

# 植物耐盐性生理生化指标的综合评价<sup>\*</sup>

郭艳茹, 詹亚光

(东北林业大学生命科学学院, 哈尔滨 150040)

**摘要:** 综述了近年来耐盐性植物地上部分无机离子、脯氨酸、甜菜碱、多胺、酶活性、膜透性与丙二醛含量、叶绿素含量、植物激素、呼吸作用、光合作用等耐盐性生理生化指标研究进展, 并在此基础上综合评价了其对于选育培育植物耐盐新品种的重要性及指示意义。

**关键词:** 植物; 耐盐性; 生理生化指标

中图分类号: S 311 文献标识码: A 文章编号: 1002-2767(2006)01-0066-05

## Comprehensive Evaluation of Physiological and Biochemical Indexes of Salt Resistance in Plant

GUO Yan-ru, ZHAN Ya-guang

(College of Life Science, Northeast Forestry University, Harbin 150040)

**Abstract:** This paper presented a comprehensive review of the advances in physiological and biochemical research of plant salt resistance, which included inorganic ion, proline, betaine, polyamine, enzyme activity, cell membrane permeability, MDA content, chlorophyll content, phytohormone, respiration, photosynthesis, etc., and evaluated their importance for breeding new salt-resistant plant.

**Key words:** plant; salt resistance; physiological and biochemical indexes

<sup>\*</sup> 收稿日期: 2005-04-03

第一作者简介: 郭艳茹(1980-), 女, 硕士研究生, 研究方向: 生物工程。E-mail: yanruguo2003@126.com; Tel: 13159861646

通讯作者: 詹亚光(1963-), 女, 汉族, 博士, 教授, 博士生导师, 东北林业大学生命科学学院副院长, 森林生物工程学科带头人。E-mail: yanruguo2003@126.com

力;同时采取多种贸易方式,降低贸易风险,促进农产品市场的多元化和农业、农村经济发展。

## 6 结论与评述

上述分析可知,黑龙江省无论从社会主义经济体制改革的逐步完善、经济结构的优化调整、国家政策的倾斜,还是农业、农村政策的改进以及农业国际化的现状等方面都为全面建设农村小康社会提供了良好的宏观经济环境。但我们也应清醒地认识到在实现城乡统筹,缩小城乡差距、建设全面和谐的小康社会过程中,农业和农村依然是重点和难点,除了上述的宏观经济条件外,依然存在着种种不确定因素。

由于人地矛盾并不十分尖锐,致使黑龙江省农民恋地情结较重,且短期内不可能有根本性改变。因此,黑龙江省全面建设农村小康社会的重点应放在提高农业生产效益、发展农业相关产业上,以保持持续的农业产出和维护农村经济社会的稳定发展。

黑龙江省建设农村小康社会应顺应国民经济整体发展趋势,充分利用国家政策倾斜的机遇,根据区域农业资源结构特点,优化和升级农业产业结构,逐步加大对农业的支持力度,建立起对粮食主产区农民补贴的长效机制,拓宽农业开放领域,加大开放程度,在开放、改革、交流、互动中发展农业生产,繁荣农业经济,建设农村小康社会。

## 参考文献:

- [1] 林毅夫. 制度、技术与中国农业经济发展[M]. 北京: 中国人民大学出版社, 2000. 203-205.
- [2] 王树斌. 粮食直接补贴政策效果明显[J]. 党的生活, 2005, (3): 22-25.
- [3] 曲伟. 黑龙江年鉴[M]. 哈尔滨: 黑龙江人民出版社, 2004. 21-24.
- [4] 李孝忠, 周慧秋. 黑龙江省主要农产品出口贸易分析[J]. 统计与咨询, 2005, (3): 10-11.

植物耐盐性生理生化指标是研究植物耐盐机理和耐盐能力的基础。植物耐盐性是一种综合性状的表现,不同植物由于其耐盐方式和耐盐机理的不同,其组织或细胞的生理代谢和生化变化也不同,所以对植物耐盐性的研究,应该是多项指标的综合。本文对近年来所研究的有关植物耐盐性的生理生化指标进行了分析,总结了各生理生化指标的耐盐生理意义、耐盐机制及各项生理指标的研究现状等,以期为深入揭示植物耐盐机理,建立植物耐盐性评价生态指标体系以及筛选耐盐植物种质资源提供一些具体资料。

## 1 植物耐盐性生理指标

### 1.1 渗透调节剂

渗透调节剂包括无机离子和有机亲水性物质两类,其中无机离子包括  $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$ 、 $\text{Cl}^-$  等。有机渗透调节剂包括可溶性糖如单糖、多糖、氨基酸及其衍生物、多元醇等。

1.1.1 无机离子 为减轻盐胁迫条件下的离子毒害,细胞需要维持离子平衡尤其是  $\text{Na}^+$  和  $\text{K}^+$  的平衡。低  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  值对植物的耐盐性至关重要。细胞内低的  $[\text{Na}^+]$  是通过  $\text{Na}^+ - \text{ATPase}$  和  $\text{Na}^+ - \text{H}^+$  反向转运蛋白共同作用增加  $\text{Na}^+$  的外流而达到的<sup>[1]</sup>。关于  $\text{Na}^+$  在细胞内是如何被感知知道的很少,有研究表明 SOS1(Salt Overly Sensitive)可能是  $\text{Na}^+$  的传感器<sup>[2]</sup>, SOS1 蛋白由 10~12 个质膜  $\text{Na}^+ - \text{H}^+$  反向转运蛋白结构域和一条定位在细胞质中的长尾巴(超过 700 个氨基酸)构成,具有  $\text{Na}^+$  外流所必须的  $\text{Na}^+ - \text{H}^+$  反向转运蛋白活性,且 SOS1 非同寻常的长尾巴说明 SOS1 不但能够转运  $\text{Na}^+$  而且还可以感知  $\text{Na}^+$  的存在。于是, SOS1 被认为既是  $\text{Na}^+$  的转运蛋白,又是  $\text{Na}^+$  的感知蛋白<sup>[3]</sup>。

$\text{K}^+$  的吸收是通过高亲和力和低亲和力两种转运蛋白进行的<sup>[4]</sup>。高亲和力  $\text{K}^+$  转运蛋白比低亲和力  $\text{K}^+$  转运蛋白具有更高的  $\text{K}^+$  和  $\text{Na}^+$  识别率,盐胁迫条件下高亲和力  $\text{K}^+$  转运蛋白使细胞内积累更多的  $\text{K}^+$ ,从而使细胞内保持低  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  值<sup>[5]</sup>。耐盐基因如 HAL1 和 HAL3 的超表达也能导致  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  值降低,从而提高植物耐盐性<sup>[6]</sup>。

$\text{Cl}^-$  离子作为无机渗透调节剂,对提高植物的渗透势缓解盐渍生境产生的渗透胁迫具有积极作用。在一定范围内还可以增加植物干物质的积累,激发根系质膜和液泡膜  $\text{H}^+ - \text{ATPase}$  活性,从而减轻膜伤害<sup>[7]</sup>。一般认为,盐生植物可将  $\text{Cl}^-$  离子区隔化在液泡内,以减少单盐毒害。可见,  $\text{Cl}^-$  离子是盐生

植物的重要渗透调节剂之一。

1.1.2 脯氨酸(Proline) 脯氨酸是渗透胁迫下易于积累的一种氨基酸,脯氨酸积累是植物抵抗渗透胁迫的有效方式之一。关于 Pro 之所以可以提高植物的抗逆性,现认为它不仅作为渗透调节剂降低细胞的水势,维持细胞质的水分状况。Pro 的合成还有利于减轻细胞质酸中毒,也有利于维持细胞正常代谢所需要的  $\text{NADP}^+/\text{NADP}$  值<sup>[8]</sup>。盐胁迫减轻后,Pro 迅速分解以提供线粒体氧化磷酸化和 ATP 合成所需的物质以便进行胁迫恢复和胁迫损伤修复<sup>[8,9]</sup>。在植物组织、器官和全株实验中,同样也发现众多的事例说明 Pro 积累与抗渗胁迫之间呈现显著的正相关<sup>[10]</sup>。然而有学者认为 Pro 积累并不代表植物耐盐能力的大小<sup>[11]</sup>,不能作为耐盐性生理指标,似乎更适宜作为胁迫敏感性指标<sup>[12]</sup>。

1.1.3 甜菜碱(betaine) 甜菜碱作为生物体内氨基酸代谢的中间产物广泛存在于植物体内,但不同植物甜菜碱的分布是不一样的,一般盐生植物含量 ( $>10\mu\text{mol} \cdot \text{g} \cdot \text{Fr} \cdot \text{Wt}^{-1}$ ) 多于非盐生植物 ( $1-10\mu\text{mol} \cdot \text{g} \cdot \text{Fr} \cdot \text{Wt}^{-1}$ ),抗盐品种多于盐敏感品种<sup>[13]</sup>。由于在盐胁迫条件下,大量盐离子会进入植物细胞,且主要集中于液泡中,这样就使液泡与细胞质之间形成渗透势差,导致细胞失水,造成机体损伤,而此时盐胁迫引起合成甜菜碱相关酶活性增加<sup>[14]</sup>。甜菜碱定位于细胞质中,它的浓度与细胞汁液渗透势有关,故它在细胞质中的积累可平衡液泡与细胞质之间的渗透压,离体实验结果表明,甜菜碱对许多酶的活性多没有抑制作用并能解除高盐对酶的伤害或保护酶的活性<sup>[15]</sup>,从而对植物提供耐盐保护。甜菜碱、脯氨酸和可溶性糖等三种有机渗透调节剂中甜菜碱在细胞质渗透调节中的贡献大约占 4/5, Pro 占 1/5,可溶性糖可忽略不计,且甜菜碱的含量变化对胁迫的响应最早,其产生的渗透调节作用可能先于 Pro 和可溶性糖,作为渗透调节指标更敏感<sup>[16]</sup>。甜菜碱作为一种非毒性渗透调节剂在植物抗逆生理中起到非常重要的作用<sup>[14]</sup>。在盐胁迫条件下植物体内甜菜碱含量增高,因此可以说明甜菜碱可作为植物的抗盐性指标。

### 1.2 渗透保护剂

关于渗透保护剂,近年来研究较多的为多胺。多胺能够作为有效的羟自由基清除剂,长期以来被认为与抗胁迫相关并具有保护功能。在细胞核中以微量浓度存在的精胺可直接作为自由基清除剂,阻止自由基对细胞内 DNA 的损伤。聚阳离子精胺除

了能够启动自由基的清除途径外,还可以抵抗自由基对核酸、磷脂、蛋白及其它阴离子细胞复合物的损伤<sup>[17]</sup>。Kim TE等<sup>[18]</sup>认为腐胺及其它的多胺能够保护质膜,减少电解质渗漏。在盐胁迫期间多胺以多种形式存在,而且易被测定,可以作为胁迫指标。

一些渗透调节剂同时具有渗透保护功能,如Pro具有稳定细胞蛋白结构,防止酶变性失活、保持N含量、防止脂膜的透性变化、保持脂膜完整性等保护作用。甜菜碱能使代谢中许多重要的酶类在渗透胁迫下保持活性,从而对生物体提供耐盐保护,甚至使用外源甜菜碱也可以提高植物的耐盐性。蔗糖能够降低Rubisco的氧化酶活性<sup>[19]</sup>,保持膜磷脂与液晶蛋白的构象,还能阻止可溶性蛋白构象的改变<sup>[20]</sup>。葡萄糖能够与蛋白质交联,发生Maillard反应,从而稳定蛋白质的结构,棉子糖作为渗透保护剂,能够稳定膜和蛋白质的结构及保护酶的活性<sup>[21]</sup>。

### 1.3 细胞膜透性与丙二醛(MDA)含量

植物细胞膜透性随土壤盐度的变化而变化,肖雯等<sup>[22]</sup>的研究证实膜透性的大小,反映质膜受损伤的程度,数值越大质膜受到的伤害也越大。盐生植物组膜透性的平均值为11.13%,而对照的非盐生植物组膜透性的平均值为20.46%,表明盐生植物对环境的适应性强于非盐生植物,二者的差距近一倍,表明植物细胞膜透性在揭示植物耐盐性指标中有一定的参考意义。

MDA是脂质过氧化作用的产物,它的表现与膜透性的表现构成一对矛盾的统一体,膜透性是直接反映膜受伤害程度,MDA间接表示膜受损伤状况并兼有反馈作用。龚明<sup>[23]</sup>依据大麦和小麦的盐胁迫试验表明:两种植物的MDA含量与膜透性之间显著相关。典型盐地植物以及可以遗传的抗盐植物可能受制于各自遗传性控制,能够维持高盐环境长期胁迫下形成的独特的生理代谢机制,甚至在较为稳定的低盐胁迫或没有盐胁迫下也表现出来,即保持较高的MDA、SOD、Pro含量水平,而膜透性却处在较低水平。但随盐胁迫增加时,盐生植物的这些指标的变化幅度小,而盐敏感型植物则相反,在较弱的盐胁迫下,就表现出较大的膜透性,但膜修复慢,MDA含量偏低,且随盐胁迫增加时,变化幅度加大。

### 1.4 光合作用及叶绿素含量

从盐胁迫对光合作用的影响来说,非盐生C<sub>3</sub>植物的光合作用易受盐分影响,并且受影响程度与盐浓度成正相关。而盐生C<sub>4</sub>植物的光合作用则受盐分的影响较小。当然,C<sub>4</sub>植物对盐分的忍耐也不是

无限的<sup>[24]</sup>。赵可夫发现在1~125 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl溶液处理下,生长的碱蓬光合速率逐渐增大,在125~250 mmol·L<sup>-1</sup>时稍有下降,超过250 mmol·L<sup>-1</sup>时则明显下降。关于盐胁迫造成的光合作用降低的机理说法不一,有人认为NaCl降低植物光合作用的机理与叶绿体受损、光合酶活力下降和毒性物质的产生有关,而Munns R<sup>[25]</sup>认为盐胁迫引起的光合作用下降是盐分造成植物生长势减弱,从而降低单株植物的光合作用面积所致。

据研究证实:盐胁迫下,叶绿体是最敏感的细胞器之一。超微结构研究证明,典型盐生植物叶绿体中类囊体膨大,基粒排列不规则等<sup>[26]</sup>,但这些发生变化的叶绿体仍能维持正常的光合作用,叶绿素含量能达到正常值,说明盐生植物结构与功能相独立。肖雯等<sup>[22]</sup>研究证明在相似的环境条件下,盐生植物与非盐生植物的叶绿素含量平均值接近,说明叶绿素含量大小并不能直接反映植物耐盐性的大小,但能表示植物在盐渍条件下光和作用的强弱,可与其指标综合分析作为植物抗盐性判断的参考指标。

### 1.5 呼吸作用

许多植物如棉花、豌豆受到盐胁迫时,植物组织的呼吸强度明显提高,如豌豆可提高30%。呼吸作用的增强可能是一种对盐胁迫的适应反应,因为可借此获得更多的能量,有助于将盐离子与细胞的要害部位分隔开来,并加强细胞内的活动<sup>[27]</sup>。闫先喜等<sup>[28]</sup>观察盐胁迫吸水后的大麦种子在正常条件下萌发发现,萌发3 d后的大麦种子根尖存在大量的变形线粒体,他们推测变形线粒体很可能是因代谢活动加强而出现的一种适应性形式。当盐浓度超过一定的范围或胁迫时间过长时呼吸作用下降。盐胁迫条件下呼吸作用的变化可以作为植物对盐胁迫适应能力的评价指标。

## 2 植物耐盐性生化指标

### 2.1 植物过氧化与抗氧化酶活性的变化

植物处于盐胁迫或其它胁迫时,植物体会产生大量的活性氧(Active Oxygen Species, AOS)。这些比氧活泼的含氧化合物包括超氧根阴离子(O<sup>2-</sup>)、氢氧根离子(OH<sup>-</sup>)、羟自由基(·OH)、过氧化氢(H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>)等。AOS可以攻击蛋白质的氨基酸残基形成羰基衍生物,尤其是Tyr、Phe、Trp、Met和Cys。此外,还能引发磷脂的过氧化,造成膜系统的氧化损伤。同时人们发现植物体内存在一些清除活性氧的酶系和抗氧化物质,能减轻和解除胁迫带来的氧化损伤。

超氧化物歧化酶(SOD)可通过歧化反应清除  $O_2^{\cdot-}$ , 形成  $O_2$  和  $H_2O_2$ ,  $H_2O_2$  再被过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)催化除掉, 减轻氧化损伤。作为植物抗氧化系统第一道防线的 SOD, 由于其在植物体内的特殊作用, 已成为人们日益关注的研究内容。在高等植物中, 根据其辅基部位结合的不同金属离子可分为三类:  $Mn-SOD$ 、 $Fe-SOD$  和  $Cu/Zn-SOD$ <sup>[29]</sup>。盐胁迫条件下对滨豆体内抗氧化酶系统研究后发现, SOD 的总活性增加, 根部表达的持续时间比叶部组织长,  $Fe-SOD$  只在叶片组织中表达,  $Cu/Zn-SOD$  在整个植株内表达, 但根部表达量比叶部表达量高。

此外还存在大量的其它酶类如抗坏血酸过氧化物酶(APX)、谷胱甘肽还原酶(GR)及非酶类物质如 Pro、类黄酮、 $\alpha$  生育酚、抗坏血酸、谷胱甘肽、胡萝卜素、甘露醇、肌醇等都具有一定的抗氧化作用。APX、GR 活性在盐处理后都增加, 但 CAT 活性具有下降趋势。用 NaCl 处理马铃薯后, 叶绿体原生质内 SOD、APX、GST、PHGPx 和 POD 的总体活性增加; 细胞质  $Cu/Zn-SOD$  活性增加; 而叶绿体内  $Fe-SOD$  活性增加,  $Cu/Zn-SOD$  活性保持不变<sup>[30]</sup>。

## 2.2 激素

许多研究表明, 植物处于盐胁迫条件下, 一些激素如脱落酸(ABA)、乙烯的积累增加, 而另一些激素如生长素、细胞分裂素的合成减少, 说明植物激素在植物适应盐胁迫中起着积极的调控作用。目前, 关于植物激素研究最多的是 ABA, 一般认为, ABA 能够提高植物的抗盐能力, 可能在于它可以提高植物细胞保护系统的功能, 增强细胞清除盐胁迫下产生活性氧的能力, 防止膜脂过氧化及稳定细胞膜的结构。当植物受到寒冷、干旱或盐渍化引起的渗透胁迫时, 其体内 ABA 的含量会急剧上升, 增加的速度及其持续期取决于胁迫的强度、时间及植株基因型。随着胁迫因素的消失, ABA 的含量也恢复至原来的低水平。近年来, ABA 调控植物抗盐基因表达的研究有了很大的进展, ABA 被认为是植物对不同逆境因子产生响应的共同信号之一, 它在许多逆境响应基因诱导中起调控作用。不同抗盐性植物, ABA 的含量变化范围有很大差异, 在同等盐浓度条件下, 抗盐性强的植物 ABA 含量较稳定, 因此, 可推测在允许的盐胁迫条件下 ABA 的变化趋势可以作为林木耐盐性选择的指标。

## 3 展望

综上所述, 盐生植物与非盐生植物的多项生理

生化指标具有明显差异, 说明二者对盐渍环境的耐受力有所不同。抗盐性生理生化指标对植物适应不同盐度具有不同的指示意义。但植物抗盐机制是错综复杂的, 是受多基因控制的, 因此, 生理代谢过程不同表现出的生理指标也不同。所以各项生理生化指标必须结合植物的结构特点和盐胁迫下生理生化指标的变化趋势, 才能较为准确的综合评价植物耐盐能力的大小。另外, 近年来关于植物耐盐基因的克隆及转化方面的研究吸引了众多的学者, 但从以往的研究中得知, 在胁迫条件下植物需要多种物质如: 无机离子、有机亲和性物质、抗氧化剂等参与胁迫保护过程, 且在胁迫条件下, 许多细胞组分需要保护, 所以单纯地转化某一个基因使之过量表达很难达到预期的效果。因此为改变耐受胁迫体系中的多个组分, 就必需采取多基因克隆策略, 如: ①靶基因克隆, 如几种细胞组分中的活性氧清除酶类; ②组装能够吸钾排钠的基因表达框架; ③产生能够自发满足离子均衡、碳的分配及蛋白质保护的转基因组; ④产生具有细胞组织、器官和发育特异性的转基因组。

### 参考文献:

- [1] Prior C, Potier S, Souciet J, et al. Characterization of the NHA1 gene encoding a  $Na^+/H^+$  antiporter of the yeast *Saccharomyces Cerevisiae* [J]. FEBS Lett 1996, 387: 89-93
- [2] Shi H, Ishitani M, Kim C, et al. The Arabidopsis thaliana salt tolerance gene SOS1 encodes a putative  $Na^+/H^+$  antiporter [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2000, 97: 6896-6901
- [3] Zhu Jian-Kang. Regulation of ion homeostasis under salt stress [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2003, (6): 441-445
- [4] Ko CH, Gaber RF. TRK1 and TRK2 encode structurally related  $K^+$  transporters in *Saccharomyces cerevisiae* [J]. Mol Cell Biol., 1991, 11(8): 4266-4273
- [5] Haro R, BA, uelos MA, Quintero FJ, et al. Genetic basis of sodium exclusion and sodium tolerance in yeast [J]. Physiol Plant, 1993, 89: 868-874
- [6] Gaxiola R, De Larrinoa IE, Villalba JM, et al. A novel and conserved salt-induced protein is an important determinant of salt tolerance in yeast [J]. EMBO, 1992, 11(9): 3157-3164
- [7] 刘家琼, 蒲锦春, 刘新民. 我国沙漠中部地区主要不同生态类型植物的水分关系和旱生结构比较研究 [J]. 植物学报, 1987, 29 (6): 662-673.
- [8] Hare PD, Cress WA. Metabolic implications of stress-induced proline accumulation in plants [J]. Plant Growth Regulation, 1997, 21: 79-102
- [9] Hare PD, Cress WA, Van Staden J. Dissecting the roles of osmolyte accumulation during stress [J]. Plant Cell Envir., 1998, 21: 535-553.
- [10] Delauney AJ, Verma DPS. Proline biosynthesis and osmoregulation in plants [J]. Plant, 1993, 4: 215-223

- [11] 任天应, 张乃生, 张金发. 黄花菜耐盐能力的研究与生产应用[J]. 山西农业科学, 1991, (9): 13-15.
- [12] Liu J, Zhu JK. Proline accumulation and salt-stress-induced gene expression in salt hypersensitive mutant of Arabidopsis[J]. Plant Physiol, 1997, 114(2): 591-596.
- [13] 刘家尧, 衣艳君, 赵可夫, 等. 甜菜碱的测定技术及其在植物抗盐生理中的作用[J]. 曲阜师范大学学报, 1994, 20(2): 66-69.
- [14] 梁峰, 骆爱玲. 甜菜碱和甜菜碱合成酶[J]. 植物生理学通讯, 1995, 31(1): 1-8.
- [15] Pollard A, Wyn Jones RG. Enzyme activities in concentrated solutions of glycine betaine and other solutes[J]. Planta, 1979, 144: 291-298.
- [16] 毛桂莲, 许兴, 徐兆桢. 植物耐盐生理生化研究进展[J]. 中国农业生态学报, 2004, 12(1): 43-46.
- [17] Ha HC, Sirisoma NS, Kuppasamy P, et al. The natural polyamine spermine functions directly as a free radical scavenger[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 1998, 95(19): 11140-11145.
- [18] Kim TE, Kim SK, Han TJ, et al. ABA and polyamines act independently in primary leaves of cold-stressed tomato (*Lycopersicon esculentum*) [J]. Physiol Plant, 2002, 115(3): 370-376.
- [19] Sivakumar P, Sharmila P, Jain V, et al. Sugars have potential to curtail oxygenase activity of Rubisco[J]. Biochem Biophys Res Commun, 2002, 298(2): 247-250.
- [20] Koster KL, Leopold AC. Sugars and desiccation tolerance in seeds[J]. Plant Physiol., 1988, 88: 829-832.
- [21] Bohnert HJ, Jensen RG. Metabolic engineering for increased salt tolerance — the next step[J]. Australian Journal of plant physiology, 1996, 23: 661-666.
- [22] 肖雯, 李恢先, 蒲陆梅. 几种盐生植物抗盐生理指标的研究[J]. 西北植物学报, 2000, 20(5): 818-825.
- [23] 龚明. 盐胁迫下大麦和小麦叶片脂质过氧化伤害与超微结构变化的关系[J]. 植物学报, 1989, 31(11): 841-846.
- [24] 李艳华, 杨敏生, 王海英, 等. 树木抗盐生理研究进展[J]. 河北林果研究, 2000, 15(2): 189-196.
- [25] Munns R. Comparative physiology of salt and water stress. Plant Cell Environ., 2002, 25(2): 239-250.
- [26] 山东农学院, 西北农学院. 植物生理学实验指导[M]. 济南: 山东科学技术出版社, 1980.
- [27] 沈义国, 陈受宜. 植物盐胁迫应答的分子机制[J]. 遗传, 2001, 23(4): 365-369.
- [28] 闫先喜, 赵檀方, 胡延吉. 盐胁迫预处理对大麦根尖分化区细胞超微结构的影响[J]. 西北植物学报, 1994, 14(4): 273-277.
- [29] 杜秀敏, 殷文璇, 赵彦修, 等. 植物中活性氧的产生及清除机制[J]. 生物工程学报, 2001, 17: 121-125.
- [30] Mittova V, Tal M, Volokita M, et al. Salt stress induces up-regulation of an efficient chloroplast antioxidant system in the salt-tolerant wild tomato species *Lycopersicon pennellii* but not in the cultivated species[J]. Physiologia Plantarum, 2002, 115(3): 393-400.

(上接第 30 页)

科等双子叶植物, 所以生产上要忌选大豆荏种向日葵。

#### 4.4 选择适当的播种方式, 适时晚播及时收获

向日葵和矮棵作物(如菜豆、大豆等)间作种植或进行条播、带状种植, 这样即能增强通透性, 降低发病率, 又有利进行人工药剂防治。适当晚播可使向日葵最易发病阶段躲过高温多湿的发病高峰期, 这样能躲避或减轻病虫害危害, 降低损失, 保证产量。向日葵的花盘越到生育后期越容易感病, 而且到向日葵生育后期土壤和空气的温湿度适于病菌的萌发和侵染, 感病后病斑扩展快。所以, 向日葵成熟后应及时收获, 发病严重年份应适当早收可以减少损失。

#### 4.5 药剂防治

4.5.1 病害的药剂防治 黑龙江省向日葵的主要病害为菌核病。防治效果最好的药剂是菌核净、乙烯菌核利和速克灵。稀释倍数为 500 倍, 防治效果可达 80% 左右。其次是甲基托布津、多菌灵或甲基托布津和多菌灵 1:1 混合剂, 稀释倍数也是 500 倍, 防治效果可达 50% 以上。防治时期一般在向日葵开花 10 d 和开花结束进行两次防治, 增加防治次数

可提高防治效果。当气温达 18~20℃ 时也可以用五氯硝基苯 30~45 kg/hm<sup>2</sup>, 加湿润的细沙土 150~225 kg<sup>[3]</sup>, 搅拌均匀后撒在向日葵田的地表上, 抑制菌核病的萌发, 15 d 后再撒一次, 效果也很好。

4.5.2 虫害的药剂防治 向日葵苗期地下害虫主要是地老虎、蛴螬、蝼蛄、金针虫等。防治方法用种衣剂拌种进行防治, 也可采用毒土、毒饵进行防治。如用辛硫磷制成的毒土、毒饵防效很好, 采用坐水种植可以将敌敌畏加入水中, 1.5~2.0 kg/hm<sup>2</sup>。苗期害虫主要是金龟甲、象甲、潜叶蝇、草地螟等, 用广谱杀虫剂进行防治。后期主要是向日葵螟虫危害向日葵子实。防治方法为选用抗螟虫品种; 在开花刚刚结束时用广谱杀虫剂进行药剂防治。

#### 参考文献:

- [1] 李君, 盖春英. 向日葵高产、稳产栽培技术[J]. 内蒙古农业科技, 2003, (2): 44.
- [2] 黄绪堂. 黑龙江省向日葵的发展和现状[J]. 黑龙江农业科学, 2005, (1): 1-3.
- [3] 王燕飞, 于伯成, 向理军, 等. 油用型向日葵籽实含油率与气候因素的关系[J]. 中国油料, 1997, 19(4): 46-48.