

燕麦幼苗对氯化钠和氯化钾胁迫的生理响应差异

刘建新, 王金成, 王瑞娟, 贾海燕

(陇东学院 生命科学与技术学院 甘肃省高校陇东生物资源保护与利用省级重点实验室, 甘肃 庆阳 745000)

摘要: 为探讨燕麦对 NaCl 和 KCl 胁迫的生理响应差异, 采用水培法, 研究了不同浓度 NaCl 和 KCl 胁迫对幼苗生长, 活性氧代谢和渗透调节的影响。结果表明: (1) 在 75 和 150 mmol/L 浓度下, NaCl 胁迫对燕麦幼苗的膜脂过氧化伤害和生长抑制大于 KCl 胁迫。NaCl 胁迫下叶片中的超氧化物歧化酶(SOD), 过氧化氢酶(CAT)活性及可溶性蛋白、可溶性糖和脯氨酸含量低于 KCl 胁迫; 当浓度增大到 225 mmol/L 时, KCl 胁迫叶片中 O_2^- , H_2O_2 , 丙二醛(MDA), 可溶性蛋白和可溶性糖含量显著大于 NaCl 胁迫, 而 SOD, 抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性及谷胱甘肽(GSH)含量则相反。(2) 225 mmol/L KCl 和 NaCl 处理的植株叶片水势分别为 -0.867 和 -1.034 MPa, 渗透势分别为 -1.409 和 -1.252 MPa, 说明 KCl 对燕麦的更强伤害不是渗透胁迫所致; 经 225 mmol/L KCl 胁迫后, 燕麦叶片中 Na^+ 含量下降至对照的 36.5%, 而 K^+ 含量上升为对照的 1.49 倍, 而补充 20 mmol/L NaCl 显著提高了 225 mmol/L KCl 胁迫下叶片 Na^+ 的含量及 SOD, APX 活性, 降低了 K^+ , H_2O_2 , O_2^- 和 MDA 含量, 说明离子毒害引起的活性氧积累可能是高浓度 KCl 胁迫对燕麦幼苗伤害大于 NaCl 胁迫的重要原因。

关键词: 燕麦; NaCl 胁迫; KCl 胁迫; 活性氧代谢; 渗透调节

文献标识码: A

文章编号: 1000-288X(2014)05-0074-06

中图分类号: Q945.78, S512.6

DOI:10.13961/j.cnki.stbctb.2014.05.020

Differences in Physiological Responses of *Avena Nuda* Seedlings to NaCl and KCl Stress

LIU Jian-xin, WANG Jin-cheng, WANG Rui-juan, JIA Hai-yan

(College of Life Science and Technology, Key Laboratory of Gansu Provincial University

for Protection and Utilization of Longdong Bio-resources, Longdong University, Qingyang, Gansu 745000, China)

Abstract: In order to explore the differences in physiological responses of oat (*Avena nuda* L.) seedlings to NaCl and KCl stress, the changes in seedling growth, reactive oxygen species metabolism and osmotic adjustment in leaves of oat seedlings under NaCl and KCl stress of different concentration were investigated by hydroponics method. The results showed that: (1) At the concentration of 75 mmol/L and 150 mmol/L, NaCl stress had greater inhibition effect on the seedling growth and greater damage to the membrane lipid peroxidation than that of KCl stress, the activities of superoxide dismutase(SOD) and catalase(CAT) and the contents of soluble protein, soluble sugar and proline in the seedling leaves of NaCl stress were lower than that under KCl stress; The contents of O_2^- , H_2O_2 , malondialdehyde(MDA), soluble protein and soluble sugar under KCl stress were much higher than that under NaCl stress when the concentration increase to 225 mmol/L, but the activities of SOD and ascorbate peroxidase(APX) and the glutathione(GSH) content of KCl stress were lower than NaCl stress. (2) After treated with 225 mmol/L of KCl and NaCl, the leaf water potential was -0.867 MPa and -1.034 MPa. Besides, the osmotic potential was -1.409 MPa and -1.252 MPa, respectively, indicating that the increased damage caused by 225 mmol/L of KCl was not due to the osmotic stress. Under the stress of 225 mmol/L KCl, the leaf Na^+ content decreased by 36.5% and K^+ content increased by 1.49 times, compared with the control, while the supplement of 20 mmol/L NaCl could increase the Na^+ content and the activities of SOD and APX, decrease the contents of K^+ , H_2O_2 , O_2^- and MDA in leaves of oat seedlings under 225 mmol/L KCl stress significantly. The active oxygen accumulation induced by ion toxicity in oat seedling leaves could be responsible for the enhanced damage caused by 225 mmol/L of KCl than that by NaCl.

Keywords: *Avena nuda*; NaCl stress; KCl stress; reactive oxygen species metabolism; osmotic adjustment

收稿日期: 2012-05-30

修回日期: 2013-10-03

资助项目: 甘肃省庆阳市科技支撑计划项目“提高燕麦盐碱耐性的信号调控作用及应用研究”(NK2011-25)

作者简介: 刘建新(1964—), 男(汉族), 甘肃省通渭县人, 学士, 教授, 主要从事植物生理生态与细胞信号转导研究。E-mail: liujx1964@163.com。

盐害是制约农业发展的重要逆境因素。盐胁迫对植物产生的伤害首先是渗透胁迫和离子毒害,而这两种原初反应的结果即产生活性氧积累,造成细胞膜系统的破坏,从而导致细胞代谢紊乱,生长受抑^[1]。目前,有关植物盐胁迫的研究大多集中在 Na^+ 对植物的伤害上,并认为 Na^+ 积累对 K^+ 吸收和代谢的干扰是造成植物伤害的主要原因之一^[2]。 K^+ 作为植物必需的营养元素,在维持细胞多种代谢酶活性方面发挥着重要作用^[3],而且 K^+ 是决定非盐生植物耐盐性的关键因素^[4]。然而,高浓度 K^+ 对植物胁迫的研究较少。赵可夫等^[5] 研究表明,高浓度 K^+ 能够抑制盐生植物的生长;房朋等^[6] 发现,杂交酸模 (*Rumex K-1*) 叶片光合活性在高浓度 K^+ 胁迫下明显降低。但是, K^+ 是否对非盐生植物的活性氧清除系统造成破坏, K^+ 和 Na^+ 胁迫下植物渗透调节是否存在差异,过多的 K^+ 是否通过干扰 Na^+ 的吸收运输影响细胞的正常功能,这些问题迄今尚不明了。燕麦 (*Avena nuda* L.) 为禾本科燕麦属粮饲兼用作物,具有很高的营养保健价值,长期食用对控制血脂^[7]、血糖^[8] 和血压^[9] 升高疗效明显,还可促进肠道益生菌增殖,增强人体免疫力^[10]。以往对燕麦的研究主要集中在种质资源的收集^[11]、栽培^[12] 和生物活性鉴定^[13-14] 等方面,对燕麦耐盐机理的研究报道相对较少^[15]。‘定莜 6 号’是甘肃省定西市旱作农业科研推广中心以 1633-112-1 作母本、蒙燕 146 作父本杂交选育而成的燕麦新品种。本试验拟研究不同浓度 NaCl 和 KCl 胁迫对燕麦幼苗生长,活性氧代谢和渗透调节的影响,探讨燕麦对 NaCl 和 KCl 胁迫的生理响应差异,以为燕麦栽培和保健食品开发提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料培养和处理

燕麦定莜 6 号种子经消毒、催芽后,选露白一致的种子播种在装有珍珠岩的塑料钵(直径 20 cm,高 14 cm)中,浇足水后置温室培养,昼/夜温度:(27 ± 3) $^{\circ}\text{C}$ /(23 ± 5) $^{\circ}\text{C}$,相对湿度:65%~75%,光照强度约 $600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。出苗后每 2 d 浇 1 次 1/2 Hoagland 营养液,二叶一心期疏苗,每钵保留一致壮苗约 120 株,三叶一心期分别用 Hoagland 营养液配制的浓度为 0 (对照,CK),75,150 和 225 mmol/L 的 NaCl 溶液(渗透势分别为 -4.54, -29.48, -52.92, -75.60 MPa)和 KCl 溶液(渗透势分别为 -4.54, -34.78, -64.26, -90.72 MPa)进行根部浇灌处理。在另一组用 Hoagland 营养液配制的 225 mmol/L KCl 处理溶液中,补充 20 mmol/L 的

NaCl (即预试验中筛选的对 225 mmol/L KCl 处理植株恢复最有效的 NaCl 浓度,其溶液渗透势为 -98.28 MPa)。浇灌于每天 17:00 进行,浇灌量为珍珠岩持水量的 2 倍(约 1 000 ml)以洗掉积盐,保持处理浓度的恒定。每个处理重复 5 次,随机排列。处理 4 d 后测定幼苗生物量,并取倒数第 2~3 片功能叶,液氮速冻后 -70°C 保存,测定相关生理指标。

1.2 测定指标与方法

1.2.1 幼苗生物量的测定 取 30 株幼苗,洗净、吸干表面水分后 105°C 杀青 30 min, 70°C 烘干,称干重。

1.2.2 超氧阴离子(O_2^-), H_2O_2 和丙二醛(MDA)含量的测定 按 Tan 等^[16] 的方法,称取 0.50 g 叶片,5 ml 50 mmol/L PBS(pH 值 7.0)冰浴研磨,10 000 g 冷冻离心 30 min,上清液为待测提取液。取 0.5 ml 提取液,按 Sui 等^[17] 的方法测定 O_2^- 含量。取 1.0 ml 提取液,采用 Moloi 等^[18] 的方法测定 H_2O_2 含量,按 Predieri 等^[19] 的方法测定 MDA 含量,结果以单位鲜重表示。

1.2.3 SOD, POD, CAT 和 APX 活性及 GSH, AsA 含量的测定 称取 0.50 g 叶片,5 ml 50 mmol/L PBS (pH 值 7.0)冰浴研磨,10 000 g 冷冻离心 30 min。取上清液按 Tan 等^[16] 的氯化硝基四氮唑蓝(NBT)法,560 nm 比色测定超氧化物歧化酶(SOD)活性,以抑制 NBT 光化还原的 50% 为一个酶活性单位;愈创木酚法测定过氧化物酶(POD)活性,将 470 nm/min 吸光值增加 0.01 定义为 1 个活力单位。在 3.0 ml 反应体系中,包括 0.3% H_2O_2 1.0 ml, H_2O 1.9 ml,最后加入 100 μl 上清液,测定过氧化氢酶(CAT)活性,以 240 nm/min 吸光值减少 0.01 定义为 1 个活力单位。在 3.0 ml 反应体系中,包括 0.3 mmol/L 抗坏血酸(AsA) 100 μl , 50 mmol/L PBS(pH 值 7.0) 1.8 ml, 0.1 mmol/L H_2O_2 100 μl , 然后加入 1.0 ml 上清液,测定抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性,以 290 nm/min 吸光值降低 0.01 定义为 1 个酶活性单位。称取 0.20 g 叶片,分别采用 Ellman^[20] 二硫代硝基苯甲酸法和 Arakawa 等^[21] 二联吡啶法测定谷胱甘肽(GSH)和 AsA 含量。结果均以单位鲜重表示。

1.2.4 可溶性糖、可溶性蛋白、游离氨基酸和脯氨酸含量的测定 采用李合生^[22] 的蒽酮比色法、考马斯亮蓝法、茚三酮染色法和磺基水杨酸法分别测定叶片可溶性糖、可溶性蛋白、游离氨基酸和脯氨酸含量,结果以单位鲜重表示。

1.2.5 水势、渗透势和压力势的测定 叶片水势(ψ_w)用 HR-33T 露点微伏压计(Wescor, 美国)测定;叶片渗透势(ψ_s)用 5520 型蒸汽压渗透计(Wescor, 美

国)测定,计算公式为:

$$\psi_s = -RTC \quad (1)$$

式中: R ——摩尔气体常数 $[8.314 \times 10^{-6} \text{ MPa} \cdot \text{L}/(\text{mmol} \cdot \text{K})]$; T ——绝对温度(K); $T = 273 + t$ (t 为测定时的摄氏温度); C ——仪器显示的样品渗透摩尔浓度(mmol/L)。

$$\text{压力势按公式: } \psi_p = \psi_w - \psi_s \quad (2)$$

式中: ψ_p ——压力势(MPa); ψ_w ——水势(MPa); ψ_s ——渗透势(MPa)。下同。

1.2.6 Na^+ , K^+ 含量的测定 叶片 Na^+ , K^+ 按王宝山和赵可夫^[23]的方法浸提,FP640型火焰光度计测定含量,结果以单位干重表示。

所有数据采用 SPSS 16.0 软件方差分析, Duncan 法检验差异显著性($p < 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 NaCl 和 KCl 胁迫对燕麦幼苗生长和叶片 O_2^- , H_2O_2 和 MDA 含量的影响

随着处理浓度的增加,NaCl 胁迫下燕麦幼苗干重呈明显下降趋势($p < 0.05$),KCl 胁迫下幼苗干重呈略微增加后逐渐下降变化(图 1a)。在 75 和 150 mmol/L 浓度下,KCl 胁迫的植株干重显著高于 NaCl 胁迫,浓度为 225 mmol/L 时,两处理的植株干重无显著差异。

O_2^- 和 H_2O_2 是造成膜脂过氧化重要的活性氧,MDA 是膜脂过氧化的产物。随着 NaCl 和 KCl 浓度

的增加,燕麦叶片中 O_2^- , H_2O_2 和 MDA 含量呈明显增加趋势(图 1b, 1c, 1d)。在 75 mmol/L 浓度下,NaCl 和 KCl 处理的叶片 O_2^- , H_2O_2 和 MDA 含量无显著差异;150 mmol/L 时 NaCl 处理显著高于 KCl,而 225 mmol/L 时却正好相反。说明高浓度条件下,KCl 胁迫对燕麦的伤害大于 NaCl 胁迫。

2.2 NaCl 和 KCl 胁迫对燕麦幼苗叶片活性氧清除系统的影响

植物体内由 SOD, CAT, POD 和 APX 等抗氧化酶及 AsA 和 GSH 等抗氧化物质构成的抗氧化系统在植物适应盐逆境中发挥着重要作用。由图 2 可知,随着处理浓度提高,燕麦叶片 SOD 和 CAT 活性呈先升后降趋势,APX 活性呈先降后升变化,POD 活性总体呈上升趋势。75 mmol/L 时 NaCl 处理的 APX 活性显著高于 KCl 处理,而 POD 活性却显著低于 KCl 处理,SOD 和 CAT 活性两处理无显著差异;150 mmol/L 浓度下,NaCl 处理的 SOD 和 CAT 活性显著低于 KCl 处理,而 POD 和 APX 活性无显著差异;225 mmol/L 时 KCl 处理的 POD 活性高于 NaCl 处理,CAT 活性两处理无明显差异,而 SOD 和 APX 活性显著低于 NaCl 处理。NaCl 和 KCl 胁迫降低了燕麦叶片中 GSH 含量($p < 0.05$),且 KCl 处理的下降幅度大于 NaCl 处理,而 AsA 含量则变化不大($p > 0.05$)。可见,高浓度(225 mmol/L)条件下,SOD, APX 活性及 GSH 含量下降可能是 KCl 对燕麦幼苗伤害比 NaCl 更严重的重要原因之一。

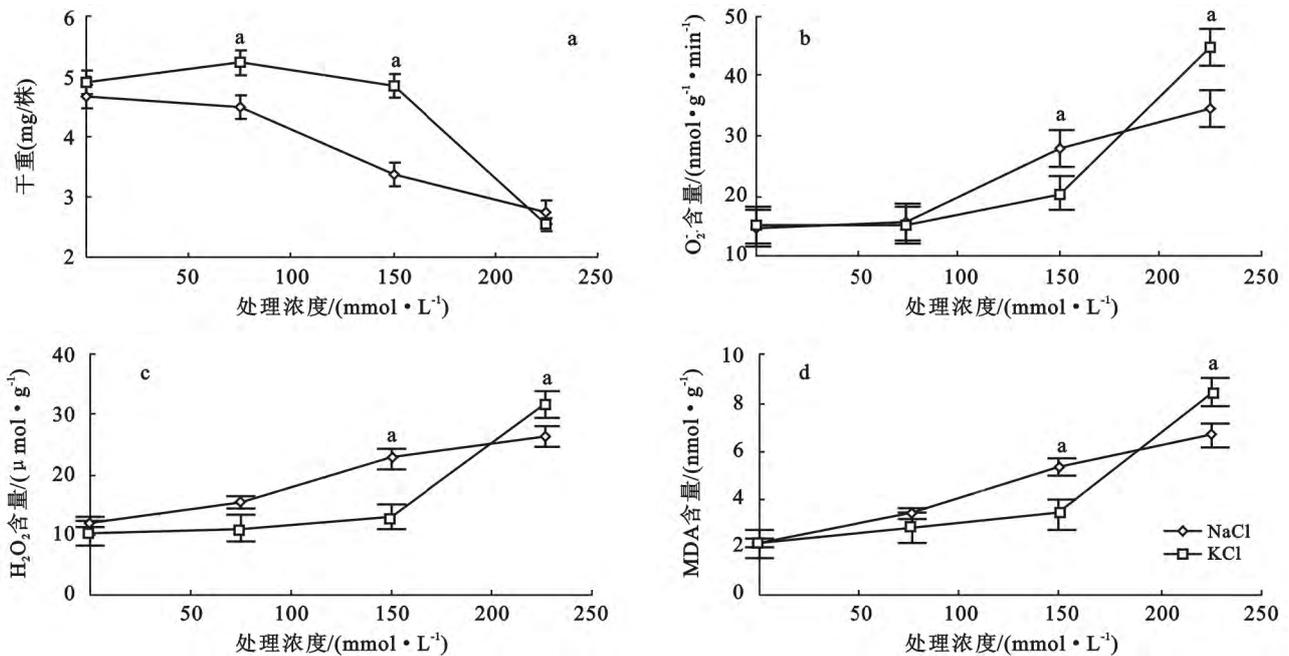


图 1 NaCl 和 KCl 胁迫对燕麦幼苗干重和叶片 O_2^- , H_2O_2 , MDA 含量的影响

注:曲线上的字母 a 表示同一浓度 NaCl 和 KCl 处理差异显著($p < 0.05$)。下同。

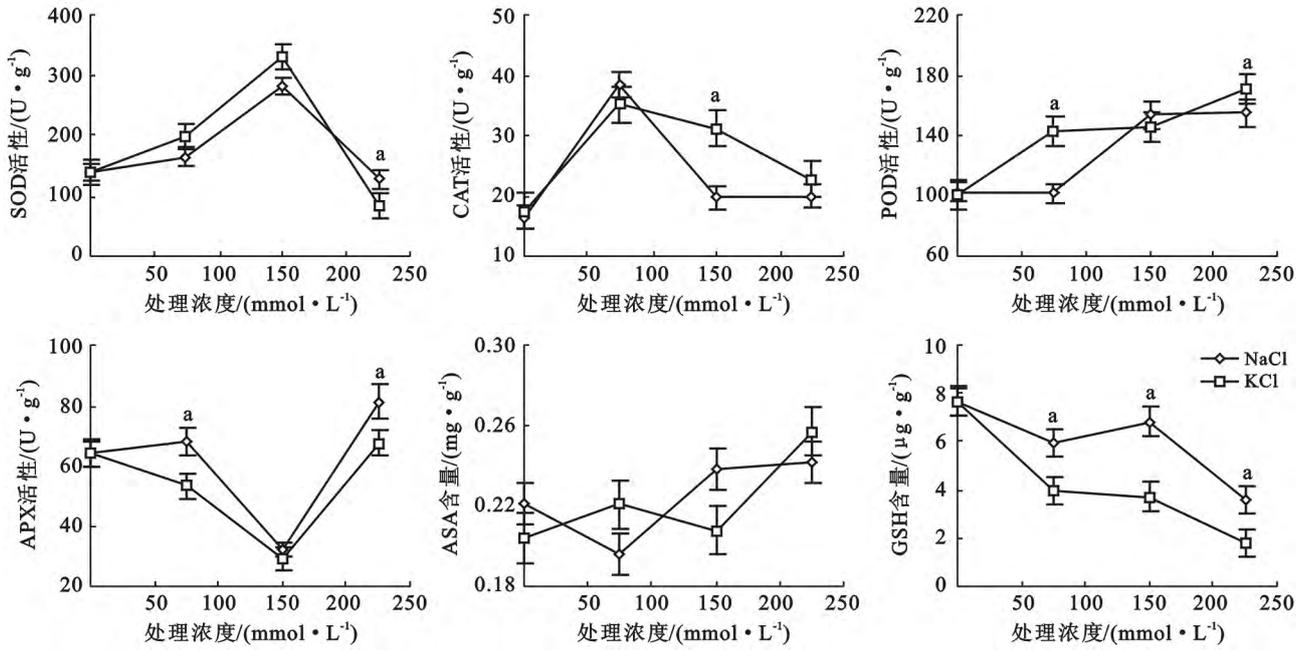


图 2 NaCl 和 KCl 胁迫对燕麦幼苗叶片 SOD, CAT, POD, APX 活性和 AsA, GSH 含量的影响

2.3 NaCl 和 KCl 胁迫对燕麦幼苗叶片渗透溶质含量的影响

从表 1 可见, NaCl 胁迫下燕麦幼苗叶片中可溶性蛋白、可溶性糖、游离氨基酸和脯氨酸含量随处理浓度提高的变化与 KCl 胁迫不尽相同。但 75 mmol/L 浓度下 NaCl 和 KCl 胁迫两处理间上述渗透溶质含量无

显著差异 ($p > 0.05$); 在 150 和 225 mmol/L 时 KCl 胁迫处理的可溶性蛋白、可溶性糖含量显著高于 NaCl 胁迫处理。游离氨基酸含量 KCl 与 NaCl 胁迫处理间无明显差异; 脯氨酸含量在 150 mmol/L 时 KCl 胁迫处理高于 NaCl 胁迫处理, 而 225 mmol/L 时却显著低于 NaCl 胁迫处理。

表 1 NaCl 和 KCl 胁迫对燕麦叶片中可溶性蛋白、可溶性糖、游离氨基酸和脯氨酸含量的影响 mg/g

处理浓度/ (mmol·L ⁻¹)	可溶性蛋白含量		可溶性糖含量		游离氨基酸含量		脯氨酸含量	
	NaCl	KCl	NaCl	KCl	NaCl	KCl	NaCl	KCl
0	4.62±0.05	4.48±0.13	4.25±0.05	4.73±0.15	2.52±0.08	2.63±0.12	0.293±0.014	0.287±0.022
75	7.51±0.08	7.63±0.09	9.39±0.17	7.82±0.34	4.67±0.24	3.78±0.06	0.332±0.036	0.315±0.015
150	10.58±0.15	14.23±0.07*	9.58±0.12	18.15±0.21*	5.27±0.14	4.54±0.08	0.499±0.011	0.920±0.020*
225	2.77±0.10	23.08±0.18*	8.88±0.39	16.60±0.36*	3.91±0.05	3.22±0.15	0.818±0.019	0.345±0.028*

注: * 表示相同浓度 NaCl 和 KCl 处理差异显著 ($p < 0.05$)。下同。

2.4 NaCl 和 KCl 胁迫对燕麦幼苗叶片 ψ_w , ψ_s 和 ψ_p 的影响

与 CK 相比, 225 mmol/L NaCl 和 KCl 处理均降低了燕麦叶片 ψ_w 和 ψ_s , 但 KCl 胁迫的 ψ_w 值明显高于 NaCl 胁迫, 而 ψ_s 却显著低于 NaCl 胁迫 ($p < 0.05$)。225 mmol/L NaCl 处理燕麦叶片 ψ_p 显著下降, 而同浓度 KCl 处理 ψ_p 明显高于 NaCl 处理, 与 CK 基本接近(图 3)。

2.5 NaCl 和 KCl 胁迫对燕麦叶片 Na⁺, K⁺ 含量的影响

由图 4 可知, 与 CK 相比, 225 mmol/L NaCl 胁迫下燕麦幼苗叶片 Na⁺ 含量显著提高, K⁺ 含量明显下降, 而同浓度 KCl 胁迫导致 Na⁺ 含量下降为 CK 的 36.5%, K⁺ 含量上升为 CK 的 1.49 倍。在

225 mmol/L KCl 中补充 20 mmol/L NaCl 后, 燕麦叶片中 Na⁺ 含量显著提高, 而 K⁺ 含量明显下降。

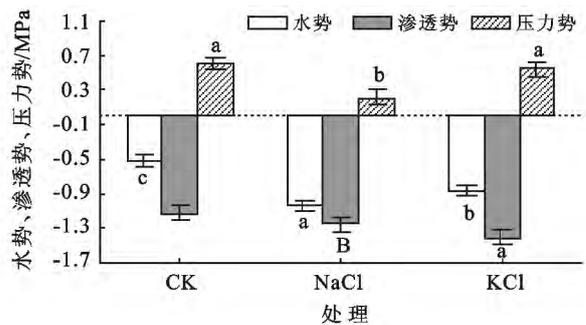


图 3 225 mmol/L NaCl 和 KCl 处理 4 d 对燕麦叶片水势、渗透势、压力势的影响

注: 不同字母表示同一指标不同处理间差异显著 ($p < 0.05$)。下同。

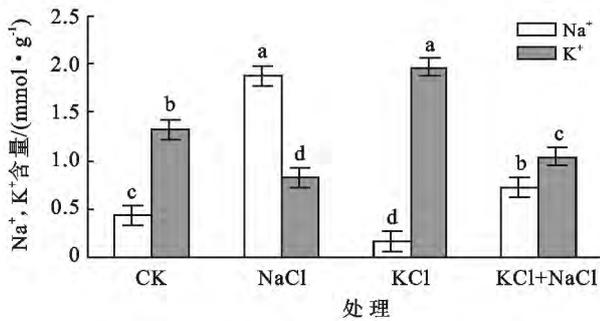


图 4 不同处理对燕麦幼苗叶片中 Na⁺, K⁺ 含量的影响

2.6 补充 NaCl 对高浓度 KCl 胁迫下燕麦幼苗叶片膜脂过氧化的缓解作用

从表 2 可见,在 225 mmol/L KCl 溶液中补充 20 mmol/L NaCl 后,燕麦叶片中 SOD 和 APX 活性显著提高,GSH 含量也略有增加,而 O₂⁻, H₂O₂ 和 MDA 含量明显下降。

3 结论

维持膜系统结构和功能的完整性是保证逆境下植物生长的基础。本试验表明,随着 NaCl 和 KCl

胁迫浓度的增加,燕麦叶片中 O₂⁻, H₂O₂ 和 MDA 含量明显提高(图 1b, 1c, 1d),生物量积累显著下降(图 1a)。这与前人盐胁迫抑制植物生长的研究结果一致^[5,24]。表明活性氧积累引发的膜脂过氧化伤害是造成盐胁迫下燕麦生长受抑的重要因素。在低浓度(150 mmol/L)条件下,NaCl 对燕麦造成的膜脂过氧化和植株生长抑制程度明显大于 KCl;而高浓度(225 mmol/L)时 KCl 造成的氧化伤害显著大于 NaCl(图 1d),但两处理间燕麦植株干重并无明显差异(图 1a)。

正常条件下,植物细胞内活性氧的产生与清除处于动态的平衡。在盐胁迫下,这种平衡会被打破,产生活性氧积累,而植物体内的抗氧化系统在维持活性氧代谢平衡,保护膜结构和功能的完整性方面发挥着重要作用^[25]。本试验表明,在不同浓度 NaCl 和 KCl 胁迫下,燕麦叶片抗氧化系统活性发生了不同变化,但 225 mmol/L 的高盐条件下,与 NaCl 胁迫相比,KCl 胁迫对植株叶片 SOD, APX 活性显著的抑制作用及 GSH 含量明显的下降(图 2),可能是 KCl 胁迫氧化伤害大于 NaCl 胁迫的重要原因。

表 2 225 mmol/L KCl 中补充 20 mmol/L NaCl 处理 4 d 后对燕麦叶片活性氧代谢的影响

处理	O ₂ ⁻ 含量/ (nmol·g ⁻¹ ·min ⁻¹)	H ₂ O ₂ 含量/ (μmol·g ⁻¹)	MDA 含量/ (μmol·g ⁻¹)	SOD 活性/ (U·g ⁻¹)	APX 活性/ (U·g ⁻¹)	GSH 含量/ (μg·g ⁻¹)
KCl	40.79±2.58	31.50±3.22	7.44±0.24	84.1±7.18	67.9±5.33	2.80±0.15
KCl+NaCl	32.15±1.70*	24.19±1.48*	5.13±0.13*	137.8±12.96*	85.1±4.08*	3.13±0.08

盐胁迫对植物的伤害主要包括渗透胁迫和离子毒害,而这两种原初反应的结果必然诱导活性氧的产生,导致膜脂的过氧化损伤^[26]。那么,造成 225 mmol/L KCl 胁迫下燕麦叶片膜脂过氧化伤害大于同浓度 NaCl 胁迫的主要诱因是渗透胁迫还是离子毒害呢,通过检测 225 mmol/L 浓度下燕麦叶片渗透势(ψ_s)和压力势(ψ_p)结果表明:与 NaCl 胁迫相比,KCl 胁迫维持了燕麦叶细胞相对较低的 ψ_s 和相对较高的 ψ_p ,表明渗透胁迫不是高浓度 KCl 造成燕麦活性氧伤害比 NaCl 更严重的主要诱因。KCl 胁迫下,作为主要渗透调节物质的可溶性糖和具有保护功能的可溶性蛋白含量显著高于 NaCl 胁迫,而不占主要含量比例的脯氨酸含量低于 NaCl 胁迫的结果(表 1)也佐证了渗透胁迫可能不是高浓度 KCl 胁迫引起燕麦过氧化损伤大于 NaCl 胁迫的主要原因。由此认为,高浓度 KCl 造成燕麦幼苗更强伤害可能是离子毒害所致。进一步的试验表明,225 mmol/L KCl 胁迫导致燕麦叶片 Na⁺ 含量明显降低,K⁺ 含量显著提高,补充 20 mmol/L NaCl 后使燕麦叶片 Na⁺ 含量明

显回升,K⁺ 含量显著下降(图 4),SOD, APX 活性下降及 O₂⁻ 和 H₂O₂ 含量上升的幅度得到明显缓解,MDA 含量显著降低(表 2)。这充分说明高浓度 KCl 胁迫下 K⁺ 毒害造成抗氧化系统活性下降是活性氧积累并引发膜脂过氧化的主要因素。燕麦不是特殊需要 Na⁺ 的物种^[15],补充 Na⁺ 之所以表现出对 K⁺ 伤害有缓解作用,可能主要是由于 Na⁺, K⁺ 缛颀改变了植物对这两种离子的吸收,同时也缓解了体内单一离子过高而导致的离子毒害作用。赵勳等^[27]认为,KCl 对盐地碱蓬生长的抑制作用与体内 Na⁺ 和 Ca²⁺ 的减少有关。本试验证明,离子毒害诱导的活性氧代谢失调是燕麦在高浓度盐条件下 KCl 胁迫伤害大于 NaCl 胁迫伤害的重要原因。

[参 考 文 献]

- [1] Parida A K, Das A B. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2005,60(3):324-349.
- [2] Tester M, Davenport R. Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plant[J]. Annals of Botany, 2003,91(5):

- 503-527.
- [3] Evans H J, Sorger G L. Role of mineral elements with emphasis on the univalent cations[J]. Annual Review of Plant Physiology, 1966,17(1):47-76.
- [4] Zhu Jiankang. Genetic analysis of plant salt tolerance using Arabidopsis[J]. Plant Physiology, 2000,124(3):941-948.
- [5] 赵可夫,范海, Harris P J C. 钾抑制盐生植物生长的生理基础研究[J]. 植物学报,1995,37(6):437-442.
- [6] 房朋,任丽丽,张立涛,等. 盐胁迫对杂交酸模叶片光合活性的抑制作用[J]. 应用生态学报,2008,19(10):2137-2142.
- [7] Drzikova B, Dongowski G, Gebhardt E. Dietary fibre-rich oat-based products affect serum lipids, microbiota, formation of short-chain fatty acids and steroids in rats [J]. British Journal of Nutrition, 2005, 94 (6): 1012-1025.
- [8] Tapola N, Karvonen H, Niskanen L, et al. Glycemic responses of oat bran products in type 2 diabetic patients [J]. Nutrition Metabolism and Cardiovascular Diseases, 2005,15(4):255-261.
- [9] Keenan J M, Pins J J, Frazel C, et al. Oat ingestion reduces systolic and diastolic blood pressure in patients with mild or borderline hypertension [J]. Journal of Family Practice, 2002,51(4):369-375.
- [10] Jenkins A L, Jenkins D J, Zdravkovic U, et al. Depression of the glycemic index by high levels of beta-glucan fiber in two functional foods tested in type 2 diabetes [J]. European Journal of Clinical Nutrition, 2002,56(7):622-628.
- [11] 张向前,刘景辉,齐冰洁,等. 燕麦种质资源主要农艺性状的遗传多样性分析[J]. 植物遗传资源学报,2010,11(2):168-174.
- [12] 周青平,贾志锋,韩志林,等. 氮、磷肥对裸燕麦子粒产量和 β -葡聚糖含量的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2008,14(5):956-960.
- [13] Bratt K. Avenanthramides in oats (*Avena sativa* L.) and structure-antioxidant activity relationships [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2003,51(3):594-600.
- [14] Givens D I, Davies T W, Laverick R M. Effect of variety, nitrogen fertilizer and various agronomic factors on the nutritive value of husked and naked oats grain [J]. Animal Feed Science and Technology, 2004,113(1/4):169-181.
- [15] 王波,张金才,宋凤斌,等. 燕麦对盐碱胁迫的生理响应[J]. 水土保持学报,2007,21(3):86-89.
- [16] Tan Wei, Liu Juan, Dai Tingbo, et al. Alterations in photosynthesis and antioxidant enzymes activity in winter wheat subjected to postanthesis water-logging [J]. Photosynthetica, 2008,46(1):21-27.
- [17] Sui Na, Li Meng, Liu Xunyan, et al. Response of xanthophylls cycle and chloroplastic antioxidant enzymes to chilling stress in tomato over-expressing glycerol-3-phosphate acyltransferase gene [J]. Photosynthetica, 2007,45(3):447-454.
- [18] Moloi M J, Westhuizen A J. The reactive oxygen species are involved in resistance responses of wheat to the Russian wheat aphid [J]. Journal of Plant Physiology, 2006,163(11):1118-1125.
- [19] Predieri S, Norman H A, Krizek D T, et al. Influence of UV-B radiation on membrane lipid composition and ethylene of evolution in 'Doyenne d'Hiver' pear shoots grown in vitro under different photosynthetic photo fluxes [J]. Environmental and Experimental Botany, 1995,35(2):152-160.
- [20] Ellman G L. Tissue sulfhydryl groups [J]. Archives of Biochemistry and Biophysics, 1959,82(1):70-77.
- [21] Arakawa N, Tsutsumi K, Sanceda N G, et al. A rapid and sensitive method for the determination of ascorbic acid using 4, 7-diphenyl-1, 10-phenanthroline [J]. Agricultural Biology and Chemistry, 1981, 45 (5): 1289-1290.
- [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,2000:184-260.
- [23] 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.
- [24] 朱义,谭贵娥,何池全,等. 盐胁迫对高羊茅 (*Festuca arundinacea*) 幼苗生长和离子分布的影响[J]. 生态学报,2007,27(12):5447-5454.
- [25] Liang Yongchao, Chen Qin, Liu Qian, et al. Exogenous silicon (Si) increases antioxidant enzyme activity and reduces lipid peroxidation in roots of salt-stressed barley (*Hordeum vulgare* L.) [J]. Journal of Plant Physiology, 2003,160(10):1157-1164.
- [26] Bandoğlu E, Eyidoğan F, Yücel M, et al. Antioxidant responses of shoots and roots of lentil to NaCl-salinity stress [J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2004, 42(1):69-77.
- [27] 赵勳,范海,赵可夫. NaCl, KCl 和 NaNO₃ 对盐地碱蓬生长以及植物体内离子组成和分布的效应[J]. 植物生理学通讯,2008,44(2):263-267.