效应^[10]。其他学者也对碱性土壤或碱性盐胁迫的特殊性进行过研究^[14-18], 认为植物的抗碱性可能与

收稿日期: 2022-10-20

基金项目: 黑龙江省省属科研院所科研业务费项目(CZKYF2021-2-B001); 国家重点研发计划项目(2018YFD0200200、2016YFD0300504)

作者简介: 赵海新(1977-), 男, 副研究员, 博士, 主要从事水稻栽培及抗逆生理研究。

其根部泄露脱落酸(ABA)有关^[18]。赵可夫等^[19]研究了 Na_2CO_3 的胁迫效应和机理,表明 Na_2CO_3 胁迫下植株 Na^+ 区域化能力小幅提高,破坏了离子的平衡,参与渗透调节能力增强,但是清除活性氧的能力下降^[20]。上述报道明确了碱胁迫甚于盐胁迫^[13-15]的机理和事实。对于了解水稻耐碱机理具有重要意义。本研究利用苏打混合碱对水稻进行胁迫处理,通过不同浓度的苏打混合碱模拟自然条件下的胁迫环境,探讨水稻生理及保护性酶活性的响应,对于揭示水稻抗逆生理与机理具有重要意义。

1 材料与方 法

1.1 试验地点与气候条件

试验于2017~2018年在黑龙江省农业科学院水稻研究所试验田进行,地理位置为 $46^\circ 49' \text{N}$, $130^\circ 22' \text{E}$,属于温带大陆性季风中温带湿润气候区,年均气温 3°C ,有效活动积温 $2\ 590^\circ \text{C}\cdot\text{d}$,无霜期130 d,年均降水量530 mm。

1.2 试验材料

参试水稻品种龙粳21,由黑龙江省农业科学院水稻研究所选育。

1.3 试验设计

1.3.1 设计方式

试验采取沙培处理方式,沙培的填充物为河沙,试验前每沙桶填充15 kg河沙,沙桶底部安装网塞排水孔。处理试剂为 Na_2CO_3 与 NaHCO_3 ,两者质量比例为1:3。以处理药剂的质量占干沙质量百分比为处理浓度的设定依据,试验设置0(CK,不添加处理药剂)、0.05%、0.10%、0.15%、0.20%、0.25%共6个浓度水平,各浓度对应pH分别为7.06、9.60、9.60、9.58、9.56、9.54。各浓度对应盐分分别为0.233、0.749、1.271、1.823、2.39、2.88 g/kg。每个处理3次重复。每个沙桶插4穴,每穴插1株水稻苗。施肥使用 $\text{N}:\text{P}_2\text{O}_5:\text{K}_2\text{O}$ 有效成分的化肥作为底肥和追肥,有效营养比例为1:1:1,三种肥料每桶各按100 mg/kg标准施入。磷肥全部做基肥,将氮肥和钾肥总量的50%做基肥,与河沙搅拌均匀后装入桶中,其余在分蘖期一次性施入,试验在防雨棚内进行。试验所用河沙的养分情况为:全氮0.7 g/kg、速效氮31 mg/kg、全磷0.132 g/kg、有效磷5.721 mg/kg、全钾33.32 g/kg、速效钾40.84 mg/kg、有机质15 g/kg。

1.3.2 育苗与处理时期

采用常规方式培育秧苗。使用咪酰胺浸种5

d后,苗床播种,秧苗4叶龄后移栽进入沙桶。每个沙桶注入清水4 L(pH 7.06,盐分0.205 g/kg),且标定水位。秧苗生长至4.5叶龄时,打开沙桶底部网塞,使用小桶接住由沙桶排出的水,12 h后关闭网塞,按处理浓度的设定标准,将处理药剂溶解在由沙桶排入小桶的水中,然后再对应灌入沙桶内,补水至标定水位,每天以标定线为准,定时进行补水,第一次补水24 h后,测桶底部渗出液pH值,0~0.25%各浓度处理液pH值分别为7.70、7.93、8.26、8.57、8.81、9.01。

1.4 测定指标及方法

碱胁迫20 d后,在每个沙桶内选取1穴水稻,剪取顶端第一片完全展开叶片作为试验样本,测定过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化氢酶(CAT)的活性及丙二醛(MDA)、抗坏血酸(ASA)含量、相对电导率、根系伤流量。酶活性测定分别使用任红旭等^[21]和李合生^[22]的测定方法;维生素C采用2,6-二氯靛酚滴定法测定;利用电导仪法测定叶片的抗逆性;使用称重法测定脱脂棉吸附的伤流液重量。

1.5 数据分析处理

使用2年数据平均值进行分析处理,制图与分析采用Excel 2010软件。

2 结果与分析

2.1 不同碱浓度胁迫对水稻酶活性的影响

2.1.1 对SOD活性的影响

参试材料顶端叶片SOD活性随碱浓度增加呈先增后降趋势(图1)。0.05%碱浓度处理SOD活性最大,碱浓度升高SOD活性降低。该现象由高pH值产生,高pH值抑制了SOD活性,只有低剂量处理(碱浓度小于0.5%)或低pH值(低碱浓度)环境,SOD的清氧机制才可启动。结果表明,酶活性与处理碱浓度存在二次回归关系,方程决定系数 $R^2=0.931\ 9$,

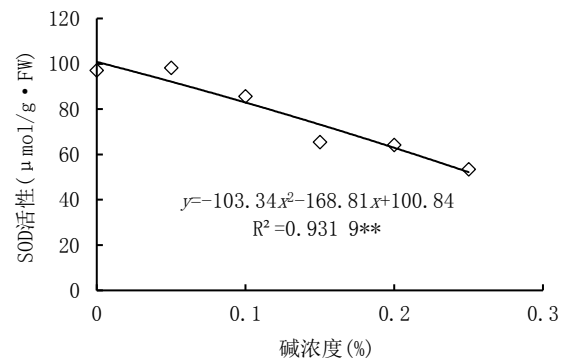


图1 SOD活性与碱浓度相关性分析

相关性达极显著。

2.1.2 对POD活性的影响

由图2可知,随碱浓度增加,POD活性显著增加,0.05%碱胁迫参试品种数值平均升高5.36%,碱胁迫浓度至0.25%,POD活性平均升高69.73%。碱胁迫激发了水稻叶片POD活性。在本试验设定的胁迫浓度范围内,碱胁迫浓度越高POD活性越大,表明pH值并没有抑制水稻叶片的POD活性,而是促进水稻启动POD保护机制。回归分析表明,POD活性与碱浓度呈二次回归关系,回归方程的决定系数 $R^2=0.9865$,相关性达极显著。

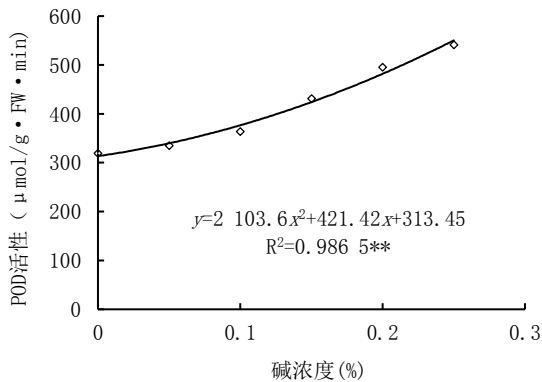


图2 POD活性与碱浓度的相关性分析

2.1.3 碱胁迫环境水稻叶片SOD与POD相关性分析

由图3可知,在不同碱浓度胁迫处理下,POD活性与SOD活性变化趋势相反,两者存在线性负相关,线性方程为 $y=-4.7256x+808.79$,方程决定系数达0.9421,为极显著相关。

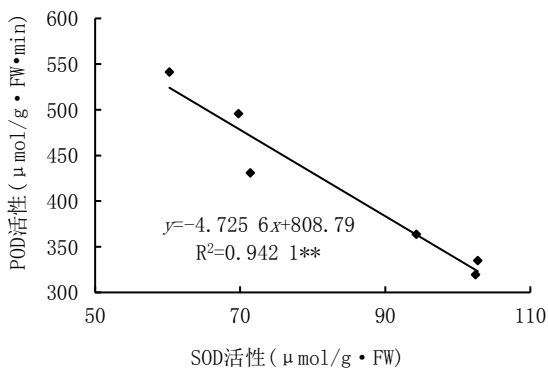


图3 POD活性与SOD活性的相关性分析

SOD活性在低碱浓度(0.05%)升高,高碱浓度处理或高pH环境抑制了SOD活性。处在碱胁迫环境的水稻,膜内歧化反应的除氧机制受到抑制,致使催化反应除氧机制居于主导。

2.1.4 对CAT活性的影响

不同碱胁迫浓度,水稻叶片过氧化氢酶(CAT)

活性呈先降后升趋势(图4)。低浓度胁迫CAT活性降低,胁迫浓度为0.05%,CAT活性最低,浓度高于0.05%活性增加。CAT活性与碱胁迫浓度之间存在二次回归关系,回归方程的决定系数 R^2 为0.9177,为极显著相关。

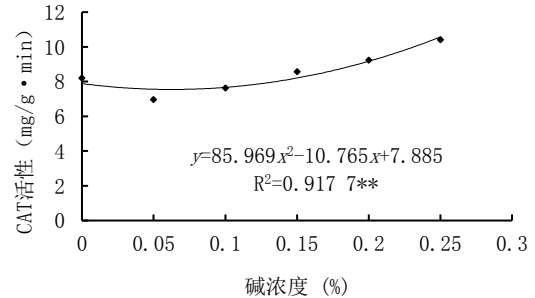


图4 CAT活性与碱浓度的相关性分析

随着碱胁迫浓度升高,CAT活性与POD活性变化趋势基本一致,与碱胁迫浓度均呈二次回归关系,两种酶除氧化学反应均为催化反应清除含氧自由基,由此进一步证明,在较高碱浓度和pH值环境下,水稻机体活性氧清除机制启动了催化反应。

2.2 碱胁迫浓度与MDA含量变化的关系

由图5可知,随碱浓度升高,MDA含量与胁迫浓度呈线性正相关,碱浓度升高,MDA含量亦逐渐升高,表明细胞膜损伤程度加深。回归方程决定系数 $R^2=0.9388$,为极显著相关。

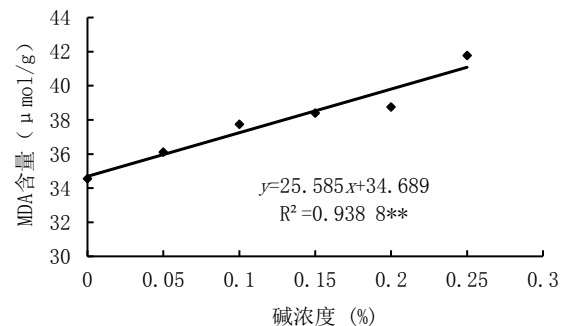


图5 MDA含量与碱浓度的相关性分析

随碱浓度增加,MDA含量变化与SOD活性变化趋势相反,表明SOD活性下降与水稻细胞膜损伤程度逐渐加深密切相关,证明导致歧化反应清除活性氧机制被削弱的直接因素是由于水稻的细胞膜受到损伤。

2.3 不同碱胁迫浓度对ASA、相对电导率及根茎伤流量的影响

随碱浓度升高,水稻叶片ASA、单株伤流量和单茎伤流量均呈下降趋势(图6、图7),线性方程为一次回归方程, R^2 为0.9034、0.9655和0.9230,均

为极显著相关。随碱浓度增加,水稻叶片相对电导率呈逐渐上升趋势,曲线方程为二次回归方程,决定系数 R^2 为0.804 9,为显著相关(图8)。

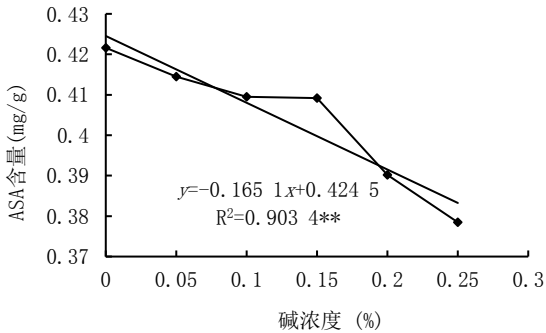


图6 碱浓度对ASA含量影响分析

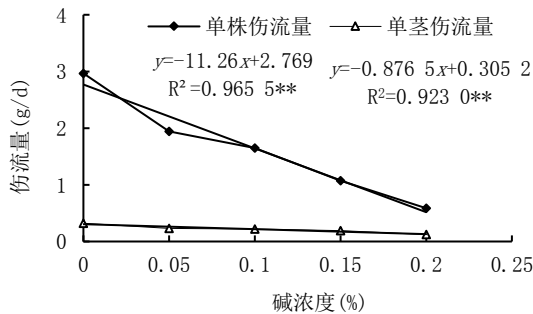


图7 碱浓度对根系伤流量影响分析

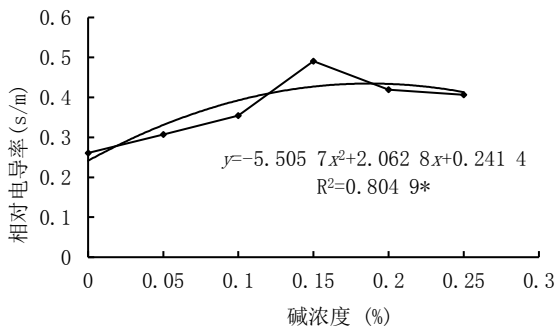


图8 碱浓度对相对电导率影响分析

碱浓度升高,抗坏血酸(ASA)含量下降,分析认为其合成途径受碱抑制,并且碱浓度越高,抑制作用越明显;单株、单茎根茎伤流量与碱胁迫浓度呈负相关,说明碱胁迫造成了根系生长量不足和根系损伤,导致根系活力下降,吸附作用降低,并且碱浓度越高,吸附作用降低越明显。依据电导率可判断水稻细胞膜受损程度,数据表明低碱浓度相对电导率明显上升,而碱浓度高于0.15%相对电导率增加明显减弱,表明水稻细胞膜逐渐接近修复极限。

3 讨论

3.1 盐碱胁迫对水稻质膜透性的影响

细胞膜是保护植物细胞内环境的屏障,对保

障细胞内微环境下进行正常生理与代谢功能发挥着重要的保护作用。植物遭受外界逆境胁迫(盐碱、干旱、冷热及病虫害)后,迫使细胞膜透性增大,内部物质外渗,造成代谢紊乱,平衡环境受到破坏,甚至原生质停止流动,细胞受损,但植物也会通过自身的生理调节来维持生理平衡,杨涓等^[23]研究表明,高盐环境下,植物细胞内部会积累一些小分子有机物(如脯氨酸、甜菜碱、糖醇等),以维持高细胞质渗透压,确保细胞的正常生理功能。细胞膜透性与MDA含量关系密切,逆境胁迫会导致植物叶片中MDA积累,造成细胞膜透性增加。使用200 mmol/L的NaCl处理水稻,可造成叶绿体内部MDA含量显著增加,但是不同水稻品种增加幅度存在差异^[24]。在水稻幼苗期,使用NaCl胁迫,当处理浓度逐渐升高或延长胁迫时间,水稻细胞质膜的透性和伤害程度均显著增加^[25-26]。本研究发现,碱性盐胁迫条件下,水稻随碱性盐浓度增加,MDA含量也相应增加,这与上述研究结果一致,表明盐胁迫和碱性盐胁迫对细胞质膜的伤害具有一致性,但是碱性环境(高pH)在其中起到了重要作用。

逆境将造成ASA含量升高^[27],本试验结果与该结论相佐,但与王聪^[28]研究结果一致。即在碱因子作用中,水稻叶片ASA含量随碱胁迫浓度升高而下降,根系活力也会因碱性盐浓度升高而下降,由于细胞膜对外界物质具有选择吸收的能力,植物遭受逆境时,膜透性增大,造成胞内电解质的外渗,致使细胞浸提液电导率增大。

3.2 盐碱胁迫对保护性酶系统的影响

SOD、POD、CAT等活性酶类的主要功能为清除细胞中的活性氧(AOS)。逆境条件下,上述酶类活性增加,则表明抗性提高^[29]。不同植物活性氧的清除酶对盐碱胁迫的响应是存在差异的。刘滨硕等^[30]研究认为,具有较强耐盐碱性的野生羊草SOD、POD、CAT活性均随盐碱胁迫强度的增加显著增加。高红兵等^[31]使用不同浓度的 NaHCO_3 和 Na_2SO_4 处理细茎冰草、北冰草、披碱草、扁穗冰草和黑麦草后,CAT、SOD活性在低浓度盐碱处理后均表现为急速上升,但是处理浓度增加,上述酶活性又表现为降低趋势。乔枫等^[32]分别使用NaCl和 NaHCO_3 对沙棘幼苗进行处理,结果显示SOD、CAT活性均呈先增后降的趋势,POD活性呈增加趋势,使用盐和碱性盐处理,活性酶变化趋势表现一致。尹福强^[33]研究复碱胁迫对黄花烟生理特性的影响,结果表明随胁迫强度增加,细胞

膜透性增强,POD活性先升后降,SOD和CAT活性逐渐降低。张玉霞等^[34]利用4种混合盐碱对芦笋进行处理,研究结果表明芦笋体内POD、CAT活性均随胁迫浓度增加而增加,SOD活性的变化并不显著。常国伟等^[35]使用苏打碱对苗期玉米进行胁迫处理,结果显示POD活性上升不显著。上述研究表明,不同植物体内酶活性对盐碱胁迫响应并不完全一致,因此水稻酶活性对盐碱胁迫的响应也可能存在自身的特点。符秀梅等^[29]研究认为,随着盐胁迫强度增加,水稻叶片中的SOD和POD活性出现先升后降的趋势,并且在一定浓度范围内,与胁迫强度呈正相关^[36]。华春等^[24]研究表明,盐胁迫造成水稻叶片叶绿体内总SOD活性下降。本研究结论认为,在较长时期的碱胁迫条件下,随碱胁迫浓度升高,水稻叶片SOD活性呈显著下降趋势,但低浓度处理会有增加趋势,与乔枫等^[32]研究结果一致,与高红兵^[31]、尹福强^[33]、华春^[24]、张磊^[37]等在不同植物领域的研究结果或总结阐述基本一致。本研究通过对SOD与POD活性的相关性分析表明,这两种活性酶为极显著线性负相关,而CAT与POD变化基本一致,表明在碱性盐胁迫条件下,SOD活性变化与POD和CAT活性变化存在差异性,证明高浓度碱胁迫和高pH值环境胁迫条件下,水稻启动了代表催化反应AOS清除机制,而由SOD活性酶代表的歧化反应AOS清除机制因细胞膜受损被削弱。

4 结 论

苏打碱性盐胁迫造成水稻内部生理性状发生改变。随碱胁迫浓度增加,根系吸收作用持续下降,ASA合成途径受阻。胁迫造成细胞膜受损程度加深,打破体内两种活性氧清除机制的酶活性平衡,导致发生在膜内的歧化反应除氧机制被削弱,代表催化反应的活性氧清除机制相对增强,成为清除机制的主要方式。

参考文献:

- [1] 凌启鸿. 盐碱地种稻有关问题的讨论[J]. 中国稻米, 2018, 24(4): 1-2.
- [2] 王 英, 张国民, 李景鹏, 等. 寒地粳稻耐碱研究进展及开发前景[J]. 作物杂志, 2016(6): 1-8.
- [3] 周婵婵, 王 术, 黄元财, 等. 不同水稻品种产量和品质对盐碱胁迫的响应[J]. 种子, 2017, 36(11): 29-33.
- [4] 梁正伟, 杨 富, 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, 2004, 13(1): 43-46.
- [5] 王志春, 杨 福, 齐春艳, 等. 盐碱胁迫对水稻花粉扫描特征和生活力的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2010, 16(1): 63-66.
- [6] 石德成, 殷立娟. NaCl和Na₂CO₃对星星草胁迫作用的差异[J]. 植物学报, 1993, 35(2): 144-149.
- [7] 石德成, 殷立娟. Na₂CO₃胁迫下羊草幼苗的胁迫反应及其数学分析[J]. 植物学报, 1992, 34(5): 386-393.
- [8] 石德成, 盛彦敏. 不同浓度的混合盐对羊草幼苗的胁迫效应[J]. 植物学报, 1998, 40(12): 1136-1142.
- [9] 殷立娟, 石德成, 王 萍. 盐化草地羊草生长适应性及耐盐性机理的研究[J]. 植物学报, 1993, 35(8): 619-625.
- [10] 盛彦敏, 石德成, 肖红兴, 等. 不同程度中碱性复合盐对向日葵生长的影响[J]. 东北师范大学学报(自然科学版), 1999(4): 65-69.
- [11] 石德成, 盛彦敏, 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] 魏 征, 屠乃美, 易镇邪. 盐碱地对水稻的胁迫效应及其改良与高效利用的研究进展[J]. 湖南生态科学学报, 2019, 6(4): 45-49.
- [13] 乙 引, 汤章程. 渗透胁迫对高粱根部K⁺吸收的影响[J]. 植物生理学报, 1996, 22(2): 191-196.
- [14] Campbell S A, Nishio J N. Iron deficiency studies of sugar beet using an improved sodium bicarbonate buffered hydroponic growth system[J]. Journal of Plant Nutrition, 2000, 23(6): 741-757.
- [15] 冉 成, 邵玺文, 朱 晶, 等. 生物炭对苏打盐碱稻田土壤养分及产量的影响[J]. 灌溉排水学报, 2019, 38(5): 46-51.
- [16] Degenhardt B, Gmmler H, Hose E, et al. Effect of alkaline and saline substrates on ABA contents distribution and transport in plant roots[J]. Plant Soil, 2000, 225(12): 83-89.
- [17] Diem H G, Duhoux E, Zaid H, et al. Cluster roots in Casuarinaceae: Role and relationship to soil nutrient factors[J]. Annals of Botany, 2000, 85(6): 929-936.
- [18] Feng G. Effects of salinity on VA mycorrhiza formation and of inoculation with VAM fungi on saline tolerance of plants[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 1999, 10(1): 79-82.
- [19] 赵可夫, 范 海. 盐生植物及其对盐渍生境的适应生理[M]. 北京: 科学出版社, 2005: 1-10.
- [20] 曲元刚, 赵可夫. NaCl和Na₂CO₃对盐地碱蓬胁迫效应的比较[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2003, 29(5): 387-394.
- [21] 任红旭, 陈 雄, 吴冬秀. CO₂浓度升高对干旱胁迫下蚕豆光合作用和抗氧化能力的影响[J]. 作物学报, 2001, 27(6): 729-736.
- [22] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 134-200.
- [23] 杨 涓, 许 兴. 盐胁迫下植物有机渗透调节物质积累的研究进展[J]. 宁夏农学院学报, 2003(4): 86-91.
- [24] 华 春, 王仁雷. 盐胁迫对水稻叶片光合效率和叶绿体超显微结构的影响[J]. 山东农业大学学报(自然科学版), 2004, 35(1): 27-31.
- [25] 薛庆林, 李广敏. 不同品种水稻幼苗对盐胁迫的反应[J]. 河北农业大学学报, 1991, 14(4): 110-112.

- 分吸收利用对间作优势的贡献[J]. 植物营养与肥科学报, 2000(2): 140-146.
- [4] 肖靖秀, 汤利, 郑毅, 等. 大麦/蚕豆间作条件下供氮水平对作物产量和大麦氮吸收累积的影响[J]. 麦类作物学报, 2011, 31(3): 499-503.
- [5] 董宛麟, 于洋, 张立祯, 等. 向日葵和马铃薯间作条件下氮素的吸收和利用[J]. 农业工程学报, 2013, 29(7): 98-108.
- [6] Zhang H, Zeng F, Zou Z, et al. Nitrogen uptake and transfer in a soybean/maize intercropping system in the karst region of southwest China[J]. Ecology and Evolution, 2017, 7(20): 8419-8426.
- [7] Li L, Zhang F, Li X, et al. Interspecific facilitation of nutrient uptake by intercropped maize and faba bean[J]. Nutrient Cycling in Agroecosystems, 2003, 65(1): 61-71.
- [8] Sun B, Gao Y, Yang H, et al. Performance of alfalfa rather than maize stimulates system phosphorus uptake and overyielding of maize/alfalfa intercropping via changes in soil water balance and root morphology and distribution in a light chernozemic soil[J]. Plant and Soil, 2019, 439: 145-161.
- [9] 李玉英, 胡汉升, 程序, 等. 种间互作和施氮对蚕豆/玉米间作生态系统地上部和地下部生长的影响[J]. 生态学报, 2011(6): 141-154.
- [10] Robinson D, Hodge A, Griffiths B S, et al. Plant root proliferation in nitrogen-rich patches confers competitive advantage[J]. Proceedings of The Royal Society B: Biological Sciences, 1999, 266(1418): 431-435.
- [11] Craine J M. Competition for Nutrients and Optimal Root Allocation[J]. Plant and Soil, 2006, 285(1-2): 171-185.
- [12] 阎裕丽. 东北农牧交错区紫花苜蓿/玉米间作条件下土壤水分变化特征及水分利用效率[D]. 长春: 东北师范大学, 2013.
- [13] Lin J, Wang J, Li X, et al. Effects of saline and alkaline stresses in varying temperature regimes on seed germination of *Leymus chinensis* from the Songnen Grassland of China[J]. Grass and Forage Science, 2011, 66(4): 578-584.
- [14] 李志坚, 郭继勋, 张玉山, 等. 紫花苜蓿在吉林省种植业结构调整中的作用和地位[J]. 吉林农业科学, 2003, 28(4): 40-46.
- [15] 邹亚丽. 甘肃庆阳不同生长年限紫花苜蓿草地土壤氮矿化的研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2006.
- [16] Amossé, Camille, Jeuffroy, et al. Contribution of relay intercropping with legume cover crops on nitrogen dynamics in organic grain systems[J]. Nutrient Cycling in Agroecosystems, 2014, 98(1): 1-14.
- [17] 李玉玺, 王帅, 王立波, 等. 玉米单作及间作紫花苜蓿对产量性状及白浆土供肥特性的影响[J]. 玉米科学, 2018, 26(4): 126-131.
- [18] Mei P P, Gui L G, Wang P, et al. Maize/faba bean intercropping with rhizobia inoculation enhances productivity and recovery of fertilizer P in a reclaimed desert soil[J]. Field Crops Research, 2012, 130: 19-27.
- [19] Xia H Y, Zhao J H, Sun J H, et al. Dynamics of root length and distribution and shoot biomass of maize as affected by intercropping with different companion crops and phosphorus application rates[J]. Field Crops Research, 2013, 150: 52-62.
- [20] Hauggaard-Nielsen H, Jensen E S. Evaluating pea and barley cultivars for complementarity in intercropping at different levels of soil nitrogen availability[J]. Field Crops Research, 2001, 72(3): 185-196.
- [21] Li Y Y, Yu C B, Cheng X, et al. Intercropping alleviates the inhibitory effect of N fertilization on nodulation and symbiotic N_2 fixation of faba bean[J]. Plant and Soil, 2009, 323: 295-308.
- [22] 左元梅. 石灰性土壤上玉米花生间作改善花生铁营养的效应与机制[D]. 北京: 中国农业大学, 1997.
- [23] Li L, Sun J H, Zhang F S, et al. Wheat/maize or wheat/soybean strip intercropping: I. Yield advantage and interspecific interactions on nutrients[J]. Field Crops Research, 2001, 71(2): 123-137.

(责任编辑: 刘洪霞)

(上接第5页)

- [26] 柯玉琴, 潘廷国, 艾育芳. 盐胁迫对发芽水稻种子质膜透性及物质转化的影响[J]. 中国生态农业学报, 2002, 10(4): 10-12.
- [27] 郭剑, 李彩凤, 桑丽敏, 等. Na_2CO_3 胁迫对甜菜幼苗生长、根系活力的影响[J]. 作物杂志, 2015(5): 141-144.
- [28] 王聪. Na_2CO_3 、 $NaCl$ 和 PEG 对星星草幼苗 K^+ 、 Na^+ 代谢的影响[D]. 扬州: 扬州大学, 2007.
- [29] 符秀梅, 朱红林, 李小靖, 等. 盐胁迫对水稻幼苗生长及生理生化的影响[J]. 广东农业科学, 2010, 37(4): 9-21.
- [30] 刘滨硕, 钟春玲. 盐碱胁迫对羊草形态性状及抗氧化酶活性的影响[J]. 科学技术与工程, 2016, 16(34): 158-161.
- [31] 高红兵, 曹丽娟, 刘宝东, 等. 盐碱胁迫对5种牧草生物膜透性及保护酶活性的影响[J]. 安徽农业科学, 2008, 36(8): 3101-3102, 3133.
- [32] 乔枫, 耿贵工. 盐碱胁迫对沙棘种子萌发及幼苗抗氧化酶活性的影响[J]. 东北林业大学学报, 2012, 40(2): 17-19.
- [33] 尹福强. 混合盐碱胁迫对黄花烟部分理化特性的影响[J]. 江苏农业科学, 2009(6): 112-113.
- [34] 张玉霞, 谭巍巍, 王艳树, 等. 盐碱胁迫对芦笋抗氧化酶活性的影响[J]. 内蒙古民族大学学报(自然科学版), 2006, 21(2): 165-168.
- [35] 常国伟, 孙丽芳, 高天, 等. 苏打碱胁迫对玉米自交系苗期生长及生理特性的影响[J]. 东北农业科学, 2019, 44(1): 18-21.
- [36] Nguyen T T H, Ie Sung Shim, Katsuihiro Kobayashi, et al. Accumulation of some nitrogen compounds in response to salt stress and their relationships with salt tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) seedling[J]. Plant Growth Regulation, 2003, 41(2): 159-164.
- [37] 张磊, 侯云鹏, 王立春. 盐碱胁迫对植物的影响及提高植物耐盐碱性的方法[J]. 东北农业科学, 2018, 38(4): 11-16.

(责任编辑: 刘洪霞)