

焦德志,赵泽龙. 盐碱胁迫对植物形态和生理生化影响及植物响应的研究进展[J]. 江苏农业科学,2019,47(20):1-4.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2019.20.001

盐碱胁迫对植物形态和生理生化影响 及植物响应的研究进展

焦德志, 赵泽龙

(齐齐哈尔大学生命科学与农林学院/抗性基因工程与寒地生物多样性保护黑龙江省重点实验室,黑龙江齐齐哈尔 161006)

摘要:耕地和草原的盐碱化已经成为世界环境问题之一,对农业生产和生态环境建设产生了严重威胁。盐碱胁迫直接影响植物的形态建成和生长过程,植物会通过调节自身生理生化过程增加对逆境的忍耐度和适应性,宏观的表现特征蕴涵着微观的基因调控机制。本文综述国内外对植物抗盐碱的研究,包括盐碱逆境对植物的伤害,主要表现为影响植物的形态结构、植物光合作用减弱、细胞膜透性增大等;植物对盐碱逆境的响应,主要表现为合成渗透调节物质、提高抗氧化酶活性以及诱导相关基因表达,最后对转录组学在植物抗逆性研究中的发展及应用进行展望。

关键词:盐碱胁迫;生理生化指标;基因表达调控;转录组学

中图分类号: Q945.78 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2019)20-0001-04

植物的生长、繁殖与其所处环境是密不可分的。植物处于逆境环境中时,其形态结构以及生理生化指标均会发生定向改变,以适应不利的环境。不同浓度 NaCl 处理空心莲子草 [*Alternanthera Philoxeroides* (Mart.) Griseb.] 营养器官的形态结构均发生显著改变,叶片面积明显减小且厚度增加;茎的横向生长严重受到抑制;根的角质化程度加剧;营养器官通气组织的发达程度明显提高^[1]。盐胁迫使小麦 (*Triticum aestivum* L.) 的生殖结构提早发生,导致小麦早熟,叶片面积明显变小,分蘖数和籽粒数均减少,对小麦的产量以及质量产生严重影响^[2-3]。低盐胁迫 (0.1% ~ 0.2%) 对小麦的生长无明显影响,甚至会对小麦的生长有促进作用;高盐胁迫 (0.5%) 下,小麦的生长受到抑制,叶片中叶绿素含量、可溶性糖含量以及可溶性蛋白含量与盐浓度呈负相关关系,游离脯氨酸含量与盐浓度呈正相关关系^[4]。盐胁迫处理 1 d 后小麦根中甜菜碱含量开始增加,处理后 5 ~ 10 d 达到最高峰,处理组比对照组增加了近 5 倍,随后开始下降^[5]。碱胁迫使亚麻 (*Linum usitatissimum* L.) 叶片中叶绿素含量下降,并且直接影响亚麻根系的生长发育,阻碍其对土壤中矿物质的吸收^[6]。盐碱胁迫下,植物体内游离脯氨酸含量与盐碱浓度呈正相关关系,植物通过此方法来抵抗逆境^[7]。以不同 pH 值的 Na₂CO₃ 和 NaHCO₃ 混合液处理黑麦草 (*Lolium perenne* L.) 幼苗,随 pH 值的升高,黑麦草幼苗根长、株高、含水量、叶绿素含量以及相对蒸腾速率下降,根冠比则呈现出先升高后降低的趋势,丙二醛 (MDA) 含量增加,超氧化歧化酶 (SOD) 活性先升高后降低,过氧化物酶 (POD) 活性逐渐升高,过氧化氢酶 (CAT) 活性逐渐下降^[8]。

日益严重的土壤盐碱化问题已经成为农业生产和生态环境的世界性问题。由于人口增加,人类耕种面积大幅度增加,

加重了土壤的盐碱化。2016 年,世界盐碱地面积达到 9.54×10^8 hm²,且还在以每年 1×10^6 hm² 的速度逐渐增长^[9]。我国的盐碱地面积为 2 600 万 hm²,植物受到的盐碱胁迫不断增大^[10]。目前,筛选抗盐碱土壤环境的优良作物和牧草品种来改良土壤具有较好的生态效果,同时也具有广泛的社会效益。科研工作者对耐盐碱植物抗逆生理进行了广泛研究并取得一定成果^[11-13],植物在不同盐碱处理条件下形态结构和生理生化特性的多样性,尤其是植物抗盐碱机制的基因调控复杂性,更需要系统而深入的研究。本文在国内外研究的基础上,对盐碱环境下植物表观形态、生理生化特性以及相关基因表达的调控等方面进行总结和梳理,并对转录组学在植物抗逆性研究中的发展前景进行展望,以期对植物的抗逆性研究提供相关参考。

1 盐碱胁迫对植物的伤害

1.1 对植物形态结构的影响

盐碱土壤对植物产生危害的主要成分是 Na 盐和 Ca 盐,Na⁺ 和 Ca²⁺ 可以与 Cl⁻、SO₄²⁻ 形成中性盐,与 CO₃²⁻、HCO₃⁻ 形成碱性盐。盐碱胁迫下,所有植物的生长都会受到影响,其中植物形态和结构受到的影响最为直观。盐碱胁迫会增加豆类、棉花 (*Gossypium* spp.) 叶片的叶肉厚度、表皮厚度、栅栏细胞直径、栅栏细胞长度和海绵细胞直径^[14]。

100 mmol/L 盐胁迫苦楝 (*Melia azedarach* L.) 种子的发芽有促进作用;任何浓度盐胁迫下,苦楝幼苗苗高、根长、干质量均呈下降趋势,进而使幼苗的质量下降^[15]。盐胁迫使小麦提前成熟,叶片数减少,延迟了小麦生殖期的分蘖^[16]。竹柳种苗的株高、茎粗随着 NaCl 浓度的升高呈下降趋势,叶片与对照组相比,有明显干枯、发黄的现象^[17]。碱胁迫下,沙棘 (*Hippophae rhamnoides* L.) 叶片出现枯黄、掉落等现象,并且随着胁迫浓度和时间的增加,现象越来越严重^[18]。

盐碱胁迫不仅影响植物的表观形态,对植物的细胞结构也会产生影响^[14]。盐胁迫下,甘薯 [*Dioscorea esculenta* (Lour.) Burkill] 细胞的内质网发生肿胀并且空泡化,线粒体

收稿日期:2018-06-21

基金项目:国家自然科学基金(编号:31472134,31672471)。

作者简介:焦德志(1970—),男,黑龙江齐齐哈尔人,博士,教授,主要从事植物生态学研究。E-mail:jdz_13909@163.com。

嵴数量减少并伴随线粒体膨胀,叶绿体结构遭到破坏,光合速率下降^[19]。NaCl 处理下,番茄(*Lycopersicon esculentum* Mill.) 叶片叶肉细胞中叶绿体聚集,细胞膜变形起皱,叶绿体中颗粒和类囊体结构消失^[20]。

1.2 对植物光合作用的影响

光合作用是植物生长所需物质和能量的来源。绿色植物通过光系统 I (PS I) 和光系统 II (PS II) 将光能转化为化学能,提供自身所需的各种能量,研究表明,PS II 对盐碱胁迫最为敏感,叶绿体是植物响应盐碱胁迫的最重要的细胞器之一^[21]。在盐碱胁迫下,对 8 种典型盐生植物和 3 种非盐生植物的研究发现,能通过叶绿素含量表示植物光合作用的强弱^[22],且可通过叶绿素含量的变化与其他因素共同分析植物在盐碱胁迫下的生长状况,叶绿素含量可作为植物耐盐碱性的参考指标。

低浓度盐胁迫 (<50 mmol/L) 下植物光合速率下降的主要原因是气孔限制,高浓度盐胁迫 (100 ~ 200 mmol/L) 下植物光合速率下降的主要原因是非气孔限制^[23]。高浓度碱胁迫 (37.5 mmol/L) 下,菊芋 (*Helianthus tuberosus* L.) 幼苗的鲜质量、蒸腾速率、光合速率、水分利用率、气孔导度及叶绿素总量与对照组相比显著降低^[24]。盐碱胁迫导致植物光合作用效率下降的可能原因有:(1) 气孔关闭,胞间 CO₂ 浓度下降;(2) 非气孔限制^[25],光合膜蛋白减少^[26];(3) 光合色素含量减少^[27]。

1.3 对植物细胞膜透性的影响

1.3.1 丙二醛 植物在逆境条件下生长时,膜脂的过氧化作用会产生丙二醛,可以通过丙二醛含量分析膜脂过氧化程度,因此,丙二醛含量可作为研究植物对逆境条件反应强弱的指标^[28]。盐胁迫下,葡萄 (*Vitis vinifera* L.) 砧木叶片中丙二醛含量随盐浓度增加而升高^[29]。低盐环境下,沉水植物叶片中的自由基由于保护酶活性较强,可以被清除;当环境中盐浓度逐渐增加时,细胞膜遭到破坏,当盐浓度超过了细胞保护酶的保护能力后,抗氧化酶活性降低,膜脂过氧化程度增加,丙二醛含量上升^[30]。Na₂CO₃ 处理下,百合 (*Lilium brownii* var. *viridulum*) 叶片中丙二醛含量随 Na₂CO₃ 浓度的升高而升高,丙二醛含量可作为百合苗期耐盐碱的指标^[31]。

1.3.2 相对电导率 植物在逆境条件下,细胞膜透性会发生变化,可以通过计算相对电导率,反映细胞膜透性的变化^[32]。盐胁迫下,随着盐浓度的逐渐升高,文冠果 (*Xanthoceras sorbifolium* Bunge) 和银合欢 [*Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit] 叶片中细胞的膜透性逐渐增大,植物的耐盐性下降^[33]。在盐胁迫下,对针阔叶树种细胞膜透性及抗盐性进行研究,结果发现,树种抗性越强,细胞膜越不易被破坏,抗盐能力越强,树种抗性越弱,细胞膜越易破坏,抗盐能力越弱^[34];细胞膜透性与植物抗盐能力有关,是研究植物抗盐性的理想指标。

2 植物对盐碱胁迫的响应

2.1 渗透调节物质的合成

在盐碱环境下,植物受到外界环境的胁迫,细胞失水,为了确保植物能够正常生长,细胞会分泌渗透调节物质,提高细胞内溶质浓度,降低水势,使细胞可以从外界吸水。植物这种通过合成或积累渗透调节物质主动适应逆境环境的现象被称

为渗透调节。渗透调节物质主要有脯氨酸、甜菜碱、可溶性糖和可溶性蛋白等。

2.1.1 脯氨酸 脯氨酸是植物在逆境环境下最有效的渗透调节物质之一,脯氨酸的积累是植物对抗外界环境采取的自我保护措施。盐分的积累会抑制植物体内蛋白质的合成,加速蛋白质的水解,不断积累的氨基酸在植物体内转化为丁二胺、戊二胺及游离氨 (NH₃) 等对植物有毒害作用的物质^[35]。研究表明,玉米 (*Zea mays* L.) 受盐胁迫的最低临界浓度为 100 ~ 120 mmol/L,最高临界浓度为 200 ~ 220 mmol/L,脯氨酸含量与盐浓度极显著正相关,盐浓度超过最高临界值后,脯氨酸的含量又会显著降低^[36]。盐胁迫下,虎尾草 (*Chloris virgata* Swartz) 地上部分和地下部分游离脯氨酸含量与盐浓度极显著正相关,碱胁迫下,游离脯氨酸含量随碱浓度的增加呈先上升后下降的趋势,碱胁迫对虎尾草的伤害更严重^[37]。

2.1.2 甜菜碱 甜菜碱是细胞相溶性物质,主要作用是使许多代谢关键酶可以在逆境下保持活性^[27],还可作为渗透调节剂和酶保护剂,保护细胞膜的完整性^[38]。植物受到盐碱胁迫时,细胞内会积累大量的甜菜碱。苜蓿 (*Medicago Sativa* Linn) 体内甜菜碱的含量随盐浓度的增加而增加^[39]。杨洪兵对荞麦 (*Fagopyrum esculentum* Moench.) 幼苗在盐胁迫下的生理特性进行研究,结果发现,甜菜碱可以改善荞麦幼苗在盐胁迫下的生理特性^[40]。小冰麦中甜菜碱的含量随盐碱浓度的升高而增加,并且碱胁迫下的含量高于盐胁迫,甜菜碱可能对高 pH 值胁迫有一定的调节作用^[41]。

2.1.3 可溶性糖 可溶性糖是植物在逆境环境下的主要渗透调节物质之一。盐胁迫下,黄栌 (*Cotinus coggygria* Scop.) 和紫荆 (*Cercis chinensis* Bunge) 叶片内可溶性糖含量随盐浓度的增加而增加^[42]。NaHCO₃ 胁迫 12 h 后,玉米品种长丰 1 号与德美亚 1 号叶片中可溶性糖含量达到峰值,长丰 1 号叶片中可溶性糖含量随 NaHCO₃ 浓度的增加而下降,德美亚 1 号叶片中可溶性糖含量随 NaHCO₃ 浓度增加呈先下降后升高再下降的趋势;NaCl 胁迫下,随 NaCl 浓度的增加长丰 1 号叶片中可溶性糖含量先升高后降低,并在胁迫 36 h 时达到峰值,德美亚 1 号叶片中可溶性糖含量先升高后降低,并在胁迫 24 h 时达到峰值^[43]。萱草 (*Hemerocallis fulva*) 可溶性糖含量随盐碱浓度的增加呈先升高后下降的趋势,可能和植物呼吸作用和光合作用有关^[44]。可溶性糖是植物合成有机物碳架的能量来源,可以通过对可溶性糖含量的测定来反映植物体内糖代谢水平,间接反映环境对植物的胁迫程度。

2.1.4 可溶性蛋白 植物体内的可溶性蛋白大多数是参与代谢的酶类^[45]。盐碱胁迫下,植物细胞中可溶性蛋白增多,并参与到渗透调节中,使植物适应外界环境。盐胁迫下,碱茅 (*Puccinellia distans*) 叶片中可溶性蛋白含量随 NaCl 浓度的上升呈先上升后下降的趋势^[13]。碱 (NaHCO₃ 和 Na₂CO₃) 胁迫下,碱地风毛菊 (*Saussurea runcinata* DC.) 叶片中可溶性蛋白含量高于对照,在碱浓度为 120 mmol/L 时达到峰值,随 NaHCO₃ 含量的增加呈先下降后升高的趋势,随 Na₂CO₃ 含量的增加呈先升高后下降的趋势^[46]。四翅滨藜 (*Atriplex canescens*) 叶片中的可溶性蛋白含量随 NaCl 浓度增加呈先上升后下降的趋势^[47]。互花米草 (*Spartina alterniflora* Loisel.) 叶片中可溶性蛋白含量随盐浓度上升呈上升趋势^[48]。

2.2 抗氧化酶活性的改变

植物通过抗氧化酶系统清除氧自由基,阻止细胞氧化损伤,达到在逆境环境中生存的目的,其中,抗氧化酶主要有超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)^[49]。混合盐碱(NaCl/Na₂CO₃)处理苗期紫花苜蓿(*Medicago sativa* L.)叶片中的SOD、COD、CAT活性随混合盐碱浓度的增加呈增加趋势,且均高于对照^[50]。采用NaCl处理沟叶结缕草[*Zoysia matrella* (L.) Merr.],当NaCl浓度为0.5 mol/L时,POD、SOD、CAT活性较对照增加,长势良好;当NaCl浓度为1.0 mol/L时,CAT活性较对照增加,SOD与POD的活性均随处理时间的延长呈先上升后下降的趋势;当NaCl浓度为1.5~2.0 mol/L时,3种酶活性急剧下降,氧自由基由于无法被清除而大量积累,造成膜损伤和破坏,最终导致沟叶结缕草死亡^[51]。在盐碱胁迫浓度处于一定范围时,植物自身可通过增加SOD、POD、CAT的活性,消除逆境环境对植物的影响,从而使植物可以在逆境下生长;但随着盐碱胁迫浓度的逐渐升高,SOD、CAT、POD活性下降,氧自由基无法被清除,造成细胞膜的损伤,最后导致植物的死亡。

2.3 相关基因表达的调控

分子机制是植物抗逆研究领域的热点之一。为了筛选抗逆基因,揭示植物抗逆分子机制,最常用的技术之一是转录组学技术。转录组学是指在特定的发育阶段或生理条件下,细胞中的整套转录本的数量^[52]。

随着模式植物基因组测序工作的完成,功能基因组学的研究也被应用到了植物学中。逆境胁迫往往制约着植物的正常生长,探索植物对逆境胁迫的应答机制是人们长期探索的重要课题之一。*Put - R40g3*是一段全长588 bp,分离自碱茅cDNA文库的基因,编码合成的蛋白质有195个氨基酸,和拟南芥[*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.] R40g3蛋白的氨基酸序列有很高的同源性。盐胁迫下,将*Put - R40g3*基因导入酵母细胞中进行表达,发现酵母具有抗盐能力^[53]。采用NaHCO₃处理星星草[*Puccinellia tenuiflora* (Griseb.) Scribn.],通过检测星星草的基因表达发现,有近4%的基因有明显变化,其中与脂肪酸合成和细胞壁形成相关基因的表达均下调,影响了植物体内脂肪酸的合成和细胞壁的形成;调节植物生长分化过程的bHLH转录因子蛋白,在胁迫48 h后表达下调,影响了植物的生长分化过程;目前还存在4个上调基因(CN487080、CN486470、CN486838、CN487132)功能未知^[54]。对这些基因的研究有助于进一步了解植物耐盐碱的分子机制。

作为功能基因组学的一个重要方面和全新的研究领域,转录组学有助于人们从转录水平上了解植物对环境胁迫的应答机制。植物可通过改变自身的生理生化、分子细胞水平来适应逆境环境,对盐碱胁迫响应时差异表达的功能基因进行筛选,分析关键功能基因和抗性之间的关系,有助于从转录水平上了解胁迫因子的伤害机制及植物适应盐碱胁迫的机制^[55]。对绿色杜氏藻(*Dunaliella salina*)转录组进行测序,获得81 593个转录本,其中含转录本最多的类别是代谢,共9 949个(37.65%),在甘油酯代谢途径中发现一条关键酶转录本(二羟丙酮激酶),该酶可能与绿色杜氏藻盐胁迫时的甘油合成有很大关系^[55]。对棉花根部应答盐胁迫的基因表达谱进行分析后发现,盐胁迫下棉花根部产生的应答反应与其

他逆境反应、激素代谢、信号传递之间存在着相互作用^[56]。刚毛怪柳(*Tamarix hispida* Willd.)对NaHCO₃胁迫的响应是复杂的过程,涉及多种生理和代谢途径,为了维持正常生长,上调基因参与胁迫相关蛋白的合成、抗氧化反应、离子稳态、光合作用和代谢等,以此适应外界环境的胁迫^[57]。分子生物学的发展,为人们开阔了新的视野,通过分析转录组学数据来鉴定不同胁迫中的相关基因是有效方法之一。

3 展望与思考

植物的耐盐碱性是由多种因素互相影响的复杂过程。它受到植物类型、植物形态、生理生化以及基因型等多方面因素影响,这意味着单从生理生化方面入手研究,会造成对植物耐盐碱性的片面认识。国内外许多学者对植物在受到外界胁迫时表现形态和生理生化指标的变化进行了大量的研究,而有关植物耐盐碱性的分子机制研究尚处于初级阶段。目前植物耐盐碱性仍有许多问题未解决,如植物耐盐碱性的关键因子及作用机制是什么等。虽然拟南芥作为模式植物其基因组测序已经完成,但大部分植物的基因组测序尚未完成,有很多相关基因的具体作用尚未了解清楚。模式植物基因组测序工作的完成,意味着可以利用转录组学开展植物耐盐碱性研究。转录组学可以帮助人们筛选相关基因,并对其进行功能注释,进而更好地解释植物耐盐碱性的应答机制。开展植物转录组学的研究,一方面可为植物耐盐碱性的研究积累经验;另一方面可为植物耐盐碱性的研究提供一个全新的方法和理论依据。

参考文献:

- [1]刘爱荣,王桂芹,章小华. NaCl处理对空心莲子草营养器官解剖结构的影响[J]. 广西植物,2007,27(5):682-686.
- [2]Delauney A J, Hu C A, Kishor P B, et al. Cloning of ornithine delta-aminotransferase cDNA from *Vigna aconitifolia* by trans-complementation in *Escherichia coli* and regulation of proline biosynthesis[J]. Journal of Biological Chemistry, 1993, 268(25):18673-18678.
- [3]Munns, R, Gardner, et al. Growth and development in NaCl-treated plants. II. do Na⁺ or Cl⁻ concentrations in dividing or expanding tissues determine growth in barley? [J]. Functional Plant Biology, 1988, 15(4):529-540.
- [4]陈新红,叶润洋,周青,等. 盐胁迫对小麦幼苗形态和生理特性的影响[J]. 安徽农业科学,2008,36(33):14408-14410.
- [5]赵勇,马雅琴,翁跃进. 盐胁迫下小麦甜菜碱和脯氨酸含量变化[J]. 植物生理与分子生物学学报,2005,31(1):103-106.
- [6]郭瑞,李峰,周际,等. 亚麻响应盐、碱胁迫的生理特征[J]. 植物生态学报,2016,40(1):69-79.
- [7]牛陆. 盐、碱胁迫对大豆属植物的结构演化及生理特性的影响[D]. 长春:东北师范大学,2013.
- [8]郭慧娟,胡涛,傅金民. 苏打碱胁迫对多年生黑麦草的生理影响[J]. 草业学报,2012,21(1):118-125.
- [9]李焕勇,杨秀艳,唐晓倩,等. 植物响应盐胁迫组学研究进展[J]. 西北植物学报,2016,36(12):2548-2557.
- [10]姜虎生,张常钟,陆静梅,等. 碱茅抗盐性的研究进展[J]. 长春师范学院学报,2001,20(2):50-53.
- [11]张海南. 不同种类碱茅牧草的耐盐性研究[D]. 西宁:青海大学,2014.

- [12] 阎顺国,沈禹颖,任继周,等. 盐分对碱茅种子发芽影响的机制[J]. 草地学报,1994,2(2):12-19.
- [13] 周学丽. NaCl 胁迫对同德小花碱茅和朝鲜碱茅幼苗生理特性及叶片显微结构的影响[D]. 西宁:青海大学,2009.
- [14] 赖杭桂,李瑞梅,符少萍,等. 盐胁迫对植物形态结构影响的研究进展[J]. 广东农业科学,2011,38(12):55-57.
- [15] 王家源. 苦楝种苗耐盐胁迫的生理响应机制研究[D]. 南京:南京林业大学,2013.
- [16] Grieve C M, Francois L E, Maas E V. Salinity affects the timing of phasic development in spring wheat [J]. Crop Science, 1994, 34(6):1544-1549.
- [17] 王文成,郭艳超,李克晔,等. 盐胁迫对竹柳种苗形态及生理指标的影响[J]. 华北农学报,2011,26(增刊1):143-146.
- [18] 于畅,王竞红,薛菲,等. 沙棘对碱性盐胁迫的形态和生理响应[J]. 中南林业科技大学学报,2014,34(9):70-75.
- [19] Mitsuya S, Takeoka Y, Miyake H. Effects of sodium chloride on foliar ultrastructure of sweet potato (*Ipomoea batatas* Lam.) plantlets grown under light and dark conditions *in vitro* [J]. Journal of Plant Physiology, 2000, 157(6):661-667.
- [20] Khavari - Nejad R A, Mostofi Y. Effects of NaCl on photosynthetic pigments, saccharides, and chloroplast ultrastructure in leaves of tomato cultivars [J]. Photosynthetica, 1998, 35(1):151-154.
- [21] Baker N R. A possible role for photosystem II in environmental perturbations of photosynthesis [J]. Physiologia Plantarum, 1991, 81(4):563-570.
- [22] 肖雯,贾恢先,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] 孙璐,周宇飞,李丰先,等. 盐胁迫对高粱幼苗光合作用和荧光特性的影响[J]. 中国农业科学,2012,45(16):3265-3272.
- [24] 吴成龙,尹金来,徐阳春,等. 碱胁迫对菊芋幼苗生长及其光合作用和抗氧化作用的影响[J]. 西北植物学报,2006(3):447-454.
- [25] Mehta P, Jajoo A, Mathur S, et al. Chlorophyll a fluorescence study revealing effects of high salt stress on photosystem II in wheat leaves [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2010, 48(1):16-20.
- [26] Munns R, Tester M. Mechanisms of salinity tolerance [J]. Annual Review of Plant Biology, 2008, 59:651-681.
- [27] Shu S, Yuan L Y, Guo S R, et al. Effects of exogenous spermidine on photosynthesis, xanthophyll cycle and endogenous polyamines in cucumber seedlings exposed to salinity [J]. African Journal of Biotechnology, 2012, 11(22):6064-6074.
- [28] 齐会楠. CO₂ 诱导库尔勒香梨果心褐变发生机理的研究[D]. 乌鲁木齐:新疆农业大学,2014.
- [29] 李会云,郭修武. 盐胁迫对葡萄砧木叶片保护酶活性和丙二醛含量的影响[J]. 果树学报,2008,25(2):240-243.
- [30] 赵风斌,王丽卿,季高华,等. 盐胁迫对3种沉水植物生物学指标及叶片中丙二醛含量的影响[J]. 环境污染与防治,2012,34(10):40-44.
- [31] 孙明茂,刘丽霞. 百合苗期碱胁迫下叶片叶绿素含量、丙二醛含量和碱害指数相关性分析[J]. 北方园艺,2018(5):93-98.
- [32] McKay H M, Mason W L. Physiological indicators of tolerance to cold storage in Sitka spruce and Douglas - fir seedlings [J]. Canadian Journal of Forest Research, 1991, 21(6):890-901.
- [33] 刘玉冬,杨静慧,刘艳军,等. 文冠果和银合欢抗盐生理特性初探[J]. 安徽农业科学,2009,37(6):2378-2379.
- [34] 杨传平,焦喜才,刘文祥,等. 树木的细胞膜透性与抗盐性[J]. 东北林业大学学报,1997,25(1):2-4.
- [35] 杨晓慧,蒋卫杰,魏珉,等. 植物对盐胁迫的反应及其抗盐机理研究进展[J]. 山东农业大学学报(自然科学版),2006,37(2):302-305,308.
- [36] 汤华,柳晓磊. 盐胁迫下玉米苗期农艺性状和脯氨酸含量变化的研究[J]. 中国农学通报,2007,23(3):244-249.
- [37] 李长有,许矛,郑长春,等. 盐碱两种胁迫对虎尾草幼苗体内有机调节物质的影响[J]. 吉林师范大学学报(自然科学版),2009,30(3):74-77,96.
- [38] 孙兰菊. 海水培养对叶用甜菜形态和生理特性的影响[D]. 青岛:中国科学院海洋研究所,2000.
- [39] 王玉祥,张博,王涛. 盐胁迫对苜蓿叶绿素、甜菜碱含量和细胞膜透性的影响[J]. 草业科学,2009,26(3):53-56.
- [40] 杨洪兵. 甜菜碱对盐胁迫下荞麦幼苗生理特性的影响[J]. 贵州农业科学,2013,41(8):51-53.
- [41] 杨春武,李长有,尹红娟,等. 小冰麦 (*Triticum aestivum* - *Agropyron intermedium*) 对盐胁迫和碱胁迫的生理响应[J]. 作物学报,2007(8):1255-1261.
- [42] 李国雷,孙明高,夏阳,等. NaCl 胁迫下黄栌、紫荆的部分生理生化反应动态变化规律的研究[J]. 山东农业大学学报(自然科学版),2004(2):173-176,182.
- [43] 李蒙蒙. 玉米幼苗对盐碱胁迫响应特征比较及甜菜碱缓解效应研究[D]. 大庆:黑龙江八一农垦大学,2013.
- [44] 邱收,于晓英,谢明亨,等. 盐胁迫对萱草细胞膜透性和渗透调节物质的影响[J]. 信阳农业高等专科学校学报,2008,18(2):115-117.
- [45] 刘波. 低温解除牡丹休眠过程中的需冷量及某些生理生化变化的研究[D]. 泰安:山东农业大学,2004.
- [46] 夏方山,董秋丽,董宽虎. 碱胁迫对碱地风毛菊生理特性的影响[J]. 中国农学通报,2010,26(21):152-155.
- [47] 雷钧杰,赵奇,陈兴武,等. 四翅滨藜耐盐生理的研究[J]. 中国农学通报,2008,24(9):253-259.
- [48] 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.
- [49] 韩萌. 混合盐碱胁迫对7种禾种子萌发及生理特性的影响[D]. 哈尔滨:哈尔滨师范大学,2013.
- [50] 张永峰,殷波. 混合盐碱胁迫对苗期紫花苜蓿抗氧化酶活性及丙二醛含量的影响[J]. 草业学报,2009,18(1):46-50.
- [51] 夏更寿,王加真. 高盐胁迫对沟叶结缕草叶片抗氧化酶活性的影响[J]. 河北农业大学学报,2009,32(1):30-33.
- [52] 付畅,黄宇. 转录组学平台技术及其在植物抗逆分子生物学中的应用[J]. 生物技术通报,2011(6):40-46.
- [53] 于雪飞,杨传平. 碱茅 (*Puccinellia tenuiflora*) Put - R40g3 基因的分选及其与逆境的应答[J]. 分子植物育种,2009,7(2):251-256.
- [54] 刘桂丰,褚延广,王玉成,等. cDNA 微阵列技术研究 NaHCO₃ 胁迫下星星草基因表达谱[J]. 西北植物学报,2005,25(5):887-892.
- [55] 朱帅旗,龚一富,杭雨晴,等. 绿色杜氏藻转录组分析[J]. 遗传,2015,37(8):828-836.
- [56] 吴慧玲. 转录组分析揭示了棉花根系盐胁迫调控的生物进程和主要代谢途径[J]. 农业生物技术学报,2011,19(5):880.
- [57] Gao C Q, Wang Y C, Liu G F, et al. Expression profiling of salinity - alkali stress responses by large - scale expressed sequence tag analysis in *Tamarix hispida* [J]. Plant Molecular Biology, 2008, 66(3):245-258.