

营养元素对植物抗旱性作用的研究综述

肖瑛¹, 康建军²

(1. 甘肃省水文水资源局, 甘肃 兰州 730000; 2. 甘肃省林业科学研究院, 甘肃 兰州 730000)

摘要: 引用相关文献, 综述了水分胁迫下必需元素氮、磷、钾、钙及有益元素钠、硅在植物抗旱性中的作用, 简述了今后植物抗旱性中存在的问题及研究方向。

关键词: 水分胁迫; 营养元素; 抗旱性; 作用; 研究综述

中图分类号: S311 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-1463(2013)01-0042-05

[doi:10.3969/j.issn.1001-1463.2013.01.017]

The Research Summary of Nutrient Elements on Enhancing Drought Resistance of Plants

XIAO Ying¹, KANG Jian-jun²

(1. Gansu Province Hydrology and Water Resources Bureau, Lanzhou Gansu 730000, China; 2. Gansu Academy of Forestry Science and Technology, Lanzhou Gansu 730000, China)

Abstract: A review on the recent progress of the research of necessary macros-nutrition: nitrogen, phosphorus, potassium, calcium, sodium and silicon on enhancing drought resistance of plants was presented in this paper. Some proposals such as existing problems and development tendency have been put forward to further study the drought resistance of plants in the future.

Key words: Water stress; Drought resistance; Nutrient elements; Drought resistance; Effect; Adaptation mechanisms

植物在逆境条件下生存会遭受干旱、低温、盐胁迫、重金属毒害等多种环境因子的胁迫^[1], 其中干旱对植物生长造成的损失量超过其它逆境造成损失的总和^[2]。干旱缺水造成植物叶片卷曲、起皱、产生坏死斑点和过早凋落, 严重时还会造成植株根系活力降低, 生长受到明显抑制, 最终导致死亡^[3~4]。为适应或抵抗缺水不利的环境条件, 植物通过形态结构、光合机制、渗透调节和保护酶体系等一系列变化来减轻干旱缺水对植物细胞造成的损伤^[5~6]。近年来, 国内外学者对植物抗旱的生理生态机制进行了深入的研究, 但大部分研究集中于植物的形态解剖、渗透调节及光合生理等方面^[7~8], 而且由于植物多样性以及受形态结构和生理生化特性控制, 植物抗旱性研究多侧重于对某几个生理特性或某些物种^[9~10], 很少从施肥提高植物抗旱生理生态机制等角度进行综合评述。我们对植物的必需元素氮、磷、钾、钙及有益元素钠、硅在植物抗旱性中的作用作了综述, 旨在揭示植物适应干旱逆境机制, 寻找新的抗逆途径, 为今后在更深层次上研究植物的

抗旱性提供理论依据。

1 营养元素在植物抗旱性中的作用研究进展

1.1 必需元素氮、磷、钾在植物抗旱性中的作用
1.1.1 氮素 干旱缺水条件下, 增施氮素可以增加植物体内渗透调节物质的积累, 增强植物的渗透调节能力^[2]。研究表明, 在干旱条件下, 施氮菜豆的叶片蔗糖含量的增加是对照的2.3倍, 冬小麦叶片脯氨酸含量是对照的3倍, 可溶性糖特别是还原性糖大量积累^[11~12]。施用氮肥在一定程度上增加了作物的代谢活性和对土壤干旱的敏感性, 低氮小麦主要是通过旱生结构适应干旱, 而高氮小麦则是通过渗透调节来适应干旱, 但渗透调节只能在干旱诱导下产生, 且只能在一定范围内起作用, 严重干旱时渗透调节并不能阻止小麦叶片水势和相对含水量大幅度降低和膜透性的增大^[12]。严重干旱时, 氮素营养可明显减少单位面积的水分散失, 降低叶片气孔导度有利于气孔关闭, 减少单位面积的水分散失, 增加作物抗旱性; 同时施氮还能够提高叶肉细胞光合活性, 从而提高单叶

收稿日期: 2012-11-15

基金项目: 甘肃省黄河流域现状用水及未来需要分析研究项目资助

作者简介: 肖瑛 (1983—), 女, 甘肃兰州人, 助理工程师, 主要从事水文水资源方面的研究工作。联系电话: (013893466831)。E-mail: kangjj07@lzu.edu.cn

片净光合速率，促进同化物的积累^[13]。在正常供水和轻度干旱缺水条件下，施氮叶片气孔导度略高于对照，随着干旱胁迫的增加，施氮叶片气孔导度随施氮量的增加而下降，但净光合速率则随施氮量的增加而增大^[14]。另外，干旱条件下氮素对提高光合效率的作用除与叶片本身光合能力有关外，还与施氮提高作物叶片数和叶面积指数有关^[2]。

1.1.2 磷素 磷素营养对干旱胁迫下植物的水分调控及渗透调节物质的积累有着重要的作用，通过对植物在生理和形态上的作用使植物的保水能力增强。磷素利用率高的植物可以产生类似于适应干旱的生理生化和形态解剖性状，如较高的光合活性、较高的脱落酸(ABA)含量、较小的细胞体积、较厚的细胞壁和较大的根冠比等^[1]。建立强大的根系是植物抵御干旱的另一种主要方式，磷素营养能促进根系生长，提高根系比表面积，降低根系呼吸强度，促进根系的延伸生长，扩大对土壤深层水分的吸收和利用，提高植物对水分的利用效率，以维持地上部生长的平衡和吸水、失水间的平衡，提高植物的抗旱性^[1]。磷素营养还能够增强酶保护系统的功能，维持膜系统的完整性。同时，施磷对叶片光合产物的运输有明显的促进作用，有利于改善干旱条件下的物质分配模式，提高收获指数^[15]。磷素处理的植物叶片中脯氨酸、可溶性糖和游离氨基酸等有机溶质及K⁺、Ca²⁺等无机离子随时间延长且积累量均增加^[16]。施磷还可降低叶片ABA含量，提高超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)的活性，降低活性氧自由基的含量，抑制膜内丙二醛(MDA)含量的积累，增强酶保护系统的功能^[17]。

1.1.3 钾素 在干旱条件下，施钾肥有助于提高叶片水势和相对含水量，使叶片渗透调节能力增强，在一定程度上可改善作物的水分状况，还能够缩短干旱条件下的光诱导周期，提高光合效率^[18]。干旱条件下施钾还可以促进游离脯氨酸的积累，降低细胞的渗透势，增强作物的渗透调节能力和抗脱水能力，保证各种代谢活动的正常进行^[19]。钾素营养能够促进K⁺在细胞内的积累，使细胞膨压升高，耐脱水能力增强；同时，K⁺主要以离子状况存在于液泡中，直接参与渗透调节，并且由于其自身离子半径小，水合作用大，降低渗透势的作用大，在作物抗旱性上具有重要的作用^[20]。此外，钾素提高作物的抗旱性还表现在提高细胞原生质的保水能力、增强细胞膜稳定性、提高作物体内硝酸还原酶的活力和改善作物对氮、磷等营养的吸收和利用等^[2]。干旱条件下，钾素营养能够减小保卫细胞的平均长度，增加宽度，从而使气孔导度增大，气孔阻力减少，增强CO₂和水分通过气孔的

交换，为光合作用的正常进行提供物质基础^[19]。另外钾素营养也可提高叶片叶肉细胞光合活性，使干旱对光合作用的抑制作用降低，从而提高净光合作用速率，为作物抗旱提供物质基础^[21]。

1.1.4 钙素 一是保持水分，维持细胞结构的稳定性，促进植物生长。研究表明，在干旱胁迫下，施钙能增大植物叶片的气孔阻力，降低蒸腾速率，提高体内水分利用效率，增强其抗旱能力^[22]。干旱缺水时，植物表现为叶片萎蔫、枯黄、植株矮小、不结实或果实瘦小，严重时会引起整株死亡；施钙能补偿这种负效应，能降低蒸腾速率，提高体内水分利用效率，提高植物光合反应系统的抗旱性，增加植物鲜重和干物质含量^[23]。钙作为一种重要的细胞膜保护物质，能有效地改善植物体内的水分状况，提高叶片的保水能力，维持细胞膜结构的完整性^[22]。钙浸种能提高小麦幼苗细胞壁的内聚力，增加原生质粘度和细胞抗脱水能力，稳定原生质结构，维持原生质功能^[22]。在同等干旱胁迫程度时，缺钙植株叶片的膜透性显著升高，而正常供钙的植株则变化甚微；在轻微干旱胁迫下，缺钙植株叶片表现出严重的膜伤害，说明缺钙植株对于干旱的敏感性增强与膜受到损伤有关^[22]。研究还表明，Ca²⁺能够连接细胞膜上磷酸盐和磷脂及蛋白质羧基，提高细胞膜的疏水性，降低膜透性，增强膜的稳定性^[23]。二是增强植物细胞防御系统功能，减弱或抑制破坏系统的功能。钙提高植物的抗旱能力与它维持活性氧代谢平衡、控制膜脂过氧化水平关系密切。施钙使保护酶(SOD、CAT、POD、ASA-POD和GR)活性和抗氧化物质(AsA、GSH和Car)含量保持在较高水平，同时降低活性氧物质(H₂O₂和O₂⁻)含量，增强植物防御系统功能，减弱或抑制破坏系统功能^[24]。钙除了调节某些酶的活性之外，还能传递并诱导干旱信号的表达。如外源钙能抑制LOX活性，并且随着施钙浓度的提高，钙抑制LOX活性的程度增强^[25]。干旱胁迫下，施钙能抑制植物体内MDA积累，抑制膜脂过氧化作用，减轻活性氧对细胞造成伤害^[22]。施钙能抑制ABA的形成与积累，减少乙烯释放量，提高多胺含量来保护植物的正常生理功能，增强抗旱性^[22]。在干旱条件下，无论施钙还是不施钙植株体内都会迅速积累脯氨酸^[23]。这说明钙对植株的脯氨酸代谢具有双重效应，其机理还有待于进一步研究。三是第二信使。研究表明，Ca²⁺作为第二信使，通过控制植物细胞代谢，刺激植物体内ABA含量增加，降低C₂H₄的产生，降低蒸腾作用，提高植物的抗旱性^[24]。干旱胁迫下根部信号

ABA迅速积累与叶片气孔关闭密切相关，而ABA诱导保卫细胞使 Ca^{2+} 含量瞬时升高^[24]。目前已经证实，气孔的保卫细胞含有 Ca^{2+} 依赖性蛋白质激酶，这种激酶调节蛋白质磷酸化作用，影响重要的生理生化过程^[26]。研究还表明，细胞内的 Ca^{2+} 和IP3最有可能作为第二信使传递气孔关闭和渗透胁迫信号^[27]，其中IP3可使细胞器内 Ca^{2+} 贮库中的 Ca^{2+} 释放，提高 Ca^{2+} 含量。因此， Ca^{2+} 作为传递信号调节着一系列生理生化变化，其中ABA在调节干旱胁迫导致的基因表达和生理反应中具有重要作用。

1.2 有益元素钠、硅在植物抗旱性中的作用

1.2.1 钠素 研究表明， Na^+ 通过改变植物的形态结构和调节其生理变化作为主要的适应机制来适应干旱逆境。 Na^+ 可使盐地碱蓬的形态结构如叶面积、叶片厚度和肉质化程度发生变化，这些变化有利于减轻水分胁迫对盐地碱蓬造成的损伤^[28]。植物吸收 Na^+ 后，可将其区域化并积累至液泡中，作为防脱水剂来保持细胞膨压，以提高原生质的亲水性，缓解植物在干旱环境下对水分的供求矛盾，提高植物的抗旱能力。对盐生植物滨藜(*Atriplex halimus L.*)的研究发现， Na^+ 可以诱导植株体内甘氨酸、甜菜碱和可溶性糖的合成，提高渗透调节能力，阻止水分亏缺对滨藜造成的损伤^[28]。此外，在干旱胁迫下，当植物体内 K^+ 供给受到限制时，适量的 Na^+ 能够替代 K^+ 负责保卫细胞膨压的变化，有效地调节植物的气孔运动，提高植物的光合效率^[29]。研究表明，大多数旱生植物在遭受水分胁迫时，组织内就会积累或合成大量有机物质作为渗透调节剂，少浆旱生植物尤为明显，其脯氨酸含量是中生植物的6~16倍，是多浆旱生植物的1.8~25倍^[7]。张金林等研究认为，中生植物和多浆旱生植物并不是主要依靠脯氨酸来调节渗透势^[30]。在揭示荒漠区多浆旱生植物适应干旱生理机制的基础上Wang等发现，具有超强抗旱性的多浆旱生植物梭梭和霸王能够从含盐量很低的干旱土壤中吸收并积累大量 Na^+ ，而不是 K^+ ，并将其储存于液泡中作为一种有益的渗透调节剂来适应干旱环境，这揭示了荒漠植物抗旱机理上鲜为人知的一面^[7]。与细胞质中积累的有机溶质或渗透保护剂相比，液泡中积累的 Na^+ 作为高效的渗透调节剂来减轻或者减缓植物在高盐胁迫以及水分亏缺时造成的损伤^[31]。李景平等对红砂(*Reaumuria soongorica*)、白刺(*Nitraria tangutorum*)、刺蓬(*Cornulaca alaschanica*)体内主要渗透调节物质的含量和分配特征的研究表明， Na^+ 在这3种荒漠植物渗透调节中的作用要远大于 Ca^{2+} 、 K^+ 、可溶性糖等^[32]。Song等研究发

现，无论是在干旱环境中还是在室内的渗透胁迫条件下， Na^+ 在梭梭中的渗透调节中贡献最大，是梭梭适应干旱环境时最主要的渗透调节物质^[33]。在不同强度的水分胁迫下，50 mmol/L Na^+ 能显著提高霸王的抗旱能力，减轻渗透胁迫对霸王细胞膜系统的伤害，增加霸王的生物量积累^[34]。马清等研究表明，在低渗透胁迫下，50 mmol/L NaCl 可以减轻干旱胁迫对霸王生长的抑制作用^[35]，有效地调节霸王的光合速率下降，增加霸王对水分的利用效率，提高霸王的抗胁迫能力；该论文受到SCI农林一区刊物《Tree Physiology》杂志主编、著名植物生理生态学家、美国杜克大学Ram Oren教授的高度关注；德国哥廷根大学森林植物学研究所所长、著名树木生理学家Andrea Polle教授专门针对该文撰写了题为“Harnessing Salt for Woody Biomass Production”的评论文章。该文章从整株和细胞水平上全面解析了钠离子在植株响应外界环境变化中对调节体内水分平衡的贡献，并据此构建了基于生理响应的植物生长模型，认为干旱胁迫下霸王利用钠来挽救其正常生长性能的发现令人振奋，这为改善干旱区植物的生长开辟了新的前景^[36]。

1.2.2 硅素 在干旱条件下，适量施硅能促进植物的生长、改善植株的水分状况的机制在于硅增强了植株的抗氧化防御能力，而减轻胁迫下蛋白质和脂类等功能分子的氧化损伤，维持植株的光合作用等生理过程^[37~38]。研究表明，硅可参与植物叶片角质层表皮组织里角质-双硅层结构的形成，这种结构可降低气孔的蒸腾速率和水分或水汽的渗透，减少叶面水分的损失和维持较高的水分利用效率，因而增强植物的抗旱能力^[37~39]。施硅可以诱导小麦叶片角质层增厚，提高吸收水分和矿物质的能力，增加叶片中游离脯氨酸含量，减少丙二醛含量，增强其抗旱性^[39]。干旱胁迫下，施硅可增加植物叶片叶绿素含量，降低细胞膜渗透性及MDA含量，减轻POD的生理反应，维持SOD和CAT的活性的正常状态^[7]。李清芳等研究表明，玉米施硅后，由于角质-双硅层结构的存在，其叶片中APX、SOD及CAT活性显著提高，从而减轻了自由基对玉米造成的伤害^[40]。黄德华和陈佐忠研究表明，荒漠区植被对土壤矿质元素吸收积累能力大大高于典型草原区，而且植物平均含硅量(1.020%)要高于典型草原区(0.619%)，但含氮量(2.160%)比典型草原区低，这说明硅很可能是荒漠植物适应干旱生境不可缺少的必须营养元素之一^[41]。然而，在干旱生境下，施硅对促进荒漠植物生长以及提高其抗旱性的系统研究较少，主要涉及

施用Na、Si及Na和Si互作施用对促进荒漠植物梭梭和白刺的生长及提高其抗逆性的研究，表明硅在促进荒漠植物梭梭生长以及提高其抗旱性方面起着重要作用，而且钠硅互作要比单独施用钠或硅能更有效地促进其生长并提高其抗旱能力^[42]。

2 今后的研究方向

干旱是限制植物成活与生长的重要因素之一。在干旱条件下，营养元素则能通过渗透调节、光合调节、酶活性等一系列生理生化机制有效调节各种代谢活动，提高植物的抗旱性。因此，研究营养元素在植物抗旱中的作用，有助于了解植物适应干旱逆境的生理机制，探求植物抗旱的适宜调控措施，有助于在生产上采取切实可行的技术措施，对充分发挥植物的生态保护效益具有必要性和特殊意义。目前国内外营养元素对植物抗旱性研究主要侧重于研究单个或极少数营养元素对植物抗旱性的影响，主要集中于大量元素N、P、K、Ca等对植物抗旱性的研究，有益元素如Na、Si、Mg、Al、Fe、B、Mn、Cu、Zn、Cl等营养元素在植物抗旱性中的作用需要进一步研究。二是营养元素对促进荒漠植物生长以及提高其抗旱性的研究较少，特别是Na、Si以及Na和Si互作对提高荒漠植物抗旱性中的作用有待深入研究。三是植物的需肥规律及各营养元素对植物生理生化特性的影响机理尚不清楚，植物抗旱性与土壤有效营养元素含量的关系；营养元素通过什么方式增强植物抗旱性，是通过改变(如何改变)植物形态结构，增强其保水性起到结构抗旱作用，还是通过参与(如何参与)干旱胁迫下植物体内的代谢和生理活动起生理功能抗旱作用，或者二者兼有，这些都是需要研究和解决的问题。

参考文献：

- [1] 喻方圆, 徐锡增. 植物逆境生理研究进展[J]. 世界林业研究, 2003, 16(5): 6-11.
- [2] 张士功, 刘国栋, 刘更另. 植物营养与作物抗旱性[J]. 植物学通报, 2001, 18(1): 64-69.
- [3] IBRAHIM L, PROE M F, CAMERON A D. Interactive effects of nitrogen and water availabilities on gas exchange and whole-plant carbon allocation in polar [J]. Tree Physiology, 1998, 18: 481-487.
- [4] SOUCH C A, STEPHENS W. GROWTH, Productivity and water use in three hybrid poplar clones [J]. Tree Physiology, 1998, 18: 829-835.
- [5] 李燕, 薛立, 吴敏. 树木抗旱机理研究进展[J]. 生态学杂志, 2007, 26(11): 1857-1866.
- [6] 户连荣, 郎南军, 郑科. 植物抗旱性研究进展及发展趋势[J]. 安徽农业科学, 2008, 36(7): 2652-2654.
- [7] WANG S M, WAN C G, WANG Y R, et al. The characteristics of Na⁺, K⁺ and free proline distribution in several drought-resistant plants of the Alxa Desert, China [J]. Journal of Arid Environment, 2004, 56: 525-539.
- [8] MA C C, GAO Y B, GUO H Y. Interspecific transition among caragana microphylla, *C. davazamcii* and *C. korshinskii* along geographic gradient II. Characteristics of photosynthesis and water metabolism[J]. Acta Botan Sin, 2003, 45(10): 1228-1237.
- [9] 胡小文, 王彦荣, 武艳培. 荒漠草原植物抗旱生理生态学研究进展[J]. 草业学报, 2004, 13(3): 9-15.
- [10] 曾凡江, 张希明, 李小明. 桤柳的水分生理特性研究进展[J]. 应用生态学报, 2002, 13(5): 611-614.
- [11] HUBER W, SCHMIDT F. Effect of various salts and polyethylene glycol on proline and amino acid metabolism of *Pennisetum typhoides*[J]. Z. Pflazem Physiol, 1978, 81: 251-258.
- [12] 薛青武, 陈培元. 土壤干旱条件下氮素营养对小麦水分状况和光合作用的影响 [J]. 植物生理学报, 1990, 16(1): 49-61.
- [13] BENNETT J D. Interactive effects of nitrogen and water stress on water relations of field corn-leaves [J]. Agron J., 1984, 76: 273-280
- [14] OSBORNE B A. Effect of nitrate-nitrogen limitation on photosynthesis of the diatom *Phaeodectylum tricornutum* Bohlin[J]. Plant Cell Environment, 1986, 9: 617-625.
- [15] 安永芳, 关军锋, 及华, 等. 作物抗旱性的化学调控及其生理机制 [J]. 河北农业科学, 2004, 8(3): 94-98.
- [16] 杨俊兴, 张彤, 吴冬秀. 磷素营养对植物抗旱性的影响[J]. 广东微量元素科学, 2003, 10(12): 13-19.
- [17] 赵景娣. 提高植物抗旱性的有效途径[J]. 畜牧与饲料科学, 2009, 30(2): 50-51.
- [18] 洪世奇, 庞宁菊. 富钾区旱作农田施肥对玉米抗旱性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 1997, 15(4): 37-41.
- [19] 李秧秧. 钾营养对干旱条件下植物叶片光诱导的影响[J]. 植物生理学通讯, 1995, 31(3): 178-181.
- [20] 王玮, 邹琦. 干旱条件下冬小麦体内K⁺的动态[J]. 山东农业大学学报, 1996, 27(2): 199-202.
- [21] FARQUHAR C D, SHARKEY T D. Stomata conductance and photosynthesis[J]. Ann Rev Plant physiol, 1982, 33: 317-345.
- [22] 关军锋, 李广敏. Ca²⁺与植物抗旱性的关系[J]. 植物学通讯, 2001, 18(4): 473-478.
- [23] 杨根平, 高向阳, 荆家海. 干旱胁迫下钙对大豆叶片光合作用的改善效应[J]. 作物学报, 1995, 21: 711-716.
- [24] 袁清昌. 钙提高植物抗旱能力的研究进展[J]. 山东农业大学学报, 1999, 30(3): 302-306.
- [25] 袁清昌. 钙以及钙调素拮抗剂对小麦幼苗LOX活性的影响[J]. 植物生理学通讯, 1997, 23(4): 266-269.
- [26] LI J X, LEE Y R J, ASSMANN S M. Guard cells possess a calcium dependent protein kinase that phosphorylates the potassium channel [J]. Plant Physiology, 1998, 116: 785-795.

平凉市蔬菜质量安全现状及对策

程艳艳^{1, 2}, 段小红¹

(1. 甘肃农业大学经济管理学院, 甘肃 兰州 730070; 2. 平凉农业学校, 甘肃, 平凉 744000)

摘要: 阐述了平凉市蔬菜生产及质量安全现状, 分析了蔬菜质量安全存在的突出问题, 提出了积极培育和发展蔬菜专业合作组织, 扩大集中生产规模; 加强蔬菜质量检测, 建立健全质量安全追溯体系; 严格控制高毒农药, 推行无公害蔬菜的标准化生产; 加强对菜农质量安全意识的强化与宣传力度等对策。

关键词: 蔬菜; 质量安全; 现状; 对策; 平凉市

中图分类号: S63

文献标识码: A

文章编号: 1001-1463(2013)01-0046-03

[doi:10.3969/j.issn.1001-1463.2013.01.018]

蔬菜质量安全关系到每个人的生活质量和身心健康。为了提前上市或提高蔬菜产量, 蔬菜生产者在生产过程中超标、不合理地使用化学催熟剂、高毒农药和化肥等, 造成了农药残留严重超标和环境污染现象。2001年农业部开始在全国范围内实施“无公害食品行动计划”^[1], 经过十多年的不断努力, 我国的蔬菜质量安全总

体水平明显提高。2006年, 农业部对全国37个城市的蔬菜农药残留进行了监测, 平均合格率为93.0%。据农业部公布的2012年第1季度农产品质量安全例行监测信息显示, 全国150个大中城市蔬菜质量合格率为97.3%^[2]。农业部相关负责人表示, 到2015年底, 我国农药残留的限量标准将达到7 000项, 为餐桌安全做好保障。尽管蔬菜

收稿日期: 2012-11-29

作者简介: 程艳艳(1985—), 女, 甘肃平凉人, 助理讲师, 研究方向为农村与区域发展。联系电话: (0)13919535962。

E-mail: plnxxyy@163.com

通讯作者: 段小红(1968—), 女, 陕西华阴人, 副教授, 研究方向为农业经济统计。E-mail: duanxh@gau.edu.cn

- [27] SHINOZAKI K, YAMAGUCHI-SHINOZAKI K. Gene expression and signal transduction in water stress response[J]. Plant Physiology, 1997, 115: 327–334.
- [28] 李三相, 周向睿, 王锁民. Na^+ 在植物中的有益作用[J]. 中国沙漠, 2008, 28(3): 485–490.
- [29] MARSCHNER H. Mineral nutrition of higher plants[M]. London Academic Press, 1995.
- [30] 张金林, 陈托兄, 王锁民. 阿拉善荒漠区几种抗旱植物游离氨基酸和游离脯氨酸的分布特征 [J]. 中国沙漠, 2004, 24(4): 493–499.
- [31] 吕慧颖, 李银心, 孔凡江, 等. 植物 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白研究进展[J]. 植物学通报, 2003, 20(3): 363–369.
- [32] 李景平, 杨鑫光, 傅华. 阿拉善荒漠区3种旱生植物体内主要渗透调节物质的含量和分配特征 [J]. 草业科学, 2005, 22 (19): 38–35.
- [33] SONG J, FENG G, TIAN C Y, et al. Osmotic adjustment traits of *suaeda physophora*, *Haloxylon ammoderon* and *Haloxylon persicum* in field or controlled conditions[J]. Plant Science, 2006, 113–118.
- [34] 李三相. Na^+ 与多浆旱生植物霸王抗旱性研究 [D]. 兰州: 兰州大学, 2006.
- [35] MA Q., YUE L J., ZHANG J L., et al. Sodium chloride improves photosynthesis and water status in the succulent xerophyte *Zygophyllum xanthoxylum*[J]. Tree Physiology. 2012, 32(1), 4–13.
- [36] DENNIS J, ANDREA P. Harnessing salt for woody biomass production[J]. Tree Physiology, 2012, 32(1): 1–3.
- [37] AGARIE S, UCHIDA H, AGATA W, et al. Effects of silicon on transpiration and leaf conductance in rice plants[J]. Plant Prod Science, 1998, 1: 89–95.
- [38] KIM S G, KIM K W, PARK E W, et al. Silicon-induced cell wall fortification of rice leaves: A possible cellular mechanism of enhanced host resistance to blast [J]. Phytopathology, 2002, 92 (10): 1095–1103.
- [39] GONG H J, CHEN K M, CHEN G C, et al. Effect of silicon on the growth of wheat and its ant oxidative enzymatic system [J]. Chin. J. Soil Science, 2003, 34 (1): 55–57.
- [40] 李清芳, 马成仓, 尚启亮. 干旱胁迫下硅对玉米光合作用和保护酶的影响 [J]. 应用生态学报, 2004, 18 (3): 531–536.
- [41] 黄德华, 陈佐忠. 内蒙古荒漠草原37种植物氮、硅与灰分含量的特征[J]. 植物学通报, 1989, 6 (3): 173–177.
- [42] 康建军, 王锁民, 杨自辉. 钠、硅及钠硅互作提高梭梭抗旱性的研究[J]. 中国沙漠, 2012, 32(3): 793–800.

(本文责编: 杨杰)