

陈阳春, 张本厚, 贾明良, 等. 盐胁迫对半夏组培苗生长及生理指标的影响[J]. 江苏农业科学, 2014, 42(12): 62–66.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2014.12.018

盐胁迫对半夏组培苗生长及生理指标的影响

陈阳春^{1,2,3}, 张本厚³, 贾明良¹, 陈集双¹

(1. 南京工业大学生物资源工程研究所, 江苏南京 210009; 2. 盐城工学院, 江苏盐城 224005;

3. 南京工业大学大丰海洋产业研究院, 江苏大丰 224145)

摘要:采用组织培养方法, 在培养基中添加 NaCl 提供盐环境, 分别用盐浓度 0、0.2%、0.4%、0.6%、0.8%、1.0% 处理 3 种半夏, 处理后 60 d 测定各指标。结果表明, 随着盐浓度升高, 3 种半夏组培苗生长情况总体表现为速度缓慢、增殖系数下降、生物量减少; 细胞内有机渗透物质总体表现为可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸、丙二醛含量升高; 总生物碱表现为先下降再升高; SOD 酶活性呈上升趋势; 确定 NaCl 浓度为 0.8% 为半夏组培苗盐胁迫的临界浓度; 低盐浓度 (0.2%) 不影响半夏组培苗生长, 半夏属于轻度耐盐植物; 半夏耐盐性筛选的直接指标为生长状态、增殖系数、生物量、干物率, 间接指标为可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸、丙二醛、超氧化物歧化酶活性; 高盐浓度 (0.8%、1.0%) 胁迫下, 生物碱可作为半夏的耐盐性筛选指标; 耐盐性大小顺序为柳叶型半夏 > 多倍体桃叶型半夏 > 野生桃叶型半夏。

关键词:三叶半夏; 盐胁迫; 临界浓度; 耐盐指标; 组培苗; 生长参数; 生理指标

中图分类号: S567.23*9.01

文献标志码: A

文章编号: 1002-1302(2014)12-0062-05

土壤盐渍化是全球性问题, 它妨碍作物生长, 限制作物高产潜力的发挥^[1]。中国盐碱土地面积占可利用土地面积的 4.88%^[2]。充分利用光资源是农业生产的重要问题, 筛选一些耐盐作物是解决这一问题的的重要途径。三叶半夏 [*Pinellia ternata* (Thunb.) Breit.] 为天南星科半夏属植物, 是中国最常用的传统药材之一。由于环境胁迫和耕地资源减少, 半夏资源蕴藏量和产量都在大幅下降^[3], 从植物资源角度, 筛选培育耐盐新品种是开发利用盐渍化土地的有效措施之一^[4]。近年来, 国内外在植物耐盐性研究领域开展了大量工作, 对多种作物种质资源进行了耐盐性筛选^[5-6], 并研究了植物耐盐性的生理机制^[7-9]和遗传规律^[10-11], 取得了一定进展; 但有关半夏盐胁迫的研究尚未见报道。本研究论述了加倍体半夏与普通半夏在盐胁迫下的生理响应, 确定耐盐性半夏筛选的临界浓度及其耐盐指标, 旨在为进一步筛选耐盐半夏品种以及在盐渍地引种半夏提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

半夏外植体: 笔者所在实验室诱变育种得到的加倍体桃叶型三叶半夏 (T_2^+)、普通桃叶型三叶半夏 (T_2)、普通柳叶型三叶半夏 (L_2)。取半夏叶柄在固体培养基中培养 10 d, 取长势较好的三叶半夏丛生芽, 在无菌超净台上切去叶片和较长的叶柄, 将大小为 0.5~0.8 cm³ 的组织块作为外植体。

1.2 方法

将半夏外植体接种到含有不同盐浓度的固体培养基中进行

行诱导, 每瓶接 5 个外植体。在固体培养基中添加 NaCl 以提供盐环境, 设定的盐浓度分别为 0、0.2%、0.4%、0.6%、0.8%、1.0%, 其中 NaCl 浓度为 0 的处理作为对照。接种后将组培瓶置于温度 (25 ± 2) °C、光照 2000~3000 Lx、光照周期 14 h/d 的条件下培养, 60 d 后随机抽取, 测定生理指标。

不同植物的耐盐机理不尽相同, 适应的盐临界点也大相径庭^[12]。本研究采用多指标的综合评价方法, 包括直接鉴定、间接鉴定。直接鉴定是对植物在逆境条件下所受的直接伤害程度进行的耐盐性评价, 主要指标有生物量、干物率、增殖系数以及外观形态。间接鉴定是对植物进行快速、准确的耐盐性评价方法, 是用生理生化分析手段研究作物在盐逆境条件下生理代谢过程中的物质变化而进行的耐盐性评价, 主要有可溶性糖、可溶性蛋白^[13]、总生物碱^[14]、游离脯氨酸、丙二醛^[15]、超氧化物歧化酶 (SOD) 活性^[16]等生理生化指标。

供试品种每个生长与生理指标的相对值 (RV) 计算方法为 $RV = (X_s/X_c) \times 100\%$ 。其中 X_s 为所测指标在盐胁迫下每次重复的平均值, X_c 是所测指标在对照条件下的平均值。

2 结果与分析

2.1 盐胁迫对半夏组培苗生长参数的影响

2.1.1 盐胁迫对半夏组培苗生长状态的影响 由表 1 可知, 随着盐浓度升高, 半夏组培苗生长受到抑制。 L_2 的生长状态优于 T_2 、 T_2^+ , T_2^+ 的生长状态优于 T_2 。在盐浓度为 0.2% 时, 组培苗的生长状态与对照没有太大区别; 随着盐浓度升高, 半夏生长状态越来越差; 当盐浓度为 0.8%、1.0% 时, 3 种半夏组培苗生长受到严重抑制, 但不会造成死亡 (图 1)。

2.1.2 盐胁迫对半夏组培苗增殖状况的影响 随着盐浓度升高, 半夏组培苗的增殖系数呈下降趋势, 下降幅度从高到低依次为 $L_2 > T_2^+ > T_2$ 。盐浓度 0.2% 下的半夏组培苗增殖系数与对照无显著差异; 当盐浓度超过 0.2% 时, 半夏组培苗增殖系数显著下降; 盐浓度为 0.8%~1.0% 时半夏组培苗增殖系

收稿日期: 2014-01-21

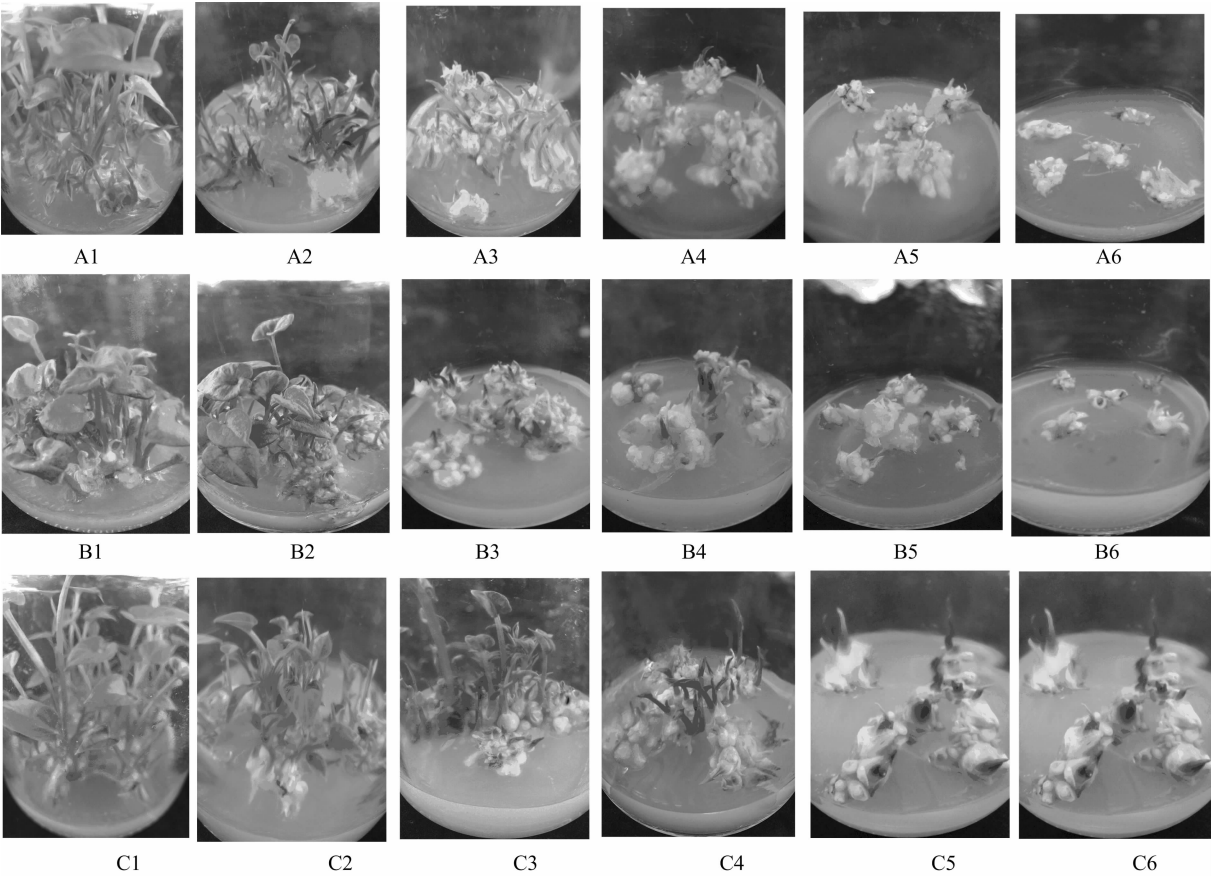
基金项目: 江苏省高层次创新创业人才引进计划 (编号: 51207204)。

作者简介: 陈阳春 (1989—), 女, 江苏盐城人, 硕士, 主要从事中草药组培及其生理特性研究。E-mail: chenyangchun2011@163.com。

通信作者: 陈集双, 博士, 教授, 主要从事植物病毒研究和植物生物反应器开发。E-mail: biochenjs@njut.edu.cn。

表 1 盐胁迫对半夏组培苗生长状态的影响

盐浓度 (%)	半夏组培苗生长状态		
	T ₂	T ₂ ⁺	L ₂
0	大部分叶片展开, 部分处于叶片生长期, 株系丰富	叶片完全展开, 株系丰富, 叶柄粗壮, 植株较矮	叶片完全展开, 株系充满组培瓶, 比 T ₂ 、T ₂ ⁺ 生长旺盛
0.2	一半叶片展开, 部分处于叶片生长期	大部分叶片展开, 部分处于叶片生长期	大部分叶片展开, 小部分处于叶片生长期
0.4	大部分处于叶柄伸长期, 小部分在丛生芽形成期	大部分处于叶片生长期, 小部分处于叶柄伸长期	部分叶片展开, 部分处于叶片生长期
0.6	大部分处于丛生芽形成期, 愈伤组织变大, 呈黄绿色	大部分处于叶柄伸长期, 愈伤组织变大, 呈黄绿色	有几张叶片将要展开, 大部分处于叶柄伸长期
0.8	小部分丛生芽存活, 愈伤组织呈黄白色	大部分丛生芽枯萎, 愈伤组织稍微变大, 呈黄白色	部分丛生芽存活, 愈伤组织呈黄色或绿色
1.0	无丛生芽存活, 底部呈白色疏松组织	丛生芽几乎枯萎, 愈伤组织几乎不增大, 呈白色	小部分丛生芽存活, 底部呈黄白色疏松组织



A1 至 A6 为 T₂ 处理; B1 至 B6 为 T₂⁺ 处理; C1 至 C6 为 L₂ 处理
图 1 盐胁迫生长 20 d 下各处理半夏组培苗的生长状态

数达到最小值(图 2)。

2.1.3 盐胁迫对半夏组培苗生物量的影响 随着盐浓度升高,半夏组培苗生物量呈先缓慢上升再下降的趋势。T₂ 变化幅度与 T₂⁺ 相似,均高于 L₂。在盐浓度为 0.2% 时 3 种半夏组培苗的生物量最高,并与其他处理有显著差异;盐浓度为 0.4%~0.6% 时,半夏组培苗生物量缓慢下降,3 种半夏的下降趋势类似;当盐浓度为 0.8%~1.0% 时半夏组培苗生物量达到最低值,并趋于稳定(图 3)。

2.1.4 盐胁迫对半夏组培苗干物率的影响 随着盐浓度升高,半夏组培苗干物率呈上升趋势。在盐浓度 0.2% 时 T₂ 的干物率最高,与 T₂⁺、L₂ 存在显著性差异;盐浓度为 0.4%、

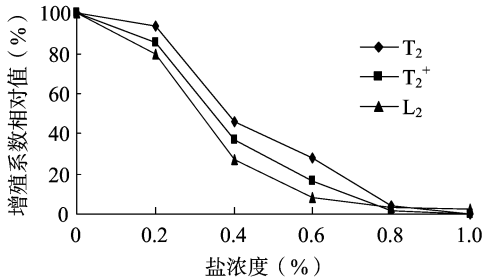


图 2 盐胁迫对半夏组培苗增殖系数相对值的影响
0.6% 时,3 种半夏组培苗干物率间无显著差异;当盐浓度为 0.8%~1.0% 时,3 种半夏组培苗干物率达到最大值(图 4)。

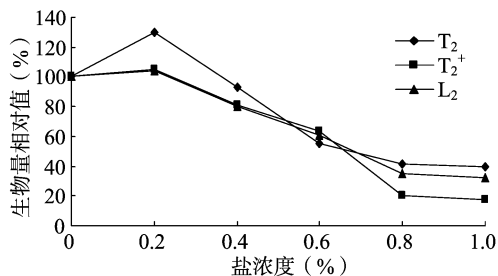


图3 盐胁迫对半夏组培苗生物量相对值的影响

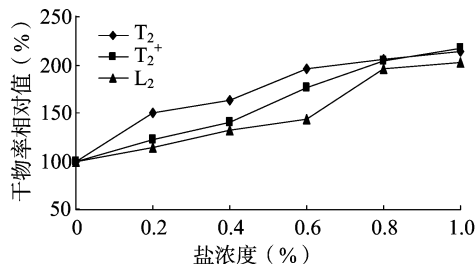


图4 盐胁迫对半夏组培苗干物率相对值的影响

2.2 盐胁迫对半夏组培苗生理指标的影响

2.2.1 盐胁迫对半夏组培苗细胞内有机渗透调节物质的影响

2.2.1.1 可溶性糖含量 随着盐浓度升高,半夏组培苗可溶性糖含量呈上升趋势,上升幅度从大到小依次为 $L_2 > T_2^+ > T_2$ 。当盐浓度超过 0.2% 时,3 种半夏的可溶性糖含量与对照存在显著差异。对于 T_2 处理,在盐浓度为 0.4%、0.6% 时,可溶性糖含量无显著差异,但是与其他处理有显著差异;盐浓度为 0.8% ~ 1.0% 时,可溶性糖含量达到最大值。对于 T_2^+ 、 L_2 处理,随着盐浓度升高,可溶性糖含量显著增加,到盐浓度为 0.8% ~ 1.0% 时达到最大值(图 5)。

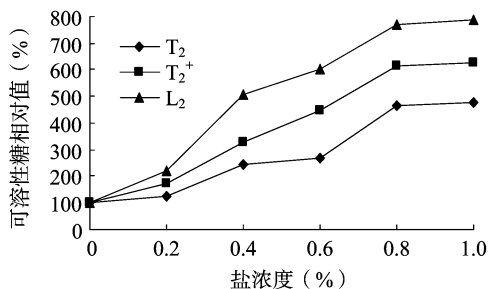


图5 盐胁迫对半夏组培苗可溶性糖相对值的影响

2.2.1.2 可溶性蛋白含量 随着盐浓度升高,半夏组培苗可溶性蛋白含量呈上升趋势。盐浓度超过 0.6% 时, T_2 可溶性蛋白含量的升高幅度低于 T_2^+ 。盐胁迫下 T_2 的可溶性蛋白含量与对照存在显著差异;盐浓度为 0.8% 时达到最大值。盐浓度超过 0.2% 时, T_2^+ 的可溶性蛋白含量与对照存在显著差异,且随着盐浓度升高,可溶性蛋白含量呈显著升高趋势。对于 L_2 处理,盐浓度超过 0.2% 时的可溶性蛋白含量与对照存在显著差异;盐浓度 0.4%、0.6% 时无显著差异,但是与其他处理有显著差异;盐浓度为 0.8% 时达到最大值(图 6)。

2.2.1.3 脯氨酸含量 随着盐浓度升高,脯氨酸含量呈上升趋势,上升幅度大小依次为 $L_2 > T_2^+ > T_2$ 。在盐胁迫下,3 种半夏的脯氨酸含量与对照有显著差异。盐浓度 0.2%、0.4%、0.6% 下的脯氨酸含量无显著差异,但不同材料处理间

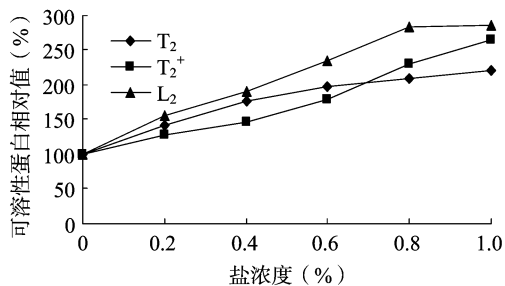


图6 盐胁迫对半夏组培苗可溶性蛋白含量相对值的影响

有显著差异。盐浓度 0.8% ~ 1.0% 时脯氨酸含量达到最大值(图 7)。

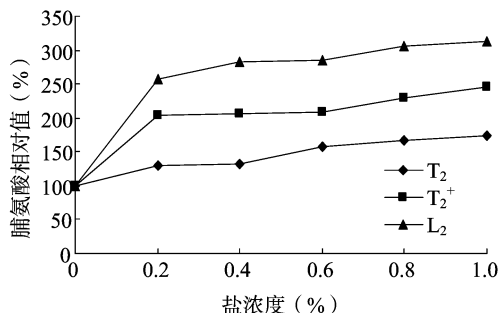


图7 盐胁迫对半夏组培苗脯氨酸含量相对值的影响

2.2.2 盐胁迫对半夏组培苗丙二醛含量的影响 随着盐浓度升高,半夏组培苗丙二醛含量呈先升高、后减小、再升高趋势。盐胁迫下半夏组培苗丙二醛含量与对照存在显著差异。盐浓度 0.2%、0.4%、0.6% 下的丙二醛含量没有显著差异,但不同处理间有显著差异。盐浓度 0.8% ~ 1.0% 时丙二醛含量达到最大值(图 8)。

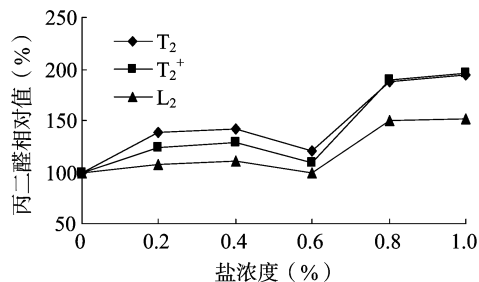


图8 盐胁迫对半夏组培苗丙二醛含量相对值的影响

2.2.3 盐胁迫对半夏组培苗总生物碱含量的影响 随着盐浓度升高,半夏组培苗总生物碱含量总体上呈先减少、后增加趋势。对 T_2 处理而言,盐浓度为 0.2%、1.0% 时总生物碱含量与对照无显著差异,其他盐胁迫浓度下与对照有显著差异;盐浓度 0.6% 时总生物碱含量最低。对 T_2^+ 处理而言,盐浓度为 0.2% 时总生物碱含量与对照无显著差异,其他盐胁迫浓度下与对照有显著差异;盐浓度为 0.4% 时总生物碱含量最低。对 L_2 处理而言,盐胁迫下总生物碱含量与对照有显著差异,盐浓度为 0.6% 时总生物碱含量最低(图 9)。

2.2.4 盐胁迫对半夏组培苗抗氧化酶系统的影响 随着盐浓度升高,半夏组培苗 SOD 活性呈升高趋势,升高幅度大小依次为 $L_2 > T_2^+ > T_2$ 。盐胁迫下 3 种半夏 SOD 活性与对照有显著差异。对 T_2 处理而言,各盐胁迫浓度下 SOD 活性没有

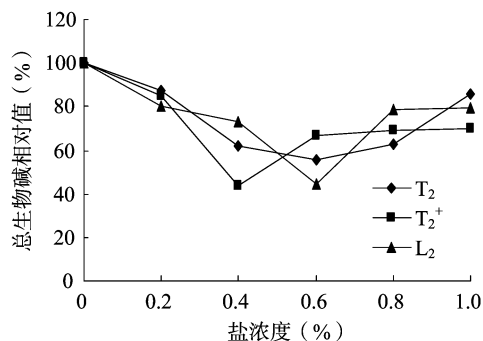


图9 盐胁迫对半夏组培苗总生物碱含量相对值的影响

显著差异。对 T_2^+ 处理而言,盐浓度 0.2% 时的 SOD 活性与其他盐浓度处理有显著差异;盐浓度 0.4%、0.6% 下的 SOD 活性没有显著差异,但与其他盐胁迫处理有显著差异;盐浓度 0.8% ~ 1.0% 时 SOD 活性达到最大值。对 L_2 处理而言,各盐浓度组之间有显著性差异,盐浓度 1.0% 时 SOD 活性达到最大值(图 10)。

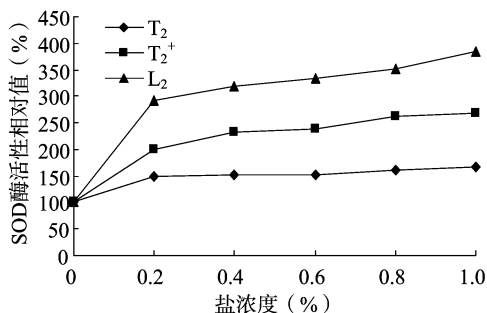


图10 盐胁迫对半夏组培苗SOD活性相对值的影响

3 结论与讨论

3.1 盐胁迫对半夏组培苗生长参数的影响

从盐胁迫对半夏苗生长参数、增殖系数的影响可知,低浓度(小于 0.2%)盐胁迫对半夏组培苗的生长状态无影响,且会使半夏组培苗的生物量、干物率增加,证明半夏幼苗生长需要一定浓度的 Na^+ 、 Cl^- ,这与韩志平等的研究结果^[17]一致。本研究表明,随着盐浓度升高,半夏生长受到抑制,增殖系数、生物量大幅下降,这与刘国花的研究结论^[18]一致,这是由于在盐胁迫下,一些低浓度的营养元素供应不足。培养基中盐离子浓度升高,会使培养基水势降低,导致植株细胞失水,使干物率上升^[19]。干物率变化较大的植株保水能力弱,耐盐性也较弱;反之,干物率变化较小的植株保水能力强,耐盐性也较强^[20]。随着盐浓度升高,半夏干物率呈上升趋势。这 4 项参数可作为半夏耐盐指标,耐盐性能大小顺序为 $L_2 > T_2^+ > T_2$ 。

3.2 盐胁迫对半夏组培苗生理指标的影响

3.2.1 细胞内有机渗透物质与耐盐性 可溶性糖是很多非盐生植物的主要渗透调节剂^[21],也是合成碳架和能量的来源^[22]。本研究中半夏组培苗可溶性糖含量随着盐胁迫强度增大而显著增加,这与刘爱荣等在盐芥上的研究结果^[23]一致。植物细胞中蛋白质的合成代谢增强,合成更多蛋白质,参与渗透调节,使植物适应盐胁迫环境,研究表明,植物在盐胁迫下有新的蛋白合成^[24-26]。本研究中盐胁迫下半夏总蛋白含量呈上升趋势,可认为是半夏适应盐环境的一种自我保护

机制,这与高吉寅等^[27]、田晓艳等^[28]的研究结果一致。植物脯氨酸含量是抗逆研究的常用指标。目前对脯氨酸积累的生理生态意义还未达成一致的看法。目前把脯氨酸积累的作用大致归结为以下几个方面:一是可作为细胞的有效渗透调节物质^[21,25,29-35];二是保护酶和膜的结构^[21];三是作为能源和呼吸底物,参与叶绿素的合成等^[36]。本研究中盐胁迫下半夏脯氨酸含量呈上升趋势,可认为是体现上述 3 种意义。从盐胁迫对细胞内有机渗透物质的影响可知,低盐浓度(0.2%)对半夏无影响;中盐浓度(0.4%、0.6%)、高盐浓度(0.8%、1.0%)胁迫对半夏有显著影响,可作为半夏的耐盐指标。本研究中 3 种半夏在盐胁迫下细胞内有机渗透物质含量变化不一致,说明对盐胁迫的忍耐程度也不同,耐盐性能大小顺序为 $L_2 > T_2^+ > T_2$ 。

3.2.2 丙二醛与耐盐性 植物在逆境下往往发生膜脂过氧化作用,破坏膜的结构,积累许多有害的过氧化物^[37]。丙二醛(MDA)是膜脂氧化的主要产物之一,其含量可代表膜损伤的严重程度^[38]。本研究表明,在盐胁迫下,MDA 含量随着盐浓度升高而增加,这与陶晶等^[39]、张亚冰等^[40]的研究结果一致。盐胁迫下不同品种半夏的 MDA 含量变化不一致,说明其膜脂过氧化程度不同,造成的伤害程度不同,对盐胁迫的忍耐程度也不同。本研究中盐胁迫下 MDA 含量大小顺序为 $T_2 > T_2^+ > L_2$,可见耐盐性能大小顺序为 $L_2 > T_2^+ > T_2$ 。

3.2.3 总生物碱与耐盐性 在半夏化学成分中,生物碱具有明显的生物活性,是半夏药理作用的主要有效成分。药材中生物碱含量是评价药材质量的重要指标之一^[14]。但是目前关于盐胁迫对植物总生物碱影响的报道极少,王景艳认为,盐胁迫可以提高长春花幼苗的生物碱产量^[41]。逆境可以增加植物生物碱的积累,原因可能是在逆境条件下,植物体内的自由氨基酸含量升高,从而为生物碱的合成提供原料。本研究表明,在中低浓度盐胁迫下,半夏生物碱含量降低,说明中低浓度盐胁迫影响半夏品质;在高盐浓度下,半夏生物碱含量逐渐增加,说明高浓度盐胁迫可以促进生物碱产量提升。

3.2.4 抗氧化酶活性与耐盐性 植物细胞内抗氧化酶可以在一定程度上抵御各种环境因子造成的氧化胁迫。其中 SOD 是保护植物细胞免受自由基伤害的第一道防线^[42],它普遍存在于植物中。SOD 主要调控 O_2^- 和 H_2O_2 的含量,从而避免形成对植物更具危害性的 OH^- ^[43]。本研究中,盐胁迫下半夏 SOD 活性呈上升趋势。盐胁迫促进 SOD 活性升高的报道也见于一些其他植株中,如盐胁迫促进了水稻 SOD 活性的提高^[44];盐胁迫提高耐盐植株的 SOD 活性^[45],且不同品种间存在差异,耐盐植物 SOD 活性上升更高;Neto 等发现,盐胁迫导致耐盐植株叶中的 SOD 活性上升大于敏感株^[46]。本研究中,盐胁迫下半夏 SOD 活性上升幅度大小顺序为 $L_2 > T_2^+ > T_2$,可见耐盐性能大小顺序为 $L_2 > T_2^+ > T_2$ 。

参考文献:

- [1] Ludlow M M, Muchow R C. A critical evaluation of traits for improving crop yields in water-limited environments [J]. *Advances in Agronomy*, 1990, 43: 107-153.
- [2] 杨劲松. 中国盐渍土研究的发展历程与展望 [J]. *土壤学报*, 2008, 45(5): 837-845.

- [3] 李 婷, 李 敏, 贾君君, 等. 全国半夏资源及生产现状调查[J]. 现代中药研究与实践, 2009, 23(2): 11–13.
- [4] 郭 蓓, 邱丽娟, 邵桂花, 等. 大豆耐盐基因的 PCR 标记[J]. 中国农业科学, 2000, 33(1): 13–19.
- [5] 陈志德, 仲维功, 杨 杰, 等. 水稻新种质资源的耐盐性鉴定评价[J]. 植物遗传资源学报, 2004, 5(4): 351–355.
- [6] 马雅琴, 翁跃进. 引进春小麦种质耐盐性的鉴定评价[J]. 作物学报, 2005, 31(1): 58–64.
- [7] 屈娅娜, 於丙军. 氯离子通道抑制剂对盐胁迫下野生和栽培大豆幼苗离子含量等生理指标的影响[J]. 南京农业大学学报, 2008, 31(2): 17–21.
- [8] Munns R. Comparative physiology of salt and water stress[J]. Plant, Cell & Environment, 2002, 25(2): 239–250.
- [9] 杨洪兵, 陈 敏, 王宝山, 等. 小麦幼苗拒 Na^+ 部位的拒 Na^+ 机理[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2002, 28(3): 181–186.
- [10] 邵桂花, 闫淑荣, 常汝镇, 等. 大豆耐盐性遗传的研究[J]. 作物学报, 1994, 20(6): 721–726.
- [11] 周红菊, 穆俊祥, 赵胜杰, 等. 水稻高世代回交导入系耐盐性的遗传研究[J]. 分子植物育种, 2005, 3(5): 716–720.
- [12] 赵可夫, 范 海. 盐胁迫下真盐生植物与泌盐植物的渗透调节物质及其贡献的比较研究[J]. 应用与环境生物学报, 2000, 6(2): 99–105.
- [13] 郝再彬, 苍 晶, 徐 仲. 植物生理实验技术[M]. 哈尔滨: 哈尔滨出版社, 2002: 86–90.
- [14] 于 超, 张 明, 王 宇, 等. 紫外分光光度法测定不同产地半夏中总生物碱的含量[J]. 时珍国医国药, 2002, 13(2): 73–75.
- [15] 陈建勋, 王晓峰. 植物生理学实验指导[M]. 2 版. 广州: 华南理工大学出版社, 2006: 66–67.
- [16] 张秋芳. 盐胁迫对盐生植物叶片 SOD 及光合特性的效应[D]. 山东: 山东师范大学, 2002.
- [17] 韩志平, 郭世荣, 冯吉庆, 等. 盐胁迫对西瓜幼苗生长、叶片光合色素和脯氨酸含量的影响[J]. 南京农业大学学报, 2008, 31(2): 32–36.
- [18] 刘国花. 植物抗盐机理研究进展[J]. 安徽农业科学, 2006, 34(23): 6111–6112.
- [19] 赵可夫, 范 海. 盐生植物及其对盐渍生境的适应研究[M]. 北京: 科学出版社, 2005: 210.
- [20] 王雪青, 张俊文, 魏建华, 等. 盐胁迫下野大麦耐盐生理机制初探[J]. 华北农学报, 2007, 22(1): 17–21.
- [21] 赵可夫, 李 军. 盐浓度对 3 种单子叶盐生植物渗透调节剂及其在渗透调节中贡献的影响[J]. 植物学报, 1999, 41(12): 1287–1292.
- [22] 肖 强, 郑海雷, 陈 瑶, 等. 盐度对互花米草生长及脯氨酸、可溶性糖和蛋白质含量的影响[J]. 生态学杂志, 2005, 24(4): 373–376.
- [23] 刘爱荣, 赵可夫. 盐胁迫下盐芥渗透调节物质的积累及其渗透调节作用[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2005, 31(4): 389–395.
- [24] Bellinger Y, Bensaoud A, Larher F. Physiological significance of proline accumulation, a trait of use to breeding for stress tolerance [C]//Physiology Breeding of Winter Cereals for Stressed Mediterranean Environments, 1991: 55.
- [25] Delauney A J, Verma D. Proline biosynthesis and osmoregulation in plants[J]. The Plant Journal, 1993, 4(2): 215–223.
- [26] Gzik A. Accumulation of proline and pattern of α -amino acids in sugar beet plants in response to osmotic, water and salt stress[J]. Environmental and Experimental Botany, 1996, 36(1): 29–38.
- [27] 高吉寅, 关建平, 王明珍, 等. 小麦幼苗盐胁迫蛋白研究[J]. 作物品种资源, 1994(1): 25–27.
- [28] 田晓艳, 刘延吉, 郭迎春. 盐胁迫对 NHC 牧草 Na^+ 、 K^+ 、Pro、可溶性糖及可溶性蛋白的影响[J]. 草业科学, 2008, 25(10): 34–38.
- [29] Stewart C R, Lee J A. The role of proline accumulation in halophytes [J]. Planta, 1974, 120(3): 279–289.
- [30] 赵可夫. 盐分过多对植物的伤害作用和伤害机理[J]. 曲阜师范学院学报, 1984(植物抗盐生理专刊): 30–32.
- [31] 赵可夫, 李法曾. 中国盐生植物[M]. 北京: 科学出版社, 1999: 173–177.
- [32] 张云起, 刘世琦, 杨凤娟, 等. 耐盐西瓜砧木筛选及其耐盐机理的研究[J]. 西北农业学报, 2003, 12(4): 105–108.
- [33] Sawahel W A, Hassan A H. Generation of transgenic wheat plants producing high levels of the osmoprotectant proline[J]. Biotechnology Letters, 2002, 24(9): 721–725.
- [34] Demir Y, Kocaalişkan I. Effect of NaCl and proline on bean seedlings cultured *in vitro* [J]. Biologia Plantarum, 2002, 45(4): 597–599.
- [35] Demiral T, Türkan İ. Comparative lipid peroxidation, antioxidant defense systems and proline content in roots of two rice cultivars differing in salt tolerance [J]. Environmental and Experimental Botany, 2005, 53(3): 247–257.
- [36] 汤章城. 逆境条件下植物脯氨酸的累积及其可能的意义[J]. 植物生理学通讯, 1984(1): 15–21.
- [37] 张亚冰, 刘崇怀, 潘 兴, 等. 盐胁迫下不同耐盐性葡萄砧木丙二醛和脯氨酸含量的变化[J]. 河南农业科学, 2006(4): 84–86.
- [38] 陈立松, 刘星辉. 果树逆境生理[M]. 北京: 中国农业出版社, 2003: 57–65.
- [39] 陶 晶, 陈士刚, 秦彩云, 等. 盐碱胁迫对杨树各品种丙二醛及保护酶活性的影响[J]. 东北林业大学学报, 2005, 33(3): 13–15, 37.
- [40] 张亚冰, 刘崇怀, 孙海生, 等. 葡萄砧木耐盐性与丙二醛和脯氨酸关系的研究[J]. 西北植物学报, 2006, 26(8): 1709–1712.
- [41] 王景艳. 盐胁迫与植物生长物质对长春花生长及生物碱代谢的影响[D]. 南京: 南京农业大学, 2009: 45–47.
- [42] Hernández J A, Ferrer M A, Jiménez A, et al. Antioxidant systems and $\text{O}_2 - \text{H}_2\text{O}_2$ production in the apoplast of pea leaves: its relation with salt-induced necrotic lesions in minor veins[J]. Plant Physiology, 2001, 127(3): 817–831.
- [43] Bowler C, Vanmontagu M, Inze D. Superoxide-dismutase and stress tolerance[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1992, 43: 83–116.
- [44] Dionisio - Sese M L, Tobita S. Antioxidant responses of rice seedlings to salinity stress[J]. Plant Science, 1998, 135(1): 1–9.
- [45] Hernández J A, Jiménez, Mullineaux P, et al. Tolerance of pea (*Pisum sativum* L.) to long-term salt stress is associated with induction of antioxidant defenses[J]. Plant and Cell Environment, 2000, 23: 853–862.
- [46] Neto A A, Prieto J T, Enéas - Filho J, et al. Effect of salt stress on antioxidative enzymes and lipid peroxidation in leaves and roots of salt-tolerant and salt-sensitive maize genotypes[J]. Environmental and Experimental Botany, 2006, 56(1): 87–94.