

硅对高硼高盐胁迫下小麦生长及离子吸收的影响

马青娜^{1,2}, 卢文凯², 甄梅楠¹, 马成仓¹, 刘春光^{2*}

(1.天津师范大学 天津市动植物抗性重点实验室, 天津 300387; 2.南开大学 环境污染过程与基准教育部重点实验室, 天津市城市生态环境修复与污染防治重点实验室, 天津 300071)

摘要:选取小麦(*Triticum aestivum* Linn.)为供试植物,利用盆栽试验研究了不同添加量的硅(0、50、100 mg·kg⁻¹)对高硼(300 mg·kg⁻¹)高盐(5 g·kg⁻¹氯化钠)胁迫下植物生长以及对主要无机离子吸收的影响。结果表明,在硼盐联合胁迫下,硅能够提高小麦生物量,抑制对硼和钠的吸收,促进钾的吸收,降低植株钠钾比(Na/K),对钙、镁离子的吸收则没有显著影响。100 mg·kg⁻¹硅处理对硼盐联合胁迫的缓解效果大于50 mg·kg⁻¹硅处理。研究认为,硅能够通过抑制小麦对硼和钠的吸收,促进钾的吸收,缓解硼和盐联合胁迫对小麦生长的抑制作用。

关键词:硅;硼毒害;盐胁迫;盐度;小麦

中图分类号:X503.231 文献标志码:A 文章编号:1672-2043(2014)08-1479-06 doi:10.11654/jaes.2014.08.003

Effects of Silicon on Growth and Ion Uptake of Wheat Under Combined Stresses of Excessive Boron and High Salinity

MA Qing-na^{1,2}, LU Wen-kai², ZHEN Mei-nan¹, MA Cheng-cang¹, LIU Chun-guang^{2*}

(1.Tianjin Key Laboratory of Animal and Plant Resistance, Tianjin Normal University, Tianjin 300387, China; 2.Key Laboratory of Pollution Processes and Environmental Criteria, Ministry of Education, Key Laboratory of Environmental Remediation and Pollution Control, Nankai University, Tianjin 300071, China)

Abstract: Silicon (Si) has showed to improve the tolerance of plants to abiotic stresses. However, it is still unclear whether Si can enhance plant tolerance to combined stresses of excessive B and high salinity. A pot experiment was conducted with wheat (*Triticum aestivum* Linn.) grown in combined B (300 mg·kg⁻¹), salinity (5 g·kg⁻¹ NaCl), and Si (0 mg·kg⁻¹, 50 mg·kg⁻¹, and 100 mg·kg⁻¹) to investigate the growth and ion uptake of wheat. Silicon increased wheat biomass and potassium (K) uptake, but inhibited the uptake of B and sodium (Na), thus reducing the tissue Na/K ratios. Silicon showed no significant effects on calcium (Ca) and magnesium (Mg) uptake. A greater alleviating effect of Si on combined stresses of B and salinity was observed under 100 mg Si·kg⁻¹ than under 50 mg Si·kg⁻¹. These results suggest that Si is able to alleviate the inhibition of wheat growth by combined stress of B and salinity via reducing B and Na accumulation and promoting K uptake.

Keywords: silicon; boron toxicity; salt stress; salinity; wheat

硼是高等植物生长所必需的微量元素,但如果土壤中硼的含量过高则会对植物产生毒害效应^[1]。植物体内积累过多的硼,会导致细胞壁的形成受阻,代谢紊乱,细胞分裂、分化受到抑制^[2],并造成氧化伤害^[3]。硼毒害会造成植物叶片黄化,叶边缘干枯卷曲,出现斑点甚至凋落,进而使农作物减产^[4]。为了提高植物在

高硼土壤上的生存能力以及农作物产量,通过人为调节环境因素以缓解硼对植物的毒害效应,是近年来一个新的研究方向^[5]。

已有研究发现,改变土壤氮^[6]、磷^[7]、锌^[8]、钙^[9]、硅^[10]的营养条件对植物硼毒害有一定的缓解作用。其中,增加土壤可利用态硅的含量被认为是缓解硼毒害的一个重要途径,因为硅是植物生长的一种潜在有益元素^[11]。尽管硅在地壳中含量很高,但多数硅在土壤中以氧化态或硅酸盐的形式存在而难以被植物直接利用^[12]。已有研究发现,增加土壤硅营养有助于增强植物的抗逆性,其中包括提高植物对硼的耐受能力。例

收稿日期:2014-01-25

基金项目:国家自然科学基金项目(31370519);天津市自然科学基金项目(14JCYBJC22700);中央高校基本科研业务费专项

作者简介:马青娜(1988—),女,河北唐山人,硕士研究生,主要研究方向为污染生态学。

*通信作者:刘春光 E-mail:liuchunguang@nankai.edu.cn

如,有研究报道了施加硅能够增强番茄^[10]、菠菜^[12]、小麦^[13]以及大麦^[14]等作物对硼的耐受性。

在干旱和半干旱地区,土壤高盐常与高硼相伴出现^[15]。高盐会导致植物体内水分的缺失、离子不平衡以及离子毒害效应^[16]。在高盐胁迫下,植物体内活性氧(ROS)代谢系统的平衡受到影响,使体内积累较多的活性氧,从而发生氧化伤害^[17]。高盐条件的存在,使硼对植物的毒害效应复杂化^[18]。有研究认为,盐胁迫通常会缓解过量硼对植物生长的抑制作用。然而,在对盐敏感的作物上,盐胁迫通常会加重硼毒害^[19]。

尽管已有研究报道了硼或盐单独胁迫对植物的伤害以及硅的缓解作用,但在高硼高盐同时存在的条件下,硅是否能够缓解植物所遭受的伤害,目前尚无报道。此外,以往利用硅缓解植物硼毒害的研究中,主要考察的是对植物生长以及抗氧化代谢的影响^[10,12-14],而缺乏对除硼以外其他离子吸收的影响及其相关机理的探讨。钠、钾、钙、镁离子是参与高盐条件下植物渗透调节的关键离子^[20],在高硼高盐联合胁迫下,硅对这些离子的吸收有何影响,目前尚不清楚。因此,本研究选取小麦为供试植物,探讨了在高硼、高盐共同存在的条件下硅对植物生长及对硼和其他主要矿质离子吸收的影响,希望能够为深入研究硅缓解植物硼毒害的相关机制提供参考。

1 材料和方法

1.1 试验材料

本研究采用土壤盆栽试验,土壤取自天津市西青区某农田,自然风干、过筛。测得土壤理化性质如下:pH值7.62(土水比1:2.5),水溶性盐 $1.33\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,有机质 $2.86\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,碱解氮 $54.7\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,速效磷 $17.5\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,速效钾 $160.4\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。以内径(顶端)20 cm、高21 cm的塑料花盆为培养容器,每盆装土 1.25 kg 。以冬小麦(*Triticum aestivum* Linn.)为供试植物,品种为“轮选519”,种子由天津农学院农学系赠送。

1.2 试验方法

试验于2013年10月至11月在日光温室进行,试验期间室内温度为 $(22\pm 5)\text{ }^{\circ}\text{C}$ 。选取籽粒饱满的种子,浸泡24 h后播种,每盆15粒。播种45 d后,待幼苗高度约为15 cm,间苗至每盆10株。以溶液的形式向土壤中添加硼酸(H_3BO_3)、氯化钠(NaCl)和九水硅酸钠($\text{Na}_2\text{SiO}_3\cdot 9\text{H}_2\text{O}$),设定如下6个处理:对照(CK)、硼胁迫(B,硼 $300\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)、盐胁迫(S,氯化钠 $5\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$)、硼+盐(BS,硼 $300\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、氯化钠 $5\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$)、硼+盐+

硅1(BS+Si₅₀,硼 $300\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、氯化钠 $5\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、硅 $50\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)、硼+盐+硅2(BS+Si₁₀₀,硼 $300\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、氯化钠 $5\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、硅 $100\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)。硼酸、氯化钠和九水硅酸钠均溶于去离子水后分3次添加,每次间隔3 d,以避免硼和盐浓度骤然升高对植物造成的急性伤害。试验设置3组平行。为方便表述,如无特殊说明,本试验中所涉及的“盐”均特指氯化钠。

待全部处理完成3周后,收获小麦植株。将小麦植株先用自来水清洗3次,再用去离子水冲洗3次,吸干水分,分离地上部和根。将植物样放入电热干燥箱,105℃杀青15 min后80℃烘干8 h。将经烘干的植物样研磨后称取0.1 g(准确记录样品质量,精确至0.0001 g),溶于7 mL 65%硝酸和1 mL 30%双氧水后,180℃和18 kPa消解(MARS微波消解系统,美国CEM公司)。消解液用 $0.45\text{ }\mu\text{m}$ 醋酸纤维滤膜过滤,用电感耦合等离子体-原子发射光谱(ICP-AES)(PS-I型中阶梯光栅光谱仪,美国Teledyne Leeman公司)测定硼、钠、钾、钙、镁浓度^[21]。

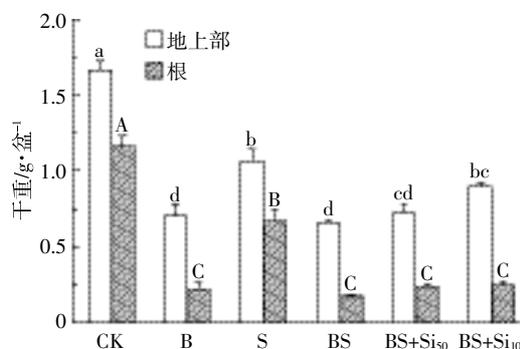
1.3 数据与处理

利用SPSS 17.0软件对数据进行统计分析,利用Origin Pro 8 SR4软件绘图,采取Duncan多重比较法($P<0.05$)检验不同处理的差异显著性。

2 结果与分析

2.1 生物量

由图1可以看出,与对照(CK)相比,硼胁迫组(B)和盐胁迫组(S)小麦地上部和根的生物量(干重)均有显著降低。硼胁迫组地上部比对照降低57.9%,盐胁迫组降低35.7%。相对而言,硼胁迫组根的生物量下降较多,达81.0%,盐胁迫组根生物量下降程度



相同字母表示差异不显著,不同字母表示差异显著($P<0.05$);小写字母表示地上部之间的差异性,大写字母表示根之间的差异性。下同

图1 不同硼、盐和硅处理下的小麦生物量

Figure 1 Biomass of wheat grown in boron (B) and/or salinity (S) with and without silicon (Si)

与地上部差别不大,为42.6%。与硼单独胁迫组相比,硼盐联合胁迫组(BS)的地上部和根的生物量未出现显著变化。还可以看出,与硼盐联合胁迫相比,50 mg·kg⁻¹硅处理组(BS+Si₅₀)尽管使地上部和根的生物量有小幅提高,但均未产生显著影响。100 mg·kg⁻¹硅处理组(BS+Si₁₀₀)则显著提高了小麦地上部生物量,甚至使其显著高于硼单独胁迫组。

2.2 硼浓度

由图2可以看出,硼盐胁迫组小麦植株硼浓度显著高于未加硼处理。单独硼胁迫组植株硼浓度最高,而硼盐联合胁迫组植株硼浓度显著降低。值得注意的是,硼盐联合胁迫组与单独硼胁迫组相比,地上部硼浓度降低较多,达67.1%,而根中硼浓度仅降低29.9%(均达到显著水平)。与硼盐联合胁迫相比,尽管50 mg·kg⁻¹硅处理组地上部和根的硼浓度分别降低了18.7%和32.4%,但均未达到显著水平。100 mg·kg⁻¹硅处理组地上部和根硼浓度分别降低了35.4%和44.5%,且达到显著水平。而50 mg·kg⁻¹与100 mg·kg⁻¹硅处理组之间植株硼浓度差异不显著。

2.3 其他离子

由图3可知,与未加盐处理相比,盐胁迫组小麦植株钠浓度均有显著升高。硼盐胁迫组植株钠浓度尽管也有升高,但与对照相比差异并不显著。与单独盐胁迫组相比,硼盐联合胁迫组植株地上部钠浓度升高了36.9%,达到显著水平,根钠浓度升高了12.8%,但不显著。与硼盐联合胁迫组相比,50 mg·kg⁻¹和100 mg·kg⁻¹硅处理组地上部钠浓度显著降低,分别降低了31.9%和63.0%;根钠浓度尽管亦随硅浓度提高而依次降低,但均未达到显著水平。值得注意的是,100 mg·kg⁻¹硅处理组地上部钠浓度降低较多,其浓度甚至低于根中钠的浓度。

由图4可以看出,与对照相比,各处理地上部钾

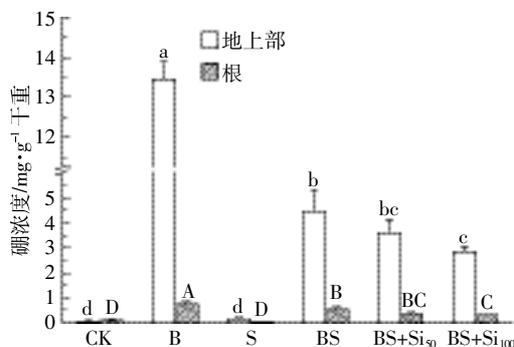


图2 不同硼、盐和硅处理下的小麦植株硼浓度

Figure 2 Concentrations of B in wheat grown in boron(B) and/or salinity(S) with and without silicon(Si)

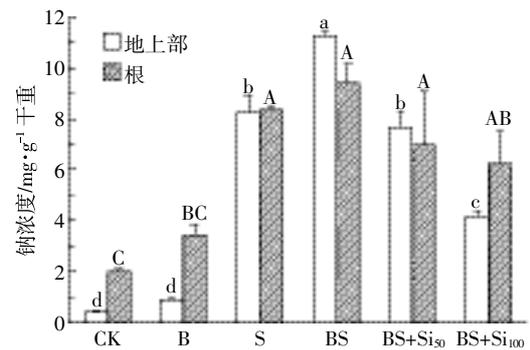


图3 不同硼、盐和硅处理下的小麦植株钠浓度

Figure 3 Concentrations of Na in wheat grown in boron(B) and/or salinity(S) with and without silicon(Si)

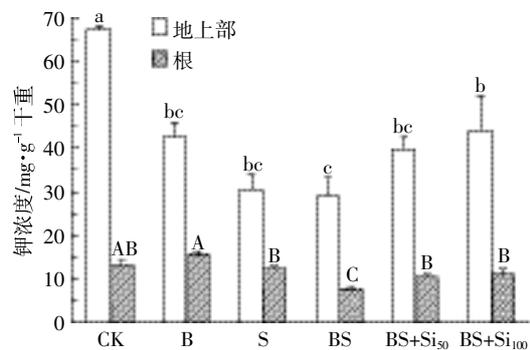


图4 不同硼、盐和硅处理下的小麦植株钾浓度

Figure 4 Concentrations of K in wheat grown in boron(B) and/or salinity(S) with and without silicon(Si)

浓度均有显著降低,而根中钾浓度只有硼盐联合胁迫组有显著降低。单独硼胁迫组地上部钾浓度虽然比单独盐胁迫高30.0%,但差异不显著,而前者根中钾浓度显著高于后者。植株地上部和根中钾浓度最低值均出现在硼盐联合胁迫组。50 mg·kg⁻¹和100 mg·kg⁻¹硅处理组地上部钾浓度依次升高,并在100 mg·kg⁻¹处理组达到显著水平。50 mg·kg⁻¹和100 mg·kg⁻¹硅处理组根中钾浓度均有显著升高,但二者间差异不显著。

由图5可以看出,所有处理中根的钠钾比均远高于地上部,表明在钠和钾之间,小麦更倾向于将钠积累于根部。所有的盐胁迫组,植株钠钾比均显著高于无盐组。特别是与单独盐胁迫相比,硼盐联合胁迫组根的钠钾比升高了46.4%,地上部钠钾比也升高了33.3%,均达到显著水平。与硼盐联合胁迫组相比,硅处理组植株钠钾比显著降低,100 mg·kg⁻¹硅处理组地上部钠钾比甚至显著低于单独盐胁迫组。

由图6可知,与对照相比,单独硼胁迫组植株钙浓度显著提高,而单独盐胁迫组以及硼盐联合胁迫组植株钙浓度均与对照无显著差异。50 mg·kg⁻¹硅处理组未对植株钙浓度产生显著影响,而100 mg·kg⁻¹硅

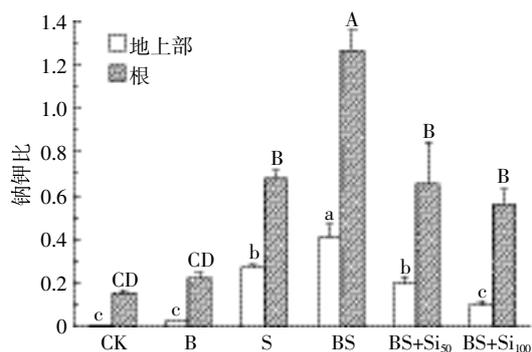


图5 不同硼、盐和硅处理下的小麦植株钠钾比

Figure 5 Ratios of Na/K in wheat grown in boron(B) and/or salinity(S) with and without silicon(Si)

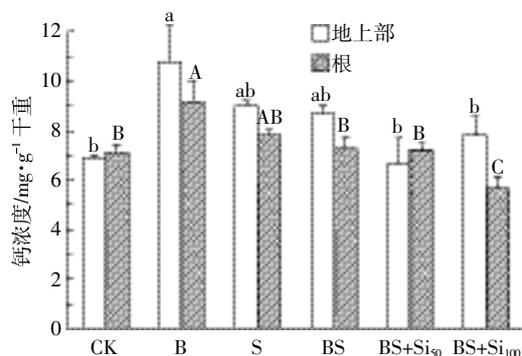


图6 不同硼、盐和硅处理下的小麦植株钙浓度

Figure 6 Concentrations of Ca in wheat grown in boron(B) and/or salinity(S) with and without silicon(Si)

显著降低了根中钙的浓度。

由图7可以看出,与对照相比,硼和盐单独胁迫均能够显著提高植株的镁浓度。而硼盐联合胁迫虽然也提高了植株镁浓度,但未达到显著水平。添加硅未能显著改变植株镁浓度。

3 讨论

小麦是对硼抗性较强的植物,但是不同的品种耐受能力差别很大。抗性品种能够在土壤硼浓度为

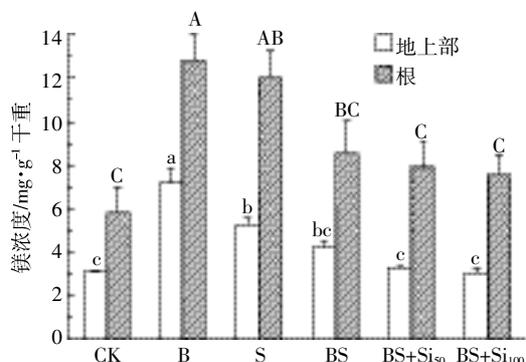


图7 不同硼、盐和硅处理下的小麦植株镁浓度

Figure 7 Concentrations of Mg in wheat grown in boron(B) and/or salinity(S) with and without silicon(Si)

100 mg·kg⁻¹时几乎不出现中毒症状,在150 mg·kg⁻¹时不出现减产;而敏感品种在25 mg·kg⁻¹就会出现严重的毒害症状和显著的减产^[22]。本研究在进行“轮选519”小麦对硼的耐受性预试验时,发现其属于对硼抗性较强的品种,故选取小麦对硼的半效应浓度(EC₅₀) 300 mg·kg⁻¹作为正式试验的浓度。已有研究发现,向土壤中适度添加可利用态的硅,有助于缓解硼对植物生长的抑制。然而,当高盐条件同时存在时,由于总的胁迫效应存在较大的不确定性^[23],硅能否发挥缓解作用尚不清楚。

本研究发现,硼和盐均能显著抑制小麦生物量的积累,但硼和盐的联合胁迫并未表现出更严重的胁迫效应。盐胁迫并未加重硼对小麦生长的抑制,原因是本试验采用的小麦品种具有较强的耐盐性。因此可以推断,本研究中硼盐联合胁迫导致的小麦生物量降低,硼毒害起主导作用。从地上部生物量看,硅添加量为100 mg·kg⁻¹时能够显著缓解硼盐联合胁迫对小麦生长的抑制效应。Inal等针对大麦(*Hordeum vulgare* L.)的研究也发现,施加较高浓度的硅(100 mg·kg⁻¹)对硼毒害的缓解效果明显好于较低浓度的硅(50 mg·kg⁻¹)^[14]。硅对硼毒害的缓解机理有两种解释:一个是植物体内硅的积累有助于提高植物的抗氧化代谢活性,特别是防止细胞膜的氧化损伤,从而缓解硼对植物的毒害效应^[12];另一个是硅能够与土壤或植物体内的硼结合成硼-硅酸盐复合体,从而降低硼的有效性和毒性^[13]。

在对盐敏感的作物上,经常出现盐分促进硼吸收的现象;而对盐不敏感的植物,盐能够抑制植物对硼的吸收^[24-25]。有研究指出,小麦是比较耐硼的植物^[22],其植株内硼浓度的临界值为10~130 mg·kg⁻¹^[26]。本研究发现,小麦植株内的硼富集量远超过已有报道的临界浓度,而盐会抑制硼在小麦植株内的积累(图2,BS的硼浓度显著低于B)。添加硅后,硼的积累量进一步降低。当硅的添加量为50 mg·kg⁻¹时,其对硼积累的抑制作用不显著,而100 mg·kg⁻¹的硅则可以显著抑制硼的积累。硅对硼吸收的抑制,除了硅与土壤硼形成硼-硅酸盐复合体而降低硼的有效性外,还可能是硅以水合二氧化硅(SiO₂·nH₂O)沉积于细胞壁和细胞腔^[27],这是硅强化细胞壁以抵御非生物胁迫的一种机制,同时也能够抑制各种盐(包括硼酸盐)向地上部的转移^[11]。由于盐对硼吸收存在抑制作用,在硼盐联合胁迫下,硅对硼吸收的抑制,究竟是硅的单独作用,还是硅强化了盐对硼吸收的抑制,还需要通过

进一步的试验加以解释。

多数研究认为,硼胁迫不影响钠在植株内的积累^[28-30];但也有研究发现,硼胁迫可促进钠在地上部积累^[31-32]。本研究中,硼胁迫促进了钠在地上部的积累,而 $100\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 的硅显著抑制了硼盐联合胁迫下钠在小麦地上部的积累。值得注意的是,硅在总体抑制植株积累钠的同时,增大了钠在根中的比例。已有研究发现,硅能帮助植物将钠更多地限制在根部,减少其向地上部的转移,从而减轻其对植物的伤害^[33]。因此,本研究认为,硅在抑制硼吸收的同时抑制钠的吸收和向地上部的转移,是缓解硼和盐联合胁迫的一个重要机制。

有研究发现,当植物遭受较轻的硼胁迫时,根系会吸收更多的钾离子以维持细胞内的离子平衡^[34]。然而,在本研究中,硼胁迫抑制了钾离子在植株内的积累,原因是当硼胁迫较严重时,小麦细胞膜受损,膜透性增大,对硼的吸收主要为被动吸收,同时削弱了对钾离子的主动吸收^[35]。在本研究中,钾离子的吸收受到盐的明显抑制,因为钠离子与钾离子有强烈的竞争作用^[28]。与盐的单独作用相比,硼和盐的联合胁迫未显著影响钾离子的吸收,表明在硼和盐胁迫同时存在时植物对钾离子的吸收主要受钠离子影响。硅促进了硼盐联合胁迫下小麦对钾的积累,其原因是钾离子的吸收和运输受质膜中 H^+ -ATP酶的驱动,一个可能的机制是硅活化了质膜中的 H^+ -ATP酶^[36]。

植物组织的钠钾比与植物的耐盐性关系密切^[37],一般耐盐植物倾向于排斥钠而多吸收钾以适应高盐条件^[38]。本研究发现,与单独盐胁迫相比,硼盐联合胁迫使钠钾比显著增大,这也表明硼胁迫削弱了小麦的耐盐能力。添加硅后,由于硅能够在抑制小麦吸收钠的同时促进其吸收钾^[39],导致钠钾比显著下降,从而使小麦对盐的适应性得到恢复。

多数研究认为,硼胁迫会抑制钙在植物体内积累,而盐胁迫则促进钙的积累^[10,15,40]。然而,本研究却发现,硼胁迫促进了钙在植物体内的积累,可能的原因是钙在细胞壁中与果胶质分子结合成复合物从而将硼固定于细胞壁,以减轻其对植物的毒害^[9]。有人对大麦^[41]和芦苇^[42]的研究也发现了类似规律,即耐盐性较强的植物对钙的积累受盐影响较小。在本研究中,由于选取的小麦品种具有较强的耐盐性,故盐胁迫未对植株钙浓度造成显著影响。已有研究表明,硅对植株积累钙影响较小^[36]。而本研究发现硅降低了硼盐胁迫下小麦植株钙浓度,其原因可能是由于硅缓解了硼

毒害而间接削弱了钙的吸收。

镁是叶绿体的重要成分,如果镁的吸收不足,会影响叶绿体合成,从而抑制光合作用。有研究发现,硼和盐均会使植株镁含量降低,但盐对镁积累抑制作用要远大于硼^[5]。然而本研究中,硼胁迫组和盐胁迫组小麦植株镁含量均有显著上升。这可能是小麦适应胁迫的一种机制,即通过增加对镁的吸收,以保证叶绿体的合成,但这一解释还有待于进一步的研究加以验证。本研究还发现,硅未对硼盐胁迫下小麦植株镁的积累产生显著影响。

4 结论

(1) 向土壤中添加植物可利用态的硅,能够缓解小麦的高硼高盐联合胁迫。

(2) 硅通过抑制高硼高盐联合胁迫下小麦对硼和钠的吸收,促进其对钾的吸收,降低植株钠钾比,缓解硼和盐联合胁迫对小麦生长的抑制。

(3) 硅对高硼高盐联合胁迫下小麦钙、镁离子的吸收没有显著影响。

(4) 在 $300\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 硼和 $5\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 盐(NaCl)联合胁迫条件下,添加 $100\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 硅对胁迫的缓解效果好于添加 $50\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 硅。

参考文献:

- [1] Camacho-Cristóbal J J, Rexach J, González-Fontes A. Boron in plants: Deficiency and toxicity[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2008, 50 (10): 1247-1255.
- [2] Reid R J, Hayes J E, Post A, et al. A critical analysis of the causes of boron toxicity in plants[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2004, 25(11): 1405-1414.
- [3] Ashraf M. Biotechnological approach of improving plant salt tolerance using antioxidants as markers[J]. *Biotechnology Advances*, 2009, 27 (1): 84-93.
- [4] Rerkasem B, Jamjod S. Genotypic variation in plant response to low boron and implications for plant breeding[J]. *Plant and Soil*, 1997, 193 (1-2): 169-180.
- [5] 刘春光, 何小娇. 过量硼对植物的毒害及高硼土壤植物修复研究进展[J]. *农业环境科学学报*, 2012, 31(2): 230-236.
LIU Chun-guang, HE Xiao-jiao. Boron toxicity in plants and phytoremediation of boron-laden soils[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2012, 31(2): 230-236.
- [6] Giansoldati V, Tassi E, Morelli E, et al. Nitrogen fertilizer improves boron phytoextraction by *Brassica juncea* grown in contaminated sediments and alleviates plant stress[J]. *Chemosphere*, 2012, 87(10): 1119-1125.
- [7] Kaya C, Tuna A L, Dikilitas M, et al. Supplementary phosphorus can alleviate boron toxicity in tomato[J]. *Scientia Horticulturae*, 2009, 121 (3): 284-288.
- [8] Hosseini S M, Maftoun M, Karimian N, et al. Effect of zinc \times boron in-

- teraction on plant growth and tissue nutrient concentration of corn[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2007, 30(5):773-781.
- [9] Turan M A, Taban N, Taban S. Effect of calcium on the alleviation of boron toxicity and localization of boron and calcium in cell wall of wheat [J]. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 2009, 37(2): 99-103.
- [10] Kaya C, Tuna A L, Guneri M, et al. Mitigation effects of silicon on tomato plants bearing fruit grown at high boron levels[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2011, 34(13):1985-1994.
- [11] Epstein E. Silicon[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology*, 1999, 50(1):641-664.
- [12] Gunes A, Inal A, Bagci E G, et al. Silicon mediates changes to some physiological and enzymatic parameters symptomatic for oxidative stress in spinach (*Spinacia oleracea* L.) grown under B toxicity[J]. *Scientia Horticulturae*, 2007, 113(2):113-119.
- [13] Gunes A, Inal A, Bagci E G, et al. Silicon increases boron tolerance and reduces oxidative damage of wheat grown in soil with excess boron[J]. *Biologia Plantarum*, 2007, 51(3):571-574.
- [14] Inal A, Pilbeam D J, Güneş A. Silicon increases tolerance to boron toxicity and reduces oxidative damage in barley[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2009, 32(1):112-128.
- [15] Grieve C M, Poss J A. Wheat response to interactive effects of boron and salinity[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2000, 23(9):1217-1226.
- [16] Greenway H, Munns R. Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1980, 31(1):149-190.
- [17] Zhu J K. Plant salt tolerance[J]. *Trends in Plant Science*, 2001, 6(2): 66-71.
- [18] Yau S K, Ryan J. Boron toxicity tolerance in crops: A viable alternative to soil amelioration[J]. *Crop Science*, 2008, 48(3):854-865.
- [19] Wimmer M A, Goldbach H E. Boron-and-salt interactions in wheat are affected by boron supply[J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2012, 175(2):171-179.
- [20] Volkmar K M, Hu Y, Steppuhn H. Physiological responses of plants to salinity: A review[J]. *Canadian Journal of Plant Science*, 1998, 78(1): 19-27.
- [21] 诸堃, 王君, 李刚. 微波消解 ICP-AES 测定植物样品中多种微量元素[J]. 光谱实验室, 2009, 26(5):1168-1171.
ZHU Kun, WANG Jun, LI Gang. Determination of trace elements in plant samples by ICP-AES with microwave digestion [J]. *Chinese Journal of Spectroscopy Laboratory*, 2009, 26(5):1168-1171.
- [22] Paul J G, Cartwright B, Rathjen A J. Responses of wheat and barley genotypes to toxic concentrations of soil boron[J]. *Euphytica*, 1988, 39(2):137-144.
- [23] Bastías E, Alcaraz-López C, Bonilla I, et al. Interactions between salinity and boron toxicity in tomato plants involve apoplastic calcium[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2010, 167(1):54-60.
- [24] Bastías E I, González-Moro M B, González-Murua C. *Zea mays* L. amylacea from the Llutia Valley (Arica-Chile) tolerates salinity stress when high levels of boron are available[J]. *Plant and Soil*, 2004, 267(1-2):73-84.
- [25] Ben-Gal A, Shani U. Yield, transpiration and growth of tomatoes under combined excess boron and salinity stress[J]. *Plant and Soil*, 2002, 247(2):211-221.
- [26] Gupta U C, MacLeod J A, Sterling J D E. Effects of boron and nitrogen on grain yield and boron and nitrogen concentrations of barley and wheat[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 1976, 40(5):723-726.
- [27] Richmond K E, Sussman M. Got silicon? The non-essential beneficial plant nutrient[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2003, 6(3):268-272.
- [28] Alpaslan M, Gunes A. Interactive effects of boron and salinity stress on the growth, membrane permeability and mineral composition of tomato and cucumber plants[J]. *Plant and Soil*, 2001, 236(1):123-128.
- [29] Yermiyahu U, Ben-Gal A, Keren R, et al. Combined effect of salinity and excess boron on plant growth and yield[J]. *Plant and Soil*, 2008, 304(1-2):73-87.
- [30] Masood S, Wimmer M A, Witzel K, et al. Interactive effects of high boron and NaCl stresses on subcellular localization of chloride and boron in wheat leaves[J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2012, 198(3):227-235.
- [31] Smith T E, Grattan S R, Grieve C M, et al. Salinity's influence on boron toxicity in broccoli: II. Impacts on boron uptake, uptake mechanisms and tissue ion relations[J]. *Agricultural Water Management*, 2010, 97(6):783-791.
- [32] Simón I, Díaz-López L, Gimeno V, et al. Effects of boron excess in nutrient solution on growth, mineral nutrition, and physiological parameters of *Jatropha curcas* seedlings[J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2013, 176(2):165-174.
- [33] Tuna A L, Kaya C, Higgs D, et al. Silicon improves salinity tolerance in wheat plants[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2008, 62(1):10-16.
- [34] Wallace A, Bear F E. Influence of potassium and boron on nutrient-element balance in and growth of ranger alfalfa[J]. *Plant Physiology*, 1949, 24(4):664-680.
- [35] Brown P H, Bellaloui N, Wimmer M A, et al. Boron in plant biology[J]. *Plant Biology*, 2002, 4(2):205-223.
- [36] Liang Y. Effects of silicon on enzyme activity and sodium, potassium and calcium concentration in barley under salt stress[J]. *Plant and Soil*, 1999, 209(2):217-224.
- [37] Gorham J. Genetics and physiology of enhanced K/Na discrimination[M]. Springer Netherlands: Genetic Aspects of Plant Mineral Nutrition. 1993:151-158.
- [38] James R A, Munns R, von Caemmerer S, et al. Photosynthetic capacity is related to the cellular and subcellular partitioning of Na⁺, K⁺ and Cl⁻ in salt-affected barley and durum wheat[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2006, 29(12):2185-2197.
- [39] Saqib M, Zörb C, Schubert S. Silicon-mediated improvement in the salt resistance of wheat (*Triticum aestivum*) results from increased sodium exclusion and resistance to oxidative stress[J]. *Functional Plant Biology*, 2008, 35(7):633-639.
- [40] Grieve C M, Poss J A, Grattan S R, et al. The combined effects of salinity and excess boron on mineral ion relations in broccoli[J]. *Scientia Horticulturae*, 2010, 125(3):179-187.
- [41] Suhayda C G, Redmann R E, Harvey B L, et al. Comparative response of cultivated and wild barley species to salinity stress and calcium supply[J]. *Crop Science*, 1992, 32(1):154-163.
- [42] Gorai M, Ennajeh M, Khemira H, et al. Influence of NaCl-salinity on growth, photosynthesis, water relations and solute accumulation in *Phragmites australis* [J]. *Acta Physiologia Plantarum*, 2011, 33(3): 963-971.