

植物缺镁胁迫研究进展

安航, 张欣欣* (东北林业大学生命科学学院, 东北盐碱植被恢复与重建教育部重点实验室, 黑龙江哈尔滨 150040)

摘要 镁是植物生长必需元素中仅次于氮、磷、钾的第四大元素, 是叶绿素分子中存在的唯一金属元素, 也是许多酶类的活化剂, 参与植物生长及发育过程中众多的生理生化反应。自然条件下, 由于受地质等因素的影响, 植物中镁的缺乏现象很普遍, 而镁缺乏会对植物生长和发育造成不良影响。综述了缺镁胁迫对植物生长、光合作用、体内激素、酶活性、活性氧代谢、基因表达和离子吸收等方面的影响, 并对今后的研究方向进行了展望。

关键词 缺镁胁迫; 光合作用; 活性氧代谢; 基因表达; 酶活性

中图分类号 S432.3⁺2 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2020)09-0023-04

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2020.09.007



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Research Progress on Magnesium Deficiency Stress in Plants

AN Hang, ZHANG Xin-xin (Key Laboratory of Saline-alkali Vegetation Ecology Restoration, Ministry of Education, College of Life Science, Northeast Forestry University, Harbin, Heilongjiang 150040)

Abstract Magnesium is the fourth largest element in plant growth except for nitrogen, phosphorus and potassium. It is the only metal element in chlorophyll molecules, also an activator for many enzymes, which is involved in numerous physiological and biochemical reactions during plant growth. Under natural conditions, magnesium deficiency in plants is common due to the influence of geology and other factors, and magnesium deficiency adversely affects plant growth and development. This article reviewed the influence of magnesium deficiency stress on plant growth, photosynthesis, hormones, enzyme activity, reactive oxygen metabolism, gene expression and ion absorption in plants, the further research was also provided.

Key words Magnesium deficiency stress; Photosynthesis; Reactive oxygen metabolism; Gene expression; Enzyme activity

镁是植物生长发育必需的核心营养元素之一, 也是细胞中含量最多的游离二价阳离子^[1-3]。镁在植物体内以离子或者有机结合的形式存在^[4], 其作为叶绿素的中心原子定位于卟啉环的中心, 对稳定叶绿体的结构至关重要^[5]。镁是多种酶的活化剂, 在植物体内的生理代谢中主要承担着激活磷酸激酶和磷酸化酶的功能^[6-7], 目前已有 300 多种镁离子依赖性的酶^[1]。镁对于跨膜电子梯度的建立和类囊体膜构象的稳定也是非常重要的, 同时能够稳定 DNA、RNA 和 mRNA, 参与能量代谢过程, 促进光合作用的碳同化^[8]。镁也是核糖体的组成部分, 并作为核糖体亚单位的连接元素, 在蛋白质的合成过程中至关重要^[9]。除此之外, 镁还参与维持细胞内离子浓度平衡、脂肪以及活性氧的代谢等众多生理及生化反应^[6, 10]。因此, 镁对于植物生长发育和提高作物产量具有非常重要的作用。

近年来, 许多地区酸雨发生频率随着工业现代化的飞速发展呈现逐年增长的趋势, 特别是在高温多雨的亚热带地区尤为严重, 而酸性的土壤环境容易导致 Mg^{2+} 溶解流失, 导致缺镁胁迫对作物生长的影响日益加剧^[11-12]。同时, 为了追求更高的经济效益, 在不及时补充矿物质肥料的情况下, 农作物的密集种植和高强度轮作也进一步增加了缺镁胁迫的发生频率^[5, 13]。总之, Mg^{2+} 缺乏会影响植物的生长发育, 而这恰恰可反映出植物对缺镁胁迫的效应, 因此, 这通常被作为一种指标来评价植物的抗逆性。笔者拟将缺镁胁迫对植物的

影响进行综述, 旨在为实现农作物和水果等农产品的高产优质提供理论依据。

1 缺镁对植物生长的影响

镁在植物体内是一种可移动性较强的元素, 植物体内的韧皮部可将老叶中的镁素运输到新叶中, 因此其缺乏时的症状通常最先表现在老叶上^[9]。缺镁失绿症是植物缺镁最为明显的症状, 一般有两种: 一种表现为主侧脉以及细脉仍为绿色, 但叶片已全部失绿, 或者是在叶片边缘保持正常的情况下, 主脉呈现斑点状失绿, 最终形成黄绿相间的网状花叶; 另外一种表现为下叶位的叶脉和叶片前端之间呈现条纹状的失绿。研究表明, 小麦缺镁, 会影响其籽粒灌浆并进一步加剧高温胁迫对植物生长的抑制^[14]。柑橘砧木树体缺镁时, 生长发育受到阻碍, 根系较正常植株发育不良并出现早衰等症状。香橙、枳、崇义野橘和红橘缺镁时, 植物中下部的叶片会呈现程度不等的褪绿, 叶脉两侧出现不规则的水渍状黄色斑点, 随后向叶片边缘和嫩叶蔓延^[15]。雪柑和酸柚缺镁时, 首先表现在老叶上, 与主脉平行的叶片先出现黄斑, 随后向边缘和顶端蔓延, 最后只剩下叶基和叶尖仍为绿色且叶基部的绿色区域呈倒“V”字形^[16]。橡胶树因缺镁导致其患黄叶病的概率大大增加, 割期显著缩短且产量下降^[17]。草莓缺镁时, 老叶的边缘和叶脉首先失绿, 随着症状加重, 其株高、叶面积、根长和单株重量均会降低^[18]; 番茄则表现为新叶变脆, 叶片向上卷曲, 老叶的脉间出现黄化, 随后颜色加深变为褐色, 最终枯萎^[19]。从上可知, 缺镁首先加速老叶衰老, 随后抑制幼嫩组织发育, 从而延缓植物生长并降低生物量。推断植物适应缺镁胁迫的生存方式可能是将 Mg^{2+} 从愈发成熟、衰老的组织向幼嫩组织转移, 从而满足其生长发育的需求。

基金项目 中央高校基本科研业务费专项(2572014DA06)。

作者简介 安航(1994—), 男, 山东滕州人, 硕士, 从事植物抗逆分子生物学研究。* 通信作者, 教授, 博士, 从事植物抗逆分子生物学研究。

收稿日期 2020-02-10

2 缺镁对植物光合作用及其他生理生化特性的影响

2.1 缺镁对植物光合作用的影响 光合色素,尤其是叶绿素,参与植物光合作用中光能的吸收和传递以及引起原初光能转化,其含量的高低直接影响植物的光合能力。镁是叶绿素分子中唯一的金属元素,参与叶绿素和色素的组成,约有10%的镁结合在叶绿素 a(Chla)和叶绿体 b(Chlb)中。研究表明,在光照下的叶片镁含量约为35%,而在遮光叶片中,镁含量则高达50%甚至更多,这意味着在其他生理生化过程之前,镁被优先用于进行叶绿体的光合作用^[20]。黄毓娟等^[21]研究表明,椴柑叶片叶绿素含量与镁含量呈显著正相关;缺镁既影响叶绿素含量也影响类胡萝卜素(Car)含量。这与凌丽俐等^[22]在北碚447锦橙上的研究结果一致。因此,缺镁将导致叶绿素含量下降,光合效率降低。

镁能促进光合产物的合成与转化,并在韧皮部装载以及光合产物分配上具有重要作用^[24]。植物缺镁与缺其他元素不同,缺镁不仅抑制糖代谢,还致使源叶中的蔗糖向其他部位输出^[13]。在缺镁条件下,韧皮部中碳水化合物的装载受阻可能是叶片中淀粉和糖积累的原因,因此蔗糖从枝条到根的运输受到损害,特别是在缺镁早期尤为显著^[25]。这与Hermans等^[13]对甜菜顶叶中同化物从甜菜韧皮部的输出及糖分布的研究结果一致,即糖和镁含量呈负相关。进一步研究表明,在缺镁胁迫下,叶片中的三羧酸循环和糖酵解可能被上调了,而根系中的二者可能被下调了。究其原因,可能是糖酵解和三羧酸循环在缺镁叶片中上调对消耗缺镁引起的糖积累有促进作用,二者在根系中的下调可能有利于碳在缺镁根系中维持平衡^[26]。

2.2 缺镁对植物体内激素的影响 激素参与调节植物的生命活动,多种激素之间的相互协调和平衡致使植物衰老。镁离子转运蛋白(*AtMHX*)是 Mg^{2+}/H^{+} 交换体,是植物中第一个被克隆的镁离子转运蛋白^[27]。最近有研究表明,镁离子运输体*AtMHX*在维管组织中的表达受到脱落酸(ABA)和生长素的调节。李延等^[27]研究发现,龙眼叶片中ABA含量在缺镁时升高,细胞分裂素(CTK)类物质含量降低,而ABA会抑制植物蛋白质的合成并促进蛋白质和核酸的降解,这极有可能是其在缺镁条件下加速衰老的一个关键因素。但Hermans等^[28]研究发现,在镁缺乏条件下植物体内的ABA浓度并没有明显变化,因此ABA在缺镁条件下的反应还值得深入研究。Hermans等^[28]还发现,乙烯在响应缺镁胁迫方面起着关键作用,因为乙烯生物合成途径中编码酶的几种基因的表达水平在缺镁胁迫时提高了。Grzebisz^[29]和杨艳华等^[30]研究发现,小麦产量的提高和两优培九水稻幼苗缺镁胁迫的改善可分别通过外源施镁和喷施6-苊氨基嘌呤(6-BA)来实现。目前,对于植物在缺镁等逆境胁迫下各激素间的相互作用和含量变化的研究还有待深入。

2.3 缺镁对植物体内酶活性的影响 镁是许多酶的辅助因子,几乎所有的激酶和磷酸酶都需要镁进行活化^[6],已知超过300种酶是 Mg^{2+} 依赖性的^[1],比如DNA和RNA聚合酶等。因此,镁能影响植物的脂肪代谢、氮代谢、三羧酸循环、

糖酵解、光合作用、呼吸作用等一系列生理生化反应。研究发现,锰可替代镁活化三羧酸循环中的脱氢酶和糖酵解作用中的烯醇酶,而磷酸转移酶和磷酸激酶的活化则只能依赖镁,说明镁对二者的活化是专性的^[31]。镁参与叶绿体中1,5-二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶(Rubisco)的活化,有助于 CO_2 的同化,因此缺镁时会影响Rubisco的活化,从而影响 CO_2 的同化、降低光合作用效率^[22]。氮代谢过程中的限速酶是硝酸还原酶(NR),它通过调节硝酸盐的还原来影响氮代谢。 Mg^{2+} 可增强NR的活性^[7],维持蛋白质合成所必需的核糖体构型。因此,NR的活性会因缺镁而降低,促使核蛋白体解离,最终抑制蛋白质的合成。

2.4 缺镁对植物活性氧代谢的影响 对需氧生物来说氧具有两面性:一方面,有机体依赖氧来维持生命和获得能量;另一方面,过量的氧又会对自身造成毒害。植株本身拥有完善的活性氧防御系统,包括由过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、超氧化物歧化酶(SOD)等组成的酶系统和谷胱甘肽(GSH)、维生素E、维生素C等抗氧化物组成的抗氧化剂非酶系统^[32]。非胁迫条件下,植物体内产生的活性氧会因上述两个系统的存在而处于相对安全的浓度范围之内。当植物受到缺镁胁迫时,上述两个系统中物质的浓度都会明显增加,这在玉米^[33]、桑树^[34]、黄瓜^[35]、小白菜^[36]和辣椒^[37]等植物研究中被证实,其在短时间内可减轻活性氧对植物的伤害,但随着时间的延长,植物对活性氧的清除能力将会下降,活性氧在植物体内积累并引发膜脂过氧化,使膜的结构和功能遭到破坏^[38],最终导致叶片出现失绿、坏死等症状。

2.5 缺镁对基因表达的影响 适宜的 Mg^{2+} 浓度对保持基因组的稳定性是非常必要的,它能稳定染色质和DNA结构,保障DNA合成和分解正常进行,同时作为重要辅助因子参与碱基和核苷切除修复以及错配修复过程,也参与DNA双链断裂的修复;镁能和磷酸结合形成稳定的双螺旋结构,维持染色质的致密状态;镁能为mRNA上的酶切位点提供保护或者促进mRNA的UTR(untranslated region)区域与蛋白质结合从而影响RNA的稳定性,除此之外,镁还能保证DNA的准确复制^[39]。缺镁胁迫会使植物体内核酸含量降低,对RNA的影响大于DNA^[40]。在缺镁条件下,许多基因的表达发生紊乱。Hermans等^[28]采用全基因组表达(genome-wide expression)的方法分析了拟南芥幼叶和根在遭遇缺镁胁迫时的早期转录组反应,发现短期(4,8和28h)缺镁触发了脱落酸信号并导致根部生物钟基因的表达发生紊乱;长期(1周)缺镁导致114个根基因和2991个叶基因受到差异调节;恢复供镁24h后,已被调节的基因50%恢复到接近正常的表达水平。

2.6 缺镁对其他离子吸收的影响 正常条件下,植物体内各种生理生化过程的正常进行需要以各种离子处于动态平衡的状态为前提,但缺镁等逆境条件将会打破这种平衡,导致代谢紊乱^[41-42]。植物对 Mg^{2+} 的吸收既取决于有效镁在土壤环境中的含量,也受土壤中各种离子含量的影响,特别是

受植株体内各种离子拮抗作用的影响,如 Mg^{2+} 与 Ca^{2+} 、 K^+ 、 NH_4^+ 、 Mn^{2+} 以及 Al^{3+} 的拮抗作用。镁与钾之间的关系比较复杂,不仅存在协同作用,还存在拮抗作用。当土壤中 K^+ 浓度较高时,表现为拮抗作用,阻碍 Mg^{2+} 从根系向地上部的运输^[43],同时产生稀释效应,进一步降低 Mg^{2+} 浓度。但也有研究表明,当钾的浓度处于 25 mg/L 时,镁与钾为协同关系,只有当土壤极度缺镁时,钾才会加剧缺镁^[44]。 Mg^{2+} 在酸性土壤中的淋溶作用较强,并且酸性土壤中含有较多的 Al^{3+} 和 Mn^{2+} 等有毒离子以及 H^+ , 明显抑制植物对 Mg^{2+} 的吸收,诱导植物缺镁^[24,45-46]。研究表明,高浓度的镁可缓解 Al^{3+} 对水稻、大豆、黄豆和拟南芥的毒害^[46-49]。除此之外,高浓度的镁还可缓解 Cu^{2+} 对小麦^[50]、大麦^[51]、葡萄藤^[52] 和豇豆^[53] 的毒害以及镉对菠菜植株生长的抑制^[54]。因此,当植物缺镁需要进行施肥矫治时,应合理考虑各种离子之间的相互关系。

3 缺镁对植物组织结构的影响

缺镁不仅影响植物的正常生理代谢,还使植物形态特征和组织结构发生变化。Kumar 等^[55] 通过光学显微镜和电子显微镜的观察发现,菜豆缺镁时,叶绿体数量增多且淀粉粒开始积累。随着缺镁症状的加重,菜豆细胞将会收缩且间隙变大,使得原有的形态发生改变,最终导致海绵组织和栅栏组织结构随着细胞破裂时内容物的流失而消失,叶片变薄;茎和叶柄的粗度变小,叶柄中维管束发育不良,数量较少。橡胶树幼苗在缺镁时,其叶片栅栏细胞缩短、变厚,叶绿体数量降低且膨胀变形,包被膜及其他膜处于解体状态^[17]。葡萄缺镁时,其叶片叶绿体发生形变,基粒片层结构和被膜遭到破坏^[56]。黄镜浩等^[57] 研究发现,木质部的阻塞退化和不规则增生以及髓部与初皮部细胞坏死为柑橘缺镁典型的组织异常表现。由此可见,缺镁使植物组织结构受到不同程度的伤害,严重影响了植物正常生长发育。

4 展望

一直以来,对植物缺镁胁迫的研究多集中在表观生理上,且研究的植物类型有限,特别是对于生长年限较长的木本植物研究较少,未来对于各类植物在分子水平上的研究还有待深入; Mg^{2+} 的动态平衡对植物的生长发育起着至关重要的作用,但目前为止,对参与这种动态平衡的机制尚不清楚;植物受到缺镁胁迫时,如何激发自身内部的调控系统以适应这种逆境的机制还有待于进一步研究。目前,人们对缺镁胁迫的研究还只是冰山一角,相信随着基因组学、转录组学以及蛋白质组学等技术手段的飞速发展,缺镁胁迫对植物的影响机制必将会有更全面、更科学的解释。

参考文献

[1] GUO W L, CONG Y X, HUSSAIN N, et al. The remodeling of seedling development in response to long-term magnesium toxicity and regulation by ABA-DELLA signaling in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell Physiol*, 2014, 55 (10): 1713-1726.

[2] COWAN J A. Structural and catalytic chemistry of magnesium-dependent enzymes [J]. *BioMetals*, 2002, 15 (3): 225-235.

[3] MAGUIRE M E, COWAN J A. Magnesium chemistry and biochemistry [J]. *BioMetals*, 2002, 15 (3): 203-210.

[4] SHAUL O. Magnesium transport and function in plants; The tip of the iceberg [J]. *BioMetals*, 2002, 15 (3): 307-321.

[5] 靳晓琳, 马翠兰, 陈立松. 植物缺镁研究进展 [J]. *亚热带农业研究*, 2012, 8 (2): 118-122.

[6] GERENDÁS J, FÜHRH H. The significance of magnesium for crop quality [J]. *Plant and soil*, 2013, 368 (1/2): 101-128.

[7] 李延, 刘星辉, 庄卫民. 缺镁对龙眼光合产物生产和分配的影响 [J]. *核农学报*, 2001, 15 (3): 157-162.

[8] WU W H, PETERS J, BERKOWITZ G A. Surface charge mediated effects of Mg^{2+} on K^+ flux across the chloroplast envelope are associated with regulation of stromal pH and photosynthesis [J]. *Plant physiology*, 1991, 97 (2): 580-587.

[9] 丁玉川. 水稻镁营养特性及镁钾营养互作效应研究 [D]. 南京: 南京农业大学, 2007: 15-16.

[10] 李晓鸣. 矿质镁对水稻产量及品质影响的研究 [J]. *植物营养与肥料学报*, 2002, 8 (1): 125-126.

[11] 田斌, 胡玉洁, 路雪丽, 等. 镁缺乏和过量胁迫对大麦幼苗生长以及生理生化指标的影响 [J]. *杭州师范大学学报 (自然科学版)*, 2018, 17 (2): 146-152.

[12] 郭义龙. 漳州香蕉园土壤镁素分布状况及施镁效应研究 [J]. *土壤肥料*, 2005 (2): 38-41.

[13] HERMANS C, BOURGIS F, FAUCHER M, et al. Magnesium deficiency in sugar beets alters sugar partitioning and phloem loading in young mature leaves [J]. *Plant*, 2005, 220 (4): 541-549.

[14] 张姍. 镁缓解高温抑制小麦籽粒灌浆的生理机制 [D]. 南京: 南京农业大学, 2017: 5-6.

[15] 韩佳. 缺镁、铁、硼胁迫对柑橘主要砧木生长及营养吸收特性的影响 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2012: 7-8.

[16] YANG G H, YANG L T, JIANG H X, et al. Physiological impacts of magnesium-deficiency in *Citrus* seed lings: Photosynthesis, antioxidant system and carbohydrates [J]. *Trees*, 2012, 26 (4): 1237-1250.

[17] 薛欣欣, 吴小平, 罗雪华, 等. 钾镁胁迫对巴西橡胶树花药苗生理特性及叶绿体超微结构的影响 [J]. *热带作物学报*, 2019, 40 (8): 1507-1514.

[18] 王纪忠, 潘国庆, 周青, 等. 缺镁胁迫对草莓苗生理特性的影响 [J]. *北方园艺*, 2013 (1): 8-10.

[19] 邵志刚. 粮食作物和蔬菜作物缺镁的症状及防治方法 [J]. *安徽农学通报*, 2009, 15 (20): 143-144.

[20] CHEN Z C, PENG W T, LI J, et al. Functional dissection and transport mechanism of magnesium in plants [J]. *Semin Cell Dev Biol*, 2018, 74: 142-152.

[21] 黄毓娟, 黄春应, 肖起通, 等. 不同镁肥对椪柑缺镁的矫治作用 [J]. *中国南方果树*, 2011, 40 (5): 40-42.

[22] 凌丽俐, 彭良志, 曹立, 等. 缺镁对北碚 447 锦橙光合作用特性的影响 [J]. *果树学报*, 2009, 26 (3): 275-280.

[23] CAKMAK I, KIRKBY E A. Role of Magnesium in carbon partitioning and alleviating photooxidative damage [J]. *Physiol Plant*, 2008, 133 (4): 692-704.

[24] KOBAYASHI N I, IWATA N, SAITO T, et al. Application of ^{28}Mg for characterization of Mg uptake in rice seedling under different pH conditions [J]. *Journal of radioanalytical and nuclear chemistry*, 2013, 296 (1): 531-534.

[25] GUO W L, CHEN S N, HUSSAIN N, et al. Magnesium stress signaling in plant: Just a beginning [J]. *Plant signaling and behavior*, 2015, 10 (3): 1-5.

[26] YANG L T, YANG G H, YOU X, et al. Magnesium deficiency-induced changes in organic acid metabolism of *Citrus sinensis* roots and leaves [J]. *Biologia plantarum*, 2013, 57 (3): 481-486.

[27] 李延, 刘星辉. 缺镁胁迫对龙眼叶片衰老的影响 [J]. *应用生态学报*, 2012, 13 (3): 311-314.

[28] HERMANS C, VUYLSTEKE M, COPPENS F, et al. Early transcriptomic changes induced by magnesium deficiency in *Arabidopsis thaliana* reveal the alteration of circadian clock gene expression in roots and the triggering of abscisic acid-responsive genes [J]. *New phytologist*, 2010, 187 (1): 119-131.

[29] GRZEBISZ W. Crop response to magnesium fertilization as affected by nitrogen supply [J]. *Plant and soil*, 2013, 368 (1/2): 23-39.

[30] 杨艳华, 陈国祥, 刘少华, 等. 外源 6-BA 对缺镁胁迫下两优培九幼苗的缓解效应 [J]. *广西植物*, 2003, 23 (4): 347-351.

[31] RIENS B, HELDT H W. Decrease of nitrate reductase activity in spinach leaves during a light-dark transition [J]. *Plant Physiol*, 1992, 98 (2): 573-577.

[32] APEL K, HIRT H. Reactive oxygen species: Metabolism, oxidative stress,

- and signal transduction[J]. Annual review of plant biology, 2004, 55: 373-399.
- [33] TEWARI R K, KUMAR P, TEWARI N, et al. Macronutrient deficiencies and differential antioxidant responses-influence on the activity and expression of superoxide dismutase in maize [J]. Plant science, 2004, 166 (3): 687-694.
- [34] TEWARI R K, KUMAR P, SHARMA P N. Magnesium deficiency induced oxidative stress and antioxidant responses in mulberry plants [J]. Scientia horticulture, 2006, 108 (1): 7-14.
- [35] 杨广东, 朱祝军. 不同光照条件下缺镁对黄瓜生长及活性氧清除系统的影响[J]. 园艺学报, 2001, 28 (5): 430-434.
- [36] 肖常沛, 杨竹青. 镁对黄瓜与小白菜生长、养分吸收及某些酶活性的影响[J]. 华南师范大学学报(自然科学版), 2001 (4): 68-72.
- [37] ANZA M, RIGA P, GARBISU C. Time course of antioxidant responses of *Capsicum annuum* subjected to a progressive magnesium deficiency [J]. Annals of applied biology, 2005, 146 (1): 123-134.
- [38] 朱帅, 吴帼秀, 蔡欢, 等. 低镁胁迫对低温下黄瓜幼苗光合特性和抗氧化系统的影响[J]. 应用生态学报, 2015, 26 (5): 1351-1358.
- [39] 姚嘉宜, 刘利英, 宋土生. 镁在基因组稳定中的作用[J]. 国外医学(医学地理分册), 2003, 24 (3): 115-118.
- [40] 李延, 刘星辉, 庄卫民. 缺镁对龙眼光合作用的影响[J]. 园艺学报, 2001, 28 (2): 101-106.
- [41] 刘爱荣, 张远兵, 张雪平, 等. 铅污染对高羊茅生长、无机离子分布和铅积累量的影响[J]. 核农学报, 2009, 23 (1): 128-133, 144.
- [42] 杨春武, 李长有, 张美丽, 等. 盐、碱胁迫下小麦体内的 pH 及离子平衡[J]. 应用生态学报, 2008, 19 (5): 1000-1005.
- [43] 熊英杰, 陈少凤, 李恩香, 等. 植物缺镁研究进展及展望[J]. 安徽农业科学, 2010, 38 (15): 7754-7757.
- [44] 邵岩, 雷永和, 晋艳. 烤烟水培镍临界值研究[J]. 中国烟草学报, 1995, 2 (4): 52-56.
- [45] GRANSEE A, FÜHRHS H. Magnesium mobility in soils as a challenge for soil and plant analysis, magnesium fertilization and root uptake under adverse growth conditions [J]. Plant and soil, 2013, 368 (1/2): 5-21.
- [46] CHEN Z C, MA J F. Magnesium transporters and their role in Al tolerance in plants [J]. Plant and soil, 2013, 368 (1/2): 51-56.
- [47] HERMANS C, CHEN J G, COPPENS F, et al. Low magnesium status in plants enhances tolerance to cadmium exposure [J]. New phytologist, 2011, 192 (2): 428-436.
- [48] YANG J L, YOU J F, LI Y Y, et al. Magnesium enhances aluminum-induced citrate secretion in rice bean roots (*Vigna umbellata*) by restoring plasma membrane H⁺-ATPase activity [J]. Plant and cell physiology, 2007, 48 (1): 66-73.
- [49] SILVA I R, SMYTH T J, ISRAEL D W, et al. Magnesium is more efficient than calcium in alleviating aluminum rhizotoxicity in soybean and its ameliorative effect is not explained by the Gouy-Chapman-Stern model [J]. Plant and cell physiology, 2001, 42 (5): 538-545.
- [50] LUO X S, LI L Z, ZHOU D M. Effect of cations on copper toxicity to wheat root: Implications for the biotic ligand model [J]. Chemosphere, 2008, 73 (3): 401-406.
- [51] LOCK K, CRIEL P, DE SCHAMPELAERE K A C, et al. Influence of calcium, magnesium, sodium, potassium and pH on copper toxicity to barley (*Hordeum vulgare*) [J]. Ecotoxicology and environmental safety, 2007, 68 (2): 299-304.
- [52] JUANG K W, LEE Y I, LAI H Y, et al. Influence of magnesium on copper phytotoxicity to and accumulation and translocation in grapevines [J]. Ecotoxicology and environmental safety, 2014, 104: 36-42.
- [53] KOPITTKER P M, KINRAIDE T B, WANG P, et al. Alleviation of Cu and Pb rhizotoxicities in cowpea (*Vigna unguiculata*) as related to ion activities at root-cell plasma membrane surface [J]. Environmental science and technology, 2011, 45 (11): 4966-4973.
- [54] KASHEM A, KAWAI S. Alleviation of cadmium phytotoxicity by magnesium in Japanese mustard spinach [J]. Soil science and plant nutrition, 2007, 53 (3): 246-251.
- [55] KUMAR T R, KUMAR P, TEWARI N, et al. Macronutrient deficiencies and differential antioxidant responses-influence on the activity and expression of superoxide dismutase in maize [J]. Plant science, 2004, 166 (3): 687-694.
- [56] 韩艳婷, 杨国顺, 石雪晖, 等. 不同镁营养水平对红地球葡萄叶绿体结构及光合响应的影响[J]. 果树学报, 2011, 28 (4): 603-609.
- [57] 黄镜浩, 蔡子坚, 谢钟琛, 等. 硼、镁缺乏诱发柑橘叶片维管组织变化差异研究叶片维管组织变化差异研究[J]. 园艺学报, 2012, 39 (10): 1869-1875.

(上接第 22 页)

- [26] 耿智广, 宋亚丽, 林子君, 等. 地膜残留量对玉米和胡麻生长发育的影响[J]. 甘肃农业科技, 2019 (1): 48-51.
- [27] 李元桥, 何文清, 严昌荣, 等. 残留地膜对棉花和玉米苗期根系形态和生理特性的影响[J]. 农业资源与环境学报, 2017, 34 (2): 108-114.
- [28] 严昌荣, 何文清, 刘爽, 等. 中国地膜覆盖及残留污染防控 [M]. 北京: 科学出版社, 2015: 13-28.
- [29] 许咏梅, 房世杰, 马晓鹏, 等. 农用地膜污染防治战略研究 [J]. 中国工程科学, 2018, 20 (5): 96-102.
- [30] 2017 年我国农用地膜覆盖面积使用量情况分析 新疆位居第一 [EB/OL]. (2019-08-08) [2019-09-18]. <http://data.chinabaogao.com/non-glimmuyu/2019/OX4391232019.html>.
- [31] 汪军, 杨杉, 陈刚才, 等. 我国设施农业农膜使用的环境问题刍议 [J]. 土壤, 2016, 48 (5): 863-867.
- [32] 严昌荣, 何文清, 薛颖昊, 等. 生物降解地膜应用与地膜残留污染防控 [J]. 生物工程学报, 2016, 32 (6): 748-760.
- [33] 郭战玲, 张薪, 寇长林, 等. 河南省典型覆膜作物地膜残留状况及其影响因素研究 [J]. 河南农业科学, 2016, 45 (12): 58-61, 71.
- [34] 徐钰, 江丽华, 石璟, 等. 山东省典型覆膜作物地膜残留情况解析 [J]. 山东农业科学, 2018, 50 (8): 91-95, 99.
- [35] 张丹, 胡万里, 刘宏斌, 等. 华北地区地膜残留及典型覆膜作物残膜系数 [J]. 农业工程学报, 2016, 32 (3): 1-5.
- [36] 赵岩, 陈学庚, 温浩军, 等. 农田残膜污染治理技术研究现状与展望 [J]. 农业机械学报, 2017, 48 (6): 1-14.
- [37] 丁建明, 孙林. 我国废旧聚乙烯农用地膜回收研究进展 [J]. 甘肃科技, 2016, 32 (22): 71-73.
- [38] 薛文瑾, 王春耀, 朱振中, 等. 卷膜式棉花苗期残膜回收机的设计 [J]. 农业机械学报, 2005, 36 (3): 148-149, 147.
- [39] 张建伟. 农用地膜回收机械的现状与思考 [J]. 山东农机, 2005 (1): 10-11.
- [40] 袁海涛, 于谦林, 王丽红, 等. 可降解地膜降解性能及对棉花生长的影响 [J]. 华北农学报, 2017, 32 (S1): 347-352.
- [41] 袁海涛, 于谦林, 贾德新, 等. 氧化-生物双降解地膜降解性能及其对棉花生长的影响 [J]. 棉花学报, 2016, 28 (6): 602-608.
- [42] 李荣, 侯贤清. 农业环保型材料覆盖技术研究进展 [J]. 核农学报, 2016, 30 (11): 2282-2287.
- [43] 韩冬梅, 虎胆·吐马尔白, 王振华. 北疆滴灌条件下生物降解膜的降解性能、棉田土壤水热及效益分析 [J]. 新疆农业大学学报, 2017, 40 (6): 434-441.
- [44] 刘芳, 王积军, 张哲. 氧化-生物双降解地膜在花生主产区的应用示范效果 [J]. 中国农技推广, 2018, 34 (7): 18-25.
- [45] 申丽霞, 王璞, 张丽丽. 可降解地膜的降解性能及对土壤温度、水分和玉米生长的影响 [J]. 农业工程学报, 2012, 28 (4): 111-116.
- [46] 刘蕊, 孙仕军, 张旺旺, 等. 氧化生物双降解地膜覆盖对玉米田间水热及产量的影响 [J]. 灌溉排水学报, 2017, 36 (12): 25-30.
- [47] 王斌, 万艳芳, 王金鑫, 等. PBAT 型全生物降解地膜对南疆棉花和玉米产量及土壤理化性质的影响 [J]. 农业环境科学学报, 2019, 38 (1): 148-156.
- [48] 龚双凤, 杨涛, 陈宝燕, 等. 地膜降解与土壤温度和含水量的关系及其对棉花产量的影响 [J]. 西北农业学报, 2015, 24 (4): 62-68.
- [49] 邹强, 王振华, 郑旭荣, 等. PBAT 生物降解膜覆盖对绿洲滴灌棉花土壤水热及产量的影响 [J]. 农业工程学报, 2017, 33 (16): 135-143.
- [50] 张妮, 李琦, 侯振安, 等. 聚乳酸生物降解地膜对土壤温度及棉花产量的影响 [J]. 农业资源与环境学报, 2016, 33 (2): 114-119.