

# 干旱条件下土壤盐分对大豆生长及光合作用的影响

刘莎莎, 柏新富, 冯春晓, 孙燕琳

(鲁东大学 生命科学院, 山东 烟台 264025)

**摘要:**以盆栽大豆为材料, 设置不同程度的土壤盐分(NaCl)、干旱及早盐组合处理, 然后测定各处理大豆植株的株高、生物量、光合作用指标以及植株的水分状况和Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup>含量, 探索干旱条件下土壤盐分对大豆生长的影响及可能机制。结果表明: 干旱和盐胁迫均可导致大豆叶片的净光合速率降低和生长量的减少, 干旱还导致光合机构的严重损伤。但是, 干旱和适量土壤盐分(100~150 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl)组合处理的大豆植株, 其生长量、净光合速率和PS II最大光化学效率都显著高于单一干旱处理。同时, 早盐组合处理的大豆叶片RWC、Na<sup>+</sup>含量也高于单一干旱处理, 水势和渗透势低于后者, 且叶片Na<sup>+</sup>含量与其渗透势降低显著相关。综合分析表明, 在干旱条件下, 土壤适量NaCl的存在使大豆能够吸收和积累更多Na<sup>+</sup>等盐离子作为渗透调节物质, 来降低渗透势、提高吸水能力, 以改善植株的水分状况和光合性能, 保持植株较高的生长速率, 即土壤中适量盐分(NaCl)的存在可减轻干旱对大豆的负效应。

**关键词:** 早盐组合胁迫; 干旱; 光合作用; 生长; 大豆  
**中图分类号:** S565.1      **文献标识码:** A      **DOI:** 10.11861/j.issn.1000-9841.2017.06.0921

## Effects of Soil Salinity on the Growth and Photosynthesis of Soybean under Drought Conditions

LIU Sha-sha, BAI Xin-fu, FENG Chun-xiao, SUN Yan-lin

(School of Life Sciences, Ludong University, Yantai 264025, China)

**Abstract:** The impact of soil salinity on the growth of soybean plants and the possible mechanisms in association with the impact was investigated. The investigation involved the measurement of effects of combined drought and salinity stresses on the soybean seedlings. The growth and photosynthetic rate, chlorophyll fluorescence parameters, water status and the K<sup>+</sup> and Na<sup>+</sup> content in the stressed soybean seedlings. The results showed that, under drought or salt stress, the growth of the seedlings was significantly inhibited, leaf net photosynthesis reduced, resulting in serious injury in the photosynthetic apparatus. However, the parameters like the net photosynthetic rate, maximum quantum efficiency of Photosystem II and biomass were significantly higher in seedlings subjected to combined stresses of drought and moderate soil salinity than to single drought stress. In addition, the relative water and content and Na<sup>+</sup> content was also significantly higher, but the water and osmotic potentials of the plants subjected to combined stresses of drought and moderate soil salinity than to single drought stress, with the decline of the tissue osmotic potential being closely correlated to the Na<sup>+</sup> content. This may suggest that under drought conditions, moderate salt stress in the soil could force the soybean seedlings to absorb and accumulate more Na<sup>+</sup> ions as osmolytes, so that the tissue osmotic potential being reduced and suction force for water absorption in plants being enhanced, which was conducive to soybean plants maintain higher water content, maintain a relatively higher rate of photosynthesis and growth. In other words, the presence of moderate NaCl in soil might effectively mitigate the negative effects of drought on the growth of soybean.

**Keywords:** Combined stresses of drought and salinity; Drought; Photosynthesis; Growth; Soybean

干旱和土壤盐渍化等是影响植物生长、导致农作物减产的主要胁迫因子<sup>[1]</sup>, 而干旱造成的巨大损失高于其它逆境损失的总量<sup>[2-3]</sup>。据统计, 我国约有1/3的土地处于干旱、半干旱区。水资源缺乏是制约这些地区经济、社会发展和生态环境建设的最主要的因素之一<sup>[4]</sup>。干旱可导致植物水分不足, 继而影响代谢、生长等生理生化过程<sup>[5]</sup>, 甚至可导致植物死亡。土壤盐分过多导致植物吸水困难, 诱导渗透胁迫、离子毒害等<sup>[6-7]</sup>。在干旱地区, 降水稀少, 土壤蒸发失水量比降水量更大, 加之植物的蒸腾失水, 使土壤溶液浓度增大, 植物吸水困难, 形成干旱和盐胁迫双重影响。但是, 土壤溶液中盐浓度

升高可以促进Na<sup>+</sup>等其它离子从土壤到植物的被动运输<sup>[8]</sup>。植物适应低水势环境的主要方式之一是通过渗透调节<sup>[9]</sup>, 植物利用有机和无机渗透调节物质的积累来降低渗透势, 增强吸水力<sup>[10-11]</sup>。土壤中存在的较高浓度Na<sup>+</sup>等盐离子有利于植物通过吸收盐离子来降低渗透势, 在消耗较少能量的基础上提高根系从外界吸水的能力<sup>[12]</sup>。因此, 土壤中一定盐分的存在可能有利于植物对干旱的适应, 目前在旱生和盐生植物中已有相关研究<sup>[10,13]</sup>, 在农作物中尚鲜见相关报道。

大豆是人类食用油脂和蛋白质的重要来源, 同时也是需水量较多、对水份较为敏感的一类作

收稿日期: 2017-06-14  
基金项目: 国家自然科学基金青年基金(31601994)。  
第一作者简介: 刘莎莎(1992-), 女, 硕士, 主要从事植物生理生态研究。E-mail: 1459625181@qq.com。  
通讯作者: 柏新富(1964-), 男, 硕士, 教授, 主要从事植物生理生态研究。E-mail: bxf64@163.com。

物<sup>[14-15]</sup>。本试验以大豆为材料,设置单一干旱、单一盐胁迫和旱盐组合处理,通过对干旱条件下大豆植株生长量、光合参数以及植株 Na<sup>+</sup> 含量和植株含水量的关系,探讨 Na<sup>+</sup> 等盐离子吸收和积累对干旱条件下大豆生长和光合作用的影响及相关机制。

1 材料与方法

1.1 试验设计

本试验于 2016 年9-11月在鲁东大学生命科学学院温室中进行,供试材料为抗逆性较强的高产栽培大豆品种中黄 35[ *Glycine max* (L.) Merr. ]。以园土加五分之一蛭石作为培养基质,装入 50 个花盆(φ 20 cm)中。选择饱满均匀的大豆种子、浸泡 12 h 后种到花盆中。出苗后进行间苗,待幼苗长至 6 片真叶时(株高约 15 cm)进行盐、旱处理。盐分处理设置 5 个浓度:0, 50, 100, 150, 200 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl (记为 S<sub>0</sub>、S<sub>50</sub>、S<sub>100</sub>、S<sub>150</sub> 和 S<sub>200</sub>) ;干旱设置 2 个水平:干旱和正常供水(记为 D 和 N)。处理时先将试验材料分成 S<sub>0</sub>、S<sub>50</sub>、S<sub>100</sub>、S<sub>150</sub> 和 S<sub>200</sub> 5 大组(每大组 10 盆),分别浇灌各浓度 NaCl 溶液 1.5 L,随后将每大组分成分干旱(D)和正常供水(N)两个小组,N 组正常浇水,保持土壤相对含水量 75% 以上;D 组进行自然干旱处理,当土壤相对含水量低于 40% 时补水至约 50% (每盆补相同量的水),随后保持在此范围内。最终共形成 10 个处理,分别为: NS<sub>0</sub>、NS<sub>50</sub>、NS<sub>100</sub>、NS<sub>150</sub>、NS<sub>200</sub>、DS<sub>0</sub>、DS<sub>50</sub>、DS<sub>100</sub>、DS<sub>150</sub>、DS<sub>200</sub>。其中 NS<sub>0</sub> 为对照(无盐不早); NS<sub>50</sub>、NS<sub>100</sub>、NS<sub>150</sub>、NS<sub>200</sub> 为不同程度的单一盐胁迫; DS<sub>0</sub> 为单一干旱; DS<sub>50</sub>、DS<sub>100</sub>、DS<sub>150</sub>、DS<sub>200</sub> 为不同程度的盐旱组合处理。处理后每 5 d 测定一次光合参数,第 30 天时测定 Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup> 含量、水分状况和生长量。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 株高及生物量 参照马淑杰等<sup>[16]</sup>的方法通过测定处理后 0 和 30 d 株高和生物量的差值计算, 5 个重复。

1.2.2 植株水分状况 参照解卫海等<sup>[17]</sup>的方法测定。

1.2.3 光合速率和叶绿素荧光参数 参照马淑杰等<sup>[14]</sup>的方法测定。

1.2.4 叶片 Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup> 含量 叶片 Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup> 的提取参照王宝山等<sup>[18]</sup>的方法,Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup> 含量用原子吸收分光光度计(GBC-932B 型,澳大利亚 GBC 公司)测定。

1.2.5 叶片相对含水量(relative water content, RWC)测定 采用烘干称重法, RWC (%) =  $\frac{\text{鲜重} - \text{干重}}{\text{饱和鲜重} - \text{干重}} \times 100$ 。5 次重复。

1.3 数据分析

试验数据以“平均值±标准差”表示,用单因素方差分析和 Duncan 检验进行统计分析(SPSS

17.5),用作图软件 Origin 7.5 作图。

2 结果与分析

2.1 干旱条件下土壤盐分对大豆生长的影响

如图 1 所示,干旱处理的株高和生物量均显著低于正常供水(P<0.05)、正常供水条件下的株高和生物量均随盐浓度增大而降低,即干旱和盐胁迫均明显抑制大豆的生长。但是,在干旱条件下,大豆株高和生物量随盐浓度的变化与正常供水并不一致。经方差分析和多重比较显示,在干旱条件下,当 NaCl 浓度为 50 mmol·L<sup>-1</sup> (DS<sub>50</sub>) 和 200 mmol·L<sup>-1</sup> (DS<sub>200</sub>) 时与浓度为 0 mmol·L<sup>-1</sup> (DS<sub>0</sub>) 无明显差异(P>0.05),而 DS<sub>50</sub> 与 DS<sub>200</sub> 之间差异显著(P<0.05);生物量在处理 NaCl 浓度为 0 mmol·L<sup>-1</sup> (DS<sub>0</sub>)、50 mmol·L<sup>-1</sup> (DS<sub>50</sub>) 和 200 mmol·L<sup>-1</sup> (DS<sub>200</sub>) 时无明显差异(P>0.05),但在处理 NaCl 浓度为 100 mmol·L<sup>-1</sup> (DS<sub>100</sub>) 和 150 mmol·L<sup>-1</sup> (DS<sub>150</sub>) 时大豆长势优于 DS<sub>0</sub> (P<0.05)。说明在土壤加入 100~150 mmol·L<sup>-1</sup> 的 NaCl 对干旱条件下大豆的生长有积极作用。

进一步分析不同浓度 NaCl 条件下干旱对大豆生长的抑制情况发现,在 NaCl 浓度为 0, 50, 100, 150 和 200 mmol·L<sup>-1</sup> 时,干旱处理的大豆株高和生物量分别为正常供水的 15.8%、21.3%、36.5%、46.0%、34.7% 以及 15.7%、18.1%、49.8%、67.4% 和 51.4%。可见,土壤添加低于 150 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl 时,干旱对大豆生长的抑制程度随盐浓度的增大而减轻;在 NaCl 浓度达到 200 mmol·L<sup>-1</sup> 时,抑制程度又开始增大,即在土壤中添加适量的 NaCl 能够缓解干旱对大豆生长的抑制作用。

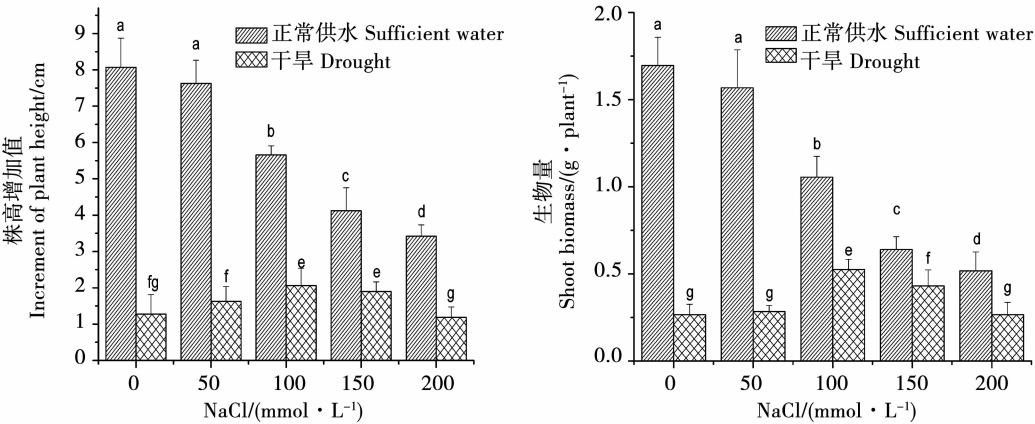
2.2 干旱条件下土壤盐分对大豆叶片光合作用的影响

如图 2 所示,干旱和盐胁迫均导致大豆幼苗净光合速率(P<sub>n</sub>)的下降。在正常供水条件下,大豆叶片的 P<sub>n</sub> 随盐浓度增大而降低。但在干旱条件下, P<sub>n</sub> 变化与处理 NaCl 浓度的关系则较为复杂,具体表现为:处理 5 d, P<sub>n</sub> 随盐浓度增大而降低;5 d 后, DS<sub>0</sub> (单一干旱)的 P<sub>n</sub> 快速下降,在 20 d 后处于所有处理的最低值,并逐渐趋于 0;而不同浓度 NaCl 处理的,虽然在处理后的前期 P<sub>n</sub> 低于 DS<sub>0</sub>,但在 15 d 后则高于 DS<sub>0</sub>,其中 DS<sub>100</sub> 和 DS<sub>150</sub> 更是 DS<sub>0</sub> 的近 2 倍至 50 多倍。

F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub> 为 PS II 最大光化学效率, F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub> 值的高低反映植物受胁迫影响的程度<sup>[19]</sup>。PS II 损伤时, F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub> 值降低<sup>[17,20-21]</sup>。测定结果显示,与对照(NS<sub>0</sub>)相比,各处理均引起了 F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub> 的降低,但单一盐胁迫处理的(NS<sub>50</sub>、NS<sub>100</sub>、DS<sub>150</sub> 和 DS<sub>200</sub>)在后期有逐渐恢复的趋势,而干旱处理则导致了 F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub> 的持续下降(图 3)。不过,干旱条件下, DS<sub>50</sub>、DS<sub>100</sub>、DS<sub>150</sub> 和 DS<sub>200</sub> 的下降幅度在处理 5 d 后明显小于 DS<sub>0</sub>,在处理 30 d 时 DS<sub>0</sub> 的 F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub> 值已降至 0.6 以下,而其它

处理都在 0.7 以上,特别是  $DS_{100}$  和  $DS_{150}$  更在 0.75 以上。表明  $DS_0$  (单一干旱) 的光合机构已受到了较

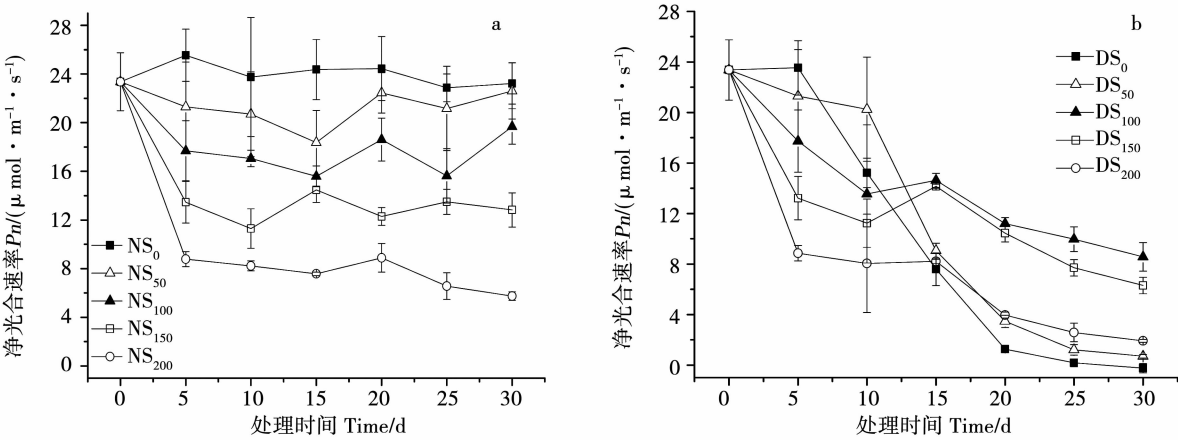
为严重的损伤,而旱盐组合处理的光合系统受伤害相对较轻。



不同小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ ), 下同。  
Different lowercase indicate significant difference ( $P < 0.05$ ), the same below.

图 1 各处理大豆植株的株高生物量比较

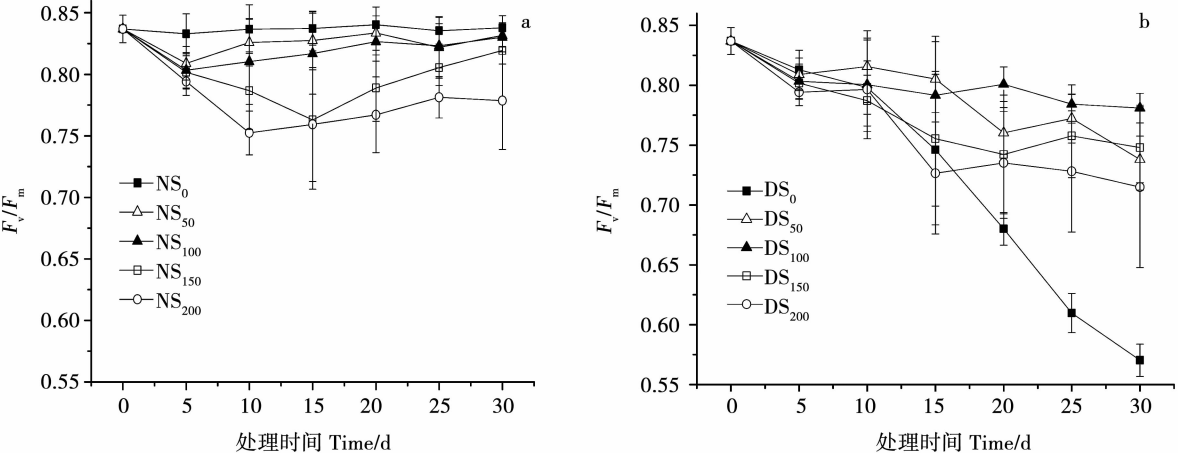
Fig. 1 The plant height and biomass of soybean seedlings under different treatments



a: 正常供水; b: 干旱。  
a: Sufficient water; b: Drought.

图 2 不同处理大豆叶片净光合速率随处理时间的变化

Fig. 2 Changes of  $P_n$  in soybean with the processing time increasing under different treatments



a: 正常供水; b: 干旱。  
a: Sufficient water; b: Drought.

图 3 不同处理大豆叶片  $F_v/F_m$  随处理时间的变化

Fig. 3 Changes of  $F_v/F_m$  in soybean with the processing time increasing under different treatments

2.3 各处理大豆植株水分状况及 Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup> 含量的比较

2.3.1 叶片相对含水量 图4显示,正常供水的大豆叶片 RWC 虽然有随 NaCl 浓度增加而降低的趋势,但相互之间差异并不显著( $P>0.05$ )。干旱处理组的叶片 RWC 显著低于正常供水组( $P<0.05$ ),其中,DS<sub>100</sub>、DS<sub>150</sub> 和 DS<sub>200</sub> 的叶片 RWC 显著高于( $P<0.05$ )。说明干旱条件下土壤盐分的存在有利于植株保持水分。

2.3.2 植株水势、渗透势 如图5所示,正常供水和干旱处理的植株水势和叶片渗透势均随处理盐浓度的增加而降低。但是,在干旱条件下,DS<sub>50</sub>、DS<sub>100</sub>、DS<sub>150</sub> 和 DS<sub>200</sub> 的渗透势降低幅度明显大于

DS<sub>0</sub>,从而使其细胞膨压(水势-渗透势)明显高于DS<sub>0</sub>。也就是说,干旱条件下,土壤中适量 NaCl 的存在有利于降低组织渗透势,进而增加植株的吸水能力和保持细胞膨压。

2.3.3 Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup> 含量 由表1可知,不同处理的K<sup>+</sup> 含量差异并不显著( $P>0.05$ );而Na<sup>+</sup> 含量则随处理盐浓度增加而升高,且干旱处理的植株叶片Na<sup>+</sup> 含量显著高于正常供水的( $P<0.05$ )。同时,组织渗透势与Na<sup>+</sup> 含量有极显著相关性(干旱处理的 $r=-0.99$ ;正常供水的 $r=-0.98$ , $P<0.01$ )。说明土壤中NaCl 存在时,大豆植株能够通过积累Na<sup>+</sup> 来降低渗透势。

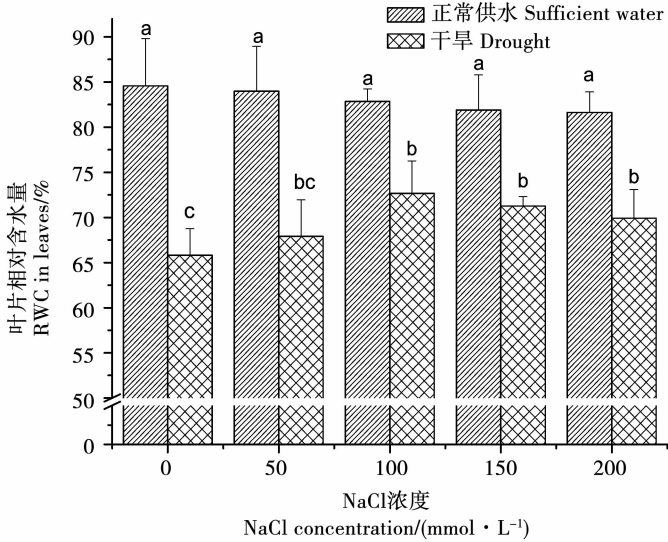


图4 不同土壤盐分下大豆叶片相对含水量(RWC)的变化

Fig. 4 Relative water content (RWC) in soybean leaves under different soil salinity

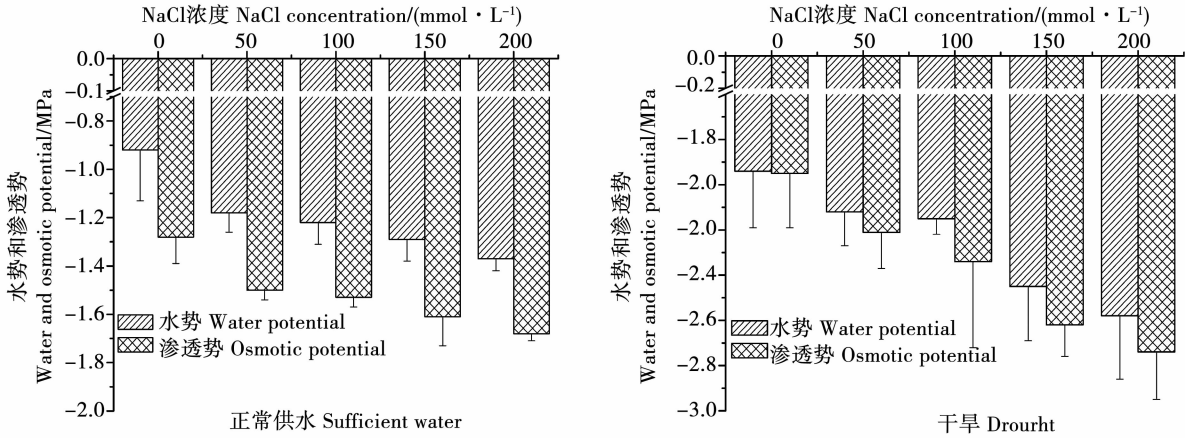


图5 不同土壤盐分下大豆水势和渗透势的变化

Fig. 5 Water potential and osmotic potential in soybean seedlings under different soil salinity

表 1 不同土壤盐分下大豆叶片的 Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup> 含量  
Table 1 Na<sup>+</sup> and K<sup>+</sup> contents in soybean leaves under different soil salinity

NaCl /(mmol·L <sup>-1</sup> )	Na <sup>+</sup> 含量 Na <sup>+</sup> content /(mg·g <sup>-1</sup> DM)		K <sup>+</sup> 含量 K <sup>+</sup> content /(mg·g <sup>-1</sup> DM)	
	正常供水 Sufficient water	干旱 Drought	正常供水 Sufficient water	干旱 Drought
0	0.37 ± 0.07 h	0.61 ± 0.17 g	23.41 ± 0.71 a	23.17 ± 1.60 a
50	1.23 ± 0.33 fg	1.93 ± 0.53 f	22.10 ± 0.36 a	24.20 ± 2.64 a
100	2.86 ± 0.51 e	4.04 ± 0.72 d	23.43 ± 3.60 a	23.55 ± 2.55 a
150	4.94 ± 0.34 c	6.11 ± 0.29 b	23.74 ± 1.75 a	22.51 ± 1.76 a
200	5.81 ± 0.47 b	8.35 ± 0.64 a	24.22 ± 1.90 a	22.68 ± 2.36 a

3 讨 论

干旱导致植物细胞供水不足,进而影响植物代谢和生长发育的各个方面,包括光合系统受损、光合能力下降、生长受抑制等<sup>[22-23]</sup>。盐胁迫也能通过形成渗透胁迫抑制植物生长、减少植物的生物量积累<sup>[24-25]</sup>。本试验结果显示,干旱处理的大豆植株叶片相对含水量明显降低、净光合速率和  $F_v/F_m$  值显著下降、生物量积累也显著减少 ( $P < 0.05$ );同时,单一盐胁迫的大豆植株的叶片净光合速率和  $F_v/F_m$  值、生物量积累则随处理 NaCl 浓度的增大而降低。这些结果与已有研究证明干旱和盐胁迫均能影响光合作用、抑制植物生长的结果是一致的<sup>[19,26]</sup>。然而,在干旱条件下,大豆的生物量积累和叶片的  $P_n$ 、 $F_v/F_m$  值虽低于对照 ( $NS_0$ ),但早盐组合处理 ( $DS_{50}$ 、 $DS_{100}$  和  $DS_{150}$  和  $DS_{200}$ ) 的株高、生物量和  $P_n$ 、 $F_v/F_m$  的下降幅度均小于单一干旱处理 ( $DS_0$ ),其中  $DS_{100}$  和  $DS_{150}$  的株高、生物量和  $P_n$ 、 $F_v/F_m$  均显著高于  $DS_0$  ( $P < 0.05$ )。有研究表明,在干旱条件下,植物能够通过渗透调节降低其渗透势和水势,增强从外界介质吸水的动力,以维持细胞膨压和植株的代谢、生长,土壤中适量盐分的存在则有利于植株积累更多的以 Na<sup>+</sup> 为主的盐离子参与渗透调节<sup>[27]</sup>。Benito 等<sup>[28]</sup> 的研究也证明,Na<sup>+</sup> 在区隔至液泡后可以和 K<sup>+</sup> 一样作为渗透调节物质。在本试验中,随 NaCl 溶液浓度的增加各处理大豆植株 Na<sup>+</sup> 含量显著增加,且干旱条件能够促使植株积累更多的 Na<sup>+</sup>;同时,组织渗透势与 Na<sup>+</sup> 含量具有极显著的相关性 ( $P < 0.01$ ),而与 K<sup>+</sup> 含量无明显相关性。这说明在干旱条件下,大豆植株能够通过积累 Na<sup>+</sup> 来降低渗透势和水势,增强其吸水 and 保水能力。本试验中,早盐组合处理的大豆叶片相对含水量显著高于单一干旱处理的也证明了这一点。综上所述,在干旱条件下,适量土壤盐分的存在,可以促使大豆植株吸收和积累更多的 Na<sup>+</sup> 等离子,从而有效增强了植株的吸水和保水能力,进而缓解了干旱对光合系统

的损伤,维持了相对较高的净光合速率,最终表现为株高和生物量积累的增加。也就是说,干旱条件下,土壤中适量 NaCl 的存在能够缓解干旱对大豆植株的伤害。

本试验结果也表明,在不干旱(正常供水)条件下,土壤含盐量越高对大豆生长越不利;即使在干旱条件下,用较高浓度 NaCl 处理 ( $DS_{200}$ , 200 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl) 的大豆植株,虽然其净光合速率、生物量等略高于单一干旱处理 ( $DS_0$ ) 的,但两者之间并无显著差异 ( $P > 0.05$ )。可见,土壤中较高浓度的 NaCl 缓解干旱对植物伤害的能力减弱,更高浓度的 NaCl 还可能会产生严重伤害。也就是说,在早盐同时存在条件下,植物虽然可以利用 Na<sup>+</sup> 等盐离子来参与渗透调节,但是过多的 Na<sup>+</sup> 积累又会对其产生毒害,因此,植物需要在利用 Na<sup>+</sup> 参与渗透调节和防止 Na<sup>+</sup> 毒害之间找到一个有益自身生长的平衡点,且这个平衡点会因植物种类、干旱程度等的变化而改变。本试验中,土壤中添加 100 ~ 150 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl 对缓解干旱对大豆的伤害最为有效。

目前,面对人口不断增加和耕地面积不断减少的问题,合理开发一定数量的耕地后备资源、提高土地开发利用成为补充耕地、保障粮食安全的重要途径之一<sup>[29]</sup>。在干旱地区,农作物常面临盐渍化与干旱的双重影响,对植物适应早盐双重胁迫机制的进一步了解和咸水及咸、淡水混合灌溉方式的深入研究将有助于干旱和盐渍化土壤的更好利用。

参考文献

[1] Aroca R , Porcel R,Ruiz-Lozano J M. Regulation of root water uptake under abiotic stress conditions[J]. Journal of Experimental Botany,2012,63(1) : 43-57.

[2] Anjum S A,Xie X Y,Wang L C,et al. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress[J]. African Journal of Agricultural Research,2011,6(9) : 2026-2032.

[3] Rahdari P,Hoseini S M. Drought stress: A review[J]. International Journal of Agronomy and Plant Production,2012,3(10) : 443-446.

- [4] 冯玉龙,姜淑梅. 番茄对高根温引起的叶片水分胁迫的适应[J]. 生态学报, 2001, 21(5): 747-750. (Feng Y L, Jiang S M. The adaptation to leaf water stress caused by high root temperature in tomato[J]. Acta Ecologica Sinica, 2001, 21(5): 747-750. )
- [5] Singh C M, Kumar B, Mehandi S, et al. Effect of drought stress in rice: A review on morphological and physiological characteristics[J]. Trends in Biosciences, 2012, 5: 261-265.
- [6] Xiong L M, Schumaker K S, Zhu J K. Cell signaling during cold, drought, and salt stress[J]. The Plant Cell, 2002, 14: 165-183.
- [7] 张志刚,尚庆茂,王立浩,等. 亚适温、弱光照及盐胁迫下辣椒叶片活性氧代谢特征[J]. 园艺学报, 2009, 36(11): 1603-1610. (Zhang Z G, Shang Q M, Wang L H, et al. The characteristics of active oxygen metabolism in pepper leaf cells under suboptimal temperature, weak light and salt stress[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2009, 36(11): 1603-1610. )
- [8] Niu X, Bressan R A, Hasegawa P M, et al. Ion homeostasis in NaCl stress environments[J]. Plant Physiology, 1995, 109: 735-742.
- [9] 杨启良, 张富仓, 刘小刚, 等. 植物水分传输过程中的调控机制研究进展[J]. 生态学报, 2011, 31(15): 4427-4436. (Yang Q L, Zhang F C, Liu X G, et al. Research progress on regulation mechanism for the process of water transport in plants[J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(15): 4427-4436. )
- [10] Wang S M, Wan C G, Wang Y R, et al. The characteristics of Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup> and free proline distribution in several drought-resistant plants of the Alxa Desert, China[J]. Journal of Arid Environments, 2004, 56: 525-539.
- [11] Bowne J B, Erwin T A, Juttner J, et al. Drought responses of leaf tissues from wheat cultivars of differing drought tolerance at the metabolite level[J]. Molecular Plant, 2012, 5: 418-429.
- [12] 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.
- [13] 谭永芹, 柏新富, 侯玉平, 等. 土壤盐分对三角叶滨藜抗旱性能的影响[J]. 生态学报, 2013, 33(23): 7340-7347. (Tan Y Q, Bai X F, Hou Y P, et al. The effect of soil salinity to improve the drought tolerance of arrowleaf saltbush[J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(23): 7340-7347. )
- [14] 杨鹏辉, 李贵全, 郭丽, 等. 干埋胁迫对不同抗旱大豆品种花荚期质膜透性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2003, 21(3): 127-129. (Yang P H, Li G Q, Guo L, et al. Effect of drought stress on plasma membrane permeability of soybean varieties during flowering-podding stage[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2003, 21(3): 127-129. )
- [15] 邢雪莹, 霍建玲, 喻金秋, 等. 高温干旱混合胁迫对大豆主要农艺性状的影响[J]. 大豆科学, 2017, 36(4): 554-560. (Xing X Y, Huo J L, Yu J Q, et al. Effects of high temperature and drought stress on main agronomic traits of soybean[J]. Soybean Science, 2017, 36(4): 554-560. )
- [16] 马淑杰, 柏新富, 祁琳, 等. 咸水浇灌后持续干旱条件下棉花生长及光合作用的变化[J]. 应用生态学报, 2014, 25(12): 3521-3526. (Ma S J, Bai X F, Qi L, et al. Changes in the growth and photosynthesis of cotton seedlings under progressive drought after saltwater irrigation[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2014, 25(12): 3521-3526. )
- [17] 解卫海, 马淑杰, 柏新富, 等. Na<sup>+</sup>吸收对干旱导致的棉花叶片光合系统损伤的缓解作用[J]. 生态学报, 2015, 35(19): 6549-6556. (Xie W H, Ma S J, Bai X F, et al. The mitigating effects of Na<sup>+</sup> accumulation on the drought-induced damage to photosynthetic apparatus in cotton seedlings[J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(19): 6549-6556. )
- [18] 王宝山, 赵可夫. 小麦叶片中 Na、K 提取方法的比较[J]. 植物生理学通讯, 1995, 31(1): 50-52. (Wang B S, Zhao K F. Comparison of extractive methods of Na and K in wheat leaves[J]. Plant Physiology Communications, 1995, 31(1): 50-52. )
- [19] 魏晓东, 陈国祥, 施大伟, 等. 干旱胁迫对银杏叶片光合系统 II 荧光特性的影响[J]. 生态学报, 2012, 32(23): 7492-7500. (Wei X D, Chen G X, Shi D W, et al. Effects of drought on fluorescence characteristics of photosystem II in leaves of *Ginkgo biloba* [J]. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(23): 7492-7500. )
- [20] Huang C J, Zhao S Y, Wang L C, et al. Alteration in chlorophyll fluorescence, lipid peroxidation and antioxidant enzymes activities in hybrid ramie (*Boehmeria nivea* L.) under drought stress[J]. Australian Journal of Crop Science, 2013, 7: 594-599.
- [21] 李旭新, 刘炳响, 郭智涛, 等. NaCl 胁迫下黄连木叶片光合特性及快速叶绿素荧光诱导动力学曲线的变化[J]. 应用生态学报, 2013, 24(9): 2479-2484. (Li X X, Liu B X, Guo Z T, et al. Effects of NaCl stress on photosynthesis characteristics and fast chlorophyll fluorescence induction dynamics of *Pistacia chinensis* leaves[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2013, 24(9): 2479-2484. )
- [22] 张金政, 张起源, 孙国峰, 等. 干旱胁迫及复水对玉簪生长和光合作用的影响[J]. 草业学报, 2014, 23(1): 167-176. (Zhang J Z, Zhang Q Y, Sun G F, et al. Effects of drought stress and re-watering on growth and photosynthesis of *Hosta* [J]. Acta Prataculturae Sinica, 2014, 23(1): 167-176. )
- [23] Mohan S C, Binod K, Suhel M, et al. Effect of drought stress in rice: A review on morphological and physiological characteristics[J]. Trends in Biosciences, 2012, 5(4): 261-265.
- [24] 赵春桥, 李继伟, 范希峰, 等. 不同盐胁迫对柳枝稷生物量、品质和光合生理的影响[J]. 生态学报, 2015, 35(19): 6489-6495. (Zhao C Q, Li J W, Fan X F, et al. Effects of salt stress on biomass, quality, and photosynthetic physiology in switch grass[J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(19): 6489-6495. )
- [25] 王树凤, 胡韵雪, 孙海菁, 等. 盐胁迫对 2 种栎树苗期生长和根系生长发育的影响[J]. 生态学报, 2014, 34(4): 1021-1029. (Wang S F, Hu Y X, Sun H J, et al. Effects of salt stress on growth and root development of two oak seedlings[J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(4): 1021-1029. )
- [26] 惠红霞, 许兴, 李守明. 盐胁迫抑制枸杞光合作用的可能机理[J]. 生态学杂志, 2004, 23(1): 5-9. (Hui H X, Xu X, Li S M. Possible mechanism of inhibition on photosynthesis of *Lycium barbarum* under salt stress[J]. Chinese Journal of Ecology, 2004, 23(1): 5-9. )
- [27] Chen H, Jiang J G. Osmotic adjustment and plant adaptation to environmental changes related to drought and salinity[J]. Environmental Reviews, 2010, 18(NA): 309-319.
- [28] Benito B, Haro R, Amtmann A, et al. The twins K<sup>+</sup> and Na<sup>+</sup> in plants[J]. Journal of Plant Physiology, 2014, 171(9): 723-731.
- [29] 吕晓, 徐慧, 李丽, 等. 盐碱地农业可持续利用及其评价[J]. 土壤, 2012, 44(2): 203-207. (Lyu X, Xu H, Li L, et al. Agricultural sustainable utilization and evaluation of saline-alkali land[J]. Soils, 2012, 44(2): 203-207. )