

植物响应盐碱胁迫的生理和分子机制研究进展

关秀玲, 申 健

(佳木斯大学生物与农业学院/中-乌农林技术开发与应用国际合作联合实验室, 黑龙江佳木斯 154007)

摘要:盐碱胁迫作为植物生长的逆境因素之一,对植物生长发育产生显著的影响。植物在遭受到盐碱胁迫后,植物的组织、器官发育与分化受到阻碍,生长速度缓慢,幼苗根系生长受阻,植株矮化。盐碱胁迫不仅会影响植物的光合作用,使酶活性发生变化,造成代谢紊乱,还会影响其他生命活动如蛋白合成等,严重时会造成植株死亡。因此,探究盐碱胁迫对植物的影响已成为迫切需要解决的问题。本文综述了盐碱土壤的成因、植物响应盐碱胁迫的适应性反应,包括植物生长特性、生理生化机制、分子机制和组学机制;总结了盐碱胁迫危害植物的原因、参与盐碱胁迫的转录因子、响应盐碱胁迫的信号途径,同时阐明了提高植物耐盐碱能力的方法,以期能为培育耐盐碱植物提供参考和理论基础。

关键词:盐碱胁迫;生长特性;生理生化机制;分子机制;组学机制;植物;响应

中图分类号:S184;Q945.78 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2024)21-0010-07

全球的盐碱土壤分布非常广泛,根据联合国粮食及农业组织(粮农组织)和联合国教育、科学及文化组织(教科文组织)的统计数据,世界上大约有 9.5 亿 hm^2 的盐碱土壤^[1-2]。当前,世界上至少 100 个国家都面临着盐碱地的威胁,中国尤其严重。我国的盐碱地在东北、西北、华北和滨海地区广泛分布,约占全部耕地的 10% 以上^[3-6]。伴随着工业化进程,生态环境也在不断恶化,每年的盐碱化土地还在不断增加。盐碱土作为地球上分布最广泛的土壤类型之一,人们逐渐认识到盐碱地也是一种不可忽视的重要土地资源,具有很大的发展潜力和科研价值^[7-8]。盐碱地盐渍化是指可溶盐分在土壤中积聚,从而对植物造成危害,所有能够发生盐化和碱化作用的土壤都被称为盐渍土,包括盐土、碱土和各类盐化碱化土^[9]。造成土壤盐碱化的原因主要有自然因素和人为因素 2 种,自然因素包括自然气候、水文活动、地形地貌等,都是造成盐碱土的内在因素;人为因素,如造成次生盐碱地的产生,是造成盐碱地的外在原因^[10-11]。对自然界有害的盐类有 2 种,一种是以 NaCl 为主的中性盐类,另一种是

以 Na_2CO_3 为主的碱性盐类。此外,对植物生长发育有重要影响的盐类包括硫酸钠(Na_2SO_4),碱类有碳酸氢钠(NaHCO_3)^[12-13]。植物在受到盐胁迫后,其组织、器官生长和分化受阻,生长速度减慢,幼苗根系生长受阻,地上部分、地下部分鲜重下降,植株矮化^[14-15]。当土壤中的盐分含量较高时不仅会影响植物进行光合作用,改变酶的活性导致代谢失调,还会影响蛋白质合成等其他生命过程,严重时甚至会引起植物死亡^[16]。李晓雅等认为,不同的盐分在不同浓度下对植物生长、生理功能的影响不同,且浓度越大、胁迫时间越长,影响就越显著^[17-18]。

1 植物生长特性对盐碱胁迫的响应

1.1 植物种子萌发对盐碱胁迫的响应

种子吸胀是种子发芽的首要步骤,在与水直接接触时,种子会快速吸水、胀大,直至水饱和。种子吸胀受多种因素的影响,其中盐分是最重要的环境因子之一,土壤溶液中的高盐胁迫会抑制种子对水分的吸收,主要是通过渗透胁迫和离子毒害来影响种子的吸胀萌发^[19]。代婷等以大叶补血草种子为试材,采用不同浓度 Na_2SO_4 、 NaHCO_3 及其混合盐(Na_2SO_4 : NaHCO_3 = 1 : 1)溶液处理种子发现,大叶补血草种子萌发率、发芽势、发芽指数、活力指数均随盐溶液浓度升高而呈降低趋势;在高浓度盐胁迫下,3 种盐处理种子后的相对盐害率表现为 Na_2SO_4 > 混合盐 > NaHCO_3 ^[20]。张旗等采用不同浓度的 NaCl

收稿日期:2023-12-05

基金项目:黑龙江省省属高等学校基础科研业务费(编号:2022-KYYWF-0598)。

作者简介:关秀玲(1999—),女,黑龙江讷河人,硕士研究生,主要从事水生植物开发与利用研究。E-mail:3550617481@qq.com。

通信作者:申 健,博士,副教授,主要从事经济植物栽培生理研究。E-mail:myshenjian@163.com。

溶液、 Na_2SO_4 溶液、 Na_2CO_3 溶液处理野生大豆种子发现,80 mmol/L NaCl 溶液、30 mmol/L Na_2SO_4 溶液处理组种子的发芽率、发芽势、发芽指数、活力指数最高,相对损伤率最低; Na_2CO_3 溶液处理组的发芽率、发芽势、发芽指数、活力指数随着 Na_2CO_3 浓度的增大而减小,而相对损伤率随着 Na_2CO_3 浓度的增大而增大^[21]。

1.2 植物幼苗生长发育对盐碱胁迫的响应

盐碱胁迫是影响植物生长发育的主要因素之一,通常会导致植物生长发育迟缓,叶片变黄、干枯、脱落,严重时可导致叶片枯萎,甚至死亡^[22-23]。郝艳玲等针对白榆幼苗进行试验,发现其幼苗对盐分胁迫响应较敏感,在低盐分(10 mmol/L)时表现出明显的抑制作用,胁迫 35 d 后,其植株的总生物量、株高和地上直径都随盐分浓度的增加而减少,当混合盐浓度高于 50 mmol/L 时,各个处理之间的减幅基本保持不变^[24]。巩志勇探究了混合盐碱胁迫对香椿幼苗生长的影响,在低盐条件(50 mmol/L)下,不同碱处理下的香椿幼苗叶片舒展、翠绿,苗高增长明显较对照高,总体长势良好。在中等盐分(100 mmol/L)条件下,随碱度的逐渐升高,叶尖变黄、干枯,但总体生长状况仍很好;在高盐(150 ~ 200 mmol/L)条件下,其叶片枯黄且严重脱落^[25]。

根系是植物最重要的营养器官,它不仅能从土壤中吸收和运输水分、无机盐和矿物质,还能合成各种有机物。植物在应对盐碱逆境时,根系是最先感知并作出适应性调整的器官^[26-28]。在碱胁迫下植物根系是直接和主要的受害部位,对根系造成的伤害将引起植物生长所需水分供应不足,从而影响根系对营养元素的吸收能力^[29]。在不同盐胁迫条件下,植物会发生一系列形态和结构上的变化。作为感受盐胁迫最直接的器官,根系的生物量、根长、表面积、根尖数、分枝数、根冠比等是衡量植株生长状况的直接形态指标^[30]。王聪认为,盐胁迫对小麦根生长有抑制作用,随着盐分浓度的增加,根系长度会减小,而根系的直径、表面积和体积却明显增加^[31]。

大多数植物对盐分都较敏感,因此,在植物遭受盐胁迫时,会在某种程度上抑制组织器官的生长和分化。盐胁迫会使植物叶面积的扩展变慢,当生长环境中的盐含量变高时,植物的叶面积就会慢慢地停止增长,无论是叶片的鲜重还是干重都呈现出下降的趋势^[32-34]。

2 植物响应盐碱胁迫的生理生化机制

2.1 植物光合生理对盐碱胁迫的响应

光合作用作为植物重要的生理生态特性之一,在植物生长发育过程中起着重要作用。植物的光合作用能力代表同化能力和形成碳水化合物的能力。因此,深入了解植物的光合作用机理,对了解植物产量的形成规律有着十分重要的意义^[35]。

2.1.1 植物光合特性对盐碱胁迫的响应 光合系统受到盐胁迫的主要原因有 2 个,一个是限制叶绿素合成或加速叶绿素降解,另一个是通过气孔限制或非气孔限制对光合作用产生影响^[36]。巩志勇等认为,在高盐碱胁迫下,植物叶片的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率等光合参数会降低。其中,气孔导度的降低表明植物从环境中吸收 CO_2 的能力降低,从而导致光合碳同化能力降低;同时,蒸腾速率的降低也会使植株对盐分的吸收受到抑制^[37-39]。高显颖等认为,水稻的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)在低盐碱度条件下无显著差异。随着盐胁迫程度的加重,各个处理间的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)均明显降低^[40]。巩志勇等对盐碱胁迫下香椿幼苗的光合作用和抗逆性的生理特征进行分析发现,在 pH 值为 7.16、盐浓度为 150 mmol/L 条件下,香椿幼苗的叶绿素含量仍维持在较高的水平,但随着碱性的持续增强,其含量显著降低。叶绿素含量下降,可能是因为高盐碱条件下植物体内的离子稳态被破坏,影响 Mg^{2+} 的沉淀,从而导致叶绿素减少,最终影响到香椿幼苗的光合效率^[37]。郭家鑫等对不同盐碱条件下棉花叶片中的蛋白组学进行初步研究,并对其差异分析发现,盐胁迫和碱胁迫均会抑制棉花生长。在盐胁迫下,叶片中与光合有关的蛋白质表达下降,光合作用受到明显的抑制,而碳水、能量代谢则增强,消耗的光合产物增多;在碱性条件下,棉花的光合作用没有受到明显的抑制,并有更多的光合产物可能被转运到根系分泌有机酸^[41]。

2.1.2 植物叶绿素荧光特性对盐碱胁迫的响应

叶绿素荧光动态参数的研究对于理解植物自身的生理状况以及与外界环境的相互关系有着非常重要的意义,它可以快速、灵敏地直接或间接反映光合作用的通畅性。掌握植物体内的叶绿素荧光参数的变化,能够对光系统中的光能吸收、传输、耗散、分配等信息有一个清晰的认识^[42-43]。贾子怡利

用 NaCl 胁迫艾草,2 种艾草在盐胁迫下,其净光合速率及叶绿素荧光特征发生变化,NaCl 胁迫可加速 2 种艾草叶片 PS II 活性中心的关闭,造成其最大光合效率(F_v/F_m)和实际光化学效率(Φ_{PSII})显著降低,并伴随着光合电子转移能力的下降。同时,2 种艾草的非光化学淬灭(NPQ)也显著增加,表明 NaCl 增加导致艾草叶片热耗散能力增强,缓解了其对光合系统的损害^[36]。钱玥等通过设置不同的盐碱土壤探究盐碱胁迫对枸杞幼苗生长及叶绿素荧光特性的影响,发现在半营养土半盐碱土组和完全盐碱土组中枸杞叶片光系统 II (PS II) 光反应中心的开口数(q_L)出现了先上升后下降的情况,PS II 最大光化学量子产率(F_v/F_m)在盐碱胁迫中后期显著降低($P < 0.05$),而非光化学淬灭系数(q_N)则显著上升($P < 0.05$);调节性能量耗散的量子产额(YNPQ)随胁迫时间的延长维持在一个很高的水平,而非调节性能量耗散的量子产额(YNO)则在胁迫后期显著升高($P < 0.05$);类囊体质子传导率(gH^+)整体呈下降趋势,但电致变色带移衰退总幅度(ECS_t)在稍有下降后又显著上升($P < 0.05$)。说明随着盐碱胁迫程度的加强,与半营养土半盐碱土组相比,完全盐碱土组的各种生理指标具有更大的波动性,且其变化幅度也更大,而与全养分土壤相比其差异更加明显^[44]。

2.2 抗氧化酶

盐碱胁迫下,植物受到渗透压、离子等多种因素的影响,引起机体内部代谢失衡,进而影响对光合作用的吸收和利用,从而产生大量的活性氧(ROS)。ROS 过多会引发脂质过氧化或膜脂脱脂,使细胞膜结构受损,导致电解质及部分小分子有机质泄漏,进而影响细胞的物质交换平衡;过量的 ROS 还可能引起脂质过氧化、酶失活、蛋白降解及 DNA 分子变性等,严重影响细胞的正常代谢功能。植物体内的活性氧清除机制是维持其正常生理活动的重要手段。植物在感受外界胁迫时,会通过酶促保护机制将其清除。超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)等都属于酶促体系^[45-49]。徐婷等以耐盐型、盐敏感型花生为材料,采用不同的盐碱浓度对其进行处理发现,随着胁迫浓度的增大,不同品种花生的 POD、SOD 活性均呈先升高后降低的趋势,耐盐型品种的酶活性降幅小于盐敏感型品种,而在 NaCl 和 NaCl + NaHCO₃ 胁迫下 CAT 活性呈下降趋势,NaHCO₃ 胁迫下呈小幅升高再降低的趋势;MDA 含量明显升高,且耐盐

碱品种的 MDA 含量比盐碱敏感品种低^[50]。乔枫等用不同浓度的 NaHCO₃ 对青稞幼苗进行处理,发现 MDA 含量、可溶性糖含量及氧自由基生成率均随 NaHCO₃ 胁迫浓度的升高而升高;脯氨酸在幼苗体内的含量表现为先增加后减少,0.8 g/L NaHCO₃ 处理时达最高水平($P < 0.05$)^[51]。

2.3 渗透调节物质积累

在盐碱胁迫条件下,植物通过吸收大量的 K⁺、Na⁺、Ca²⁺ 等无机离子来降低细胞内的渗透势,同时也会产生大量的小分子有机物,如可溶性蛋白、可溶性糖、脯氨酸、甜菜碱、有机酸等,提高植株的水分吸收能力,从而缓解渗透胁迫带来的危害^[52-53]。李子英等认为,随胁迫浓度增加,盐柳叶片中的脯氨酸、可溶性糖含量均有不同程度的增加,且碱性盐处理对盐柳的伤害要大于中性盐处理^[54]。有机酸具有清除植物体内 ROS 的功能,对植物体内的酸碱平衡、离子平衡起着重要的调控作用。另外,凌磊等认为,燕麦在盐碱条件下以 Cl⁻ 的累积为主,而在碱性条件下则以有机酸为主^[55-56]。

2.4 离子平衡

在植物中各种矿物质离子之间保持着一种动态平衡,以维持水分和电荷平衡等正常的生理功能。钾是一种植物必需的营养物质,在酶活性、电荷平衡和渗透调节等方面发挥着重要作用;在胞质内只有很少且高浓度的钾离子才具有特殊作用。此外,钠元素也是植物的一种非必需渗透调节离子。无机离子不仅在植物中发挥着重要作用,还可以通过调节 Na⁺/K⁺ 的值来维持植物的离子稳态,这种稳态反映了植物对逆境胁迫的响应水平差异。高玉刚等认为,Na⁺/K⁺ 的值可以用来衡量植物的耐盐性^[57-59]。Na⁺ 除影响养分吸收外,还能与根部质膜转运体相互作用,如 K⁺ 选择性离子通道蛋白,而过多的 Na⁺ 则会抑制根的生长发育。K⁺ 会激活 50 多种酶参与蛋白质合成,而 K⁺ 又能帮助 tRNA 与核糖体结合,所以在盐胁迫下产生的高浓度钠离子可能引起蛋白质合成异常。然而,某些耐盐物种却能在液泡中区域化 Na⁺ 来削弱其对环境的毒害作用^[60]。

3 植物响应盐碱胁迫的分子机制

3.1 盐碱胁迫转录因子

转录因子是一类有独特结构域的蛋白,它们调控着植物生长发育,在逆境条件下可以通过调节与

植物抗性以及适应性相关的靶基因在胁迫环境中快速表达。核内转录因子在“胁迫响应”中扮演重要角色,其功能通过信号转导级联过程被放大,在信号传递过程中,它首先感知逆境信号,进而调节并诱导下游逆境相关基因的表达。目前已研究鉴定到多个转录因子参与盐碱胁迫的调控,如 WRKY、bZIP、MYB、bHLH、AP2/ERF、NAC、CBF/DREB1、C2H2、ZFP 等^[61]。

锌指蛋白家族 WRKY 在植物抗逆反应中也发挥着关键作用。玉米 *ZmWRKY33* 基因的表达受高盐胁迫的诱导,过表达 *ZmWRKY33* 可以激活胁迫诱导基因 *RD29A*,从而提高植物对盐胁迫的耐受性^[62]。

bZIP 是一类在生物体内普遍存在的转录因子,它参与了 ABA 对基因的调节。目前已知的 ABF/AREBbZIP 家族的成员包括 ABF1、ABF2/AREB1、ABF3、ABF4/AREB2,其中 ABF1 参与低温反应;ABF2/AREB1、ABF3、ABF4 的过量表达,使转基因植株对脱落酸的敏感性增强,暗示其在 ABA 信号通路中起着积极作用^[63]。

MYB 基因是转录因子家族中重要成员之一,它不仅参与植物的生长代谢、环境因子的应答等多个方面,且在植物多方面生理生化机制建成中起着非常重要的调节作用^[64]。王双成认为,盐处理和紫外线照射均能显著诱导 *GmMYB12B2* 基因的表达,同时将转基因拟南芥与野生型植株相比,其对盐胁迫和紫外线辐射的耐受性显著增强,说明 *GmMYB12B2* 基因可能在植物逆境响应中起着重要的调节作用^[61]。

3.2 植物盐碱胁迫信号转导

植物响应盐碱胁迫的信号途径主要有 ABA 途径、蛋白激酶途径、SOS 途径。SOS 途径是植物最早被发现的一条重要的逆境应答通路,其核心步骤是 SOS3 (EF 钙结合蛋白) 感应盐胁迫介导的 Ca^{2+} 信号,与 SOS2 (丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶) 相互作用并激活 SOS2,激活的 SOS2 磷酸化后激活 SOS1。SOS1 是一个定位于植物根部和木质部的细胞膜上质膜 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白,其活化后能将多余的钠从根部排出,并将钠输送到植物的木质部,经远距离运输到叶^[65]。

ABA 是一种重要的植物激素,它在细胞和根系中起着重要的调节作用,并参与控制植物的生长、发育和代谢。ABA 信号通路是植物对盐碱胁迫反

应的主要步骤。PYL 蛋白家族作为 ABA 的受体, Ca^{2+} OSCA1 通道可能参与检测渗透信号。激活 CPK 和 CBLs - CIPKs,从而激活 SnRK2s 并促进 ABA 的收集。且 ABA 还能够诱导 NO 和 PA 等信号分子,并能活化 MAPK 途径^[66]。

蛋白激酶 (protein kinases, PKs) 和蛋白磷酸酶 (protein phosphatases, PPs) 介导的去磷酸化是一种重要的蛋白翻译后修饰方式。蛋白激酶是一类重要的蛋白质,它通过磷酸化修饰 ATP 和 AGP 上的丝氨酸、苏氨酸、酪氨酸等氨基酸残基,将磷酸化位点从 ATP 或 AGP 传递到其他目标分子,被催化的底物蛋白从而参与各种信号转导,如拟南芥 SnRK1 激酶通过磷酸化 bZIP63 激活 cy PDK 的启动子,进而影响种子贮藏物质降解,最终影响幼苗的形成。水稻中酪蛋白激酶 II (casein kinase 2, CK2) 通过磷酸化 Os TGA5,在免疫应答途径中削弱了对防卫基因转录的抑制作用。蛋白质磷酸酶可通过去磷酸化修饰蛋白质去除磷酸化位点,从而达到动态调节蛋白质磷酸化水平的目的,如拟南芥 I 类蛋白磷酸酶 TOPP 可通过对 ATG13a 的去磷酸化使 ATG1a - ATG13a 复合体形成,从而影响自噬的发生;BSL 家族蛋白磷酸酶在气孔发育过程中发挥着重要作用,其中位于细胞膜上的成员通过去磷酸化作用活化 YDA (MAPKKK),进而激活 MAPK 信号级联抑制气孔发育;核内成员则通过去磷酸化作用抑制 MA - PK3/6,从而促进气孔发育^[67]。

4 植物响应盐碱胁迫的组学机制

4.1 转录组

转录组测序 (RNA - Seq) 是一种颠覆性的分子生物学研究工具,它具有比微阵列技术更高的精确度,可以量化基因的表达水平,并提供 mRNA 分析和非编码 RNA (non - coding RNA, ncRNA) 分析。目前,利用 RNA - Seq 进行的转录组分析可识别多种非生物逆境 (如盐碱、高/低温、干旱等) 胁迫下差异表达的 ncRNAs、mRNA 和选择性剪接的异构体^[68]。马进等以紫花苜蓿为试材,通过对常规培养及盐胁迫处理的 2 份紫花苜蓿根系进行转录组数据分析对比,并利用 qRT - PCR 技术对其中几个关键基因的表达特征进行验证发现,NaCl 胁迫 72 h 时,在紫花苜蓿根系中共检测出 31 907 个表达量变化的基因,其中表达量差异达到 2 倍以上的基因有 2 758 个,包括 199 个转录因子,这些差异表达的基

因功能在次生代谢、激素代谢与信号传导、病原微生物互作等方面发挥着重要作用。通过对 6 个被随机选取的基因进行实时荧光定量 PCR 检测,发现它们在胁迫前后的表达特征与转录组测序结果基本吻合^[69]。刘艺平等通过对比 2 种荷花在混合盐碱胁迫下的转录组数据,共检测到 4 916 条差异表达基因,其中 3 101 条上调,1 815 条下调,分析抗性品种的 49 个特有差异基因发现,与细胞壁合成有关基因在耐盐碱胁迫中起着重要作用;GO 富集分析结果显示,敏感品种与抗性品种之间的差异基因富集最多的条目相同,而敏感品种中富集的差异基因数量更多,推测不同材料间基因功能的差异在决定材料特性时发挥着重要作用;KEGG 通路分析表明,苯丙烷合成途径在抗逆过程中起着关键作用,而敏感品种则因碳代谢途径的失调而表现出较低的抗盐性^[70]。

4.2 代谢组

代谢组学是以生物体内的代谢产物为研究对象,通过高通量的化学分析方法,对生物体内的代谢产物进行定性和定量的检测与分析,进而对代谢途径和代谢物含量的变化进行研究。代谢产物为细胞生理活动的终产物,植物代谢物的累积及次级代谢既与植株的生长发育有紧密联系,又受外界因子调控,其水平反映生物体对环境与基因改变的根本响应,当生物体受到胁迫时,基因表达发生变化,从而导致各种代谢物发生改变,以维持机体的代谢平衡。生物体在逆境条件下的响应机理是代谢组学研究的重要内容之一。高玉刚认为,植物体内存在多种代谢途径,如糖酵解、氨基酸和三羧酸代谢等,参与调节植物对盐碱逆境的响应^[57]。Lu 等针对高羊茅和星星草混合盐碱胁迫代谢组进行研究,发现酮戊二酸、乌头酸、脯氨酸、可溶性糖和山梨糖等物质大量积累并发挥调节作用,表明有机酸、氨基酸和糖类在防御植物非生物应激方面非常重要^[71-72]。

4.3 蛋白质组

蛋白质组是指生物体内所表达的全部蛋白质,探究它们在蛋白层面上的功能调节,以及它们之间的相互作用。其目标是从整体角度,运用相关方法,对胞内蛋白的动力学、表达量、蛋白修饰等进行解析,理解蛋白之间的相互作用关系,从而阐明蛋白在细胞内生命活动中的作用^[73]。李波等利用 iTAG 技术结合反相液相色谱与液相串联色谱,对紫花苜蓿在盐碱胁迫条件下的蛋白表达情况进行

分析,筛选出差异蛋白质,并对其进行生物信息学研究。结果表明,在盐胁迫条件下紫花苜蓿叶片中存在 318 个显著差异蛋白,包括 172 个上调蛋白和 146 个下调蛋白,均涉及多个代谢通路,其中光合蛋白表达量整体水平下降,与苯丙素合成、苯丙氨酸代谢和黄酮合成相关蛋白表达整体上调^[74]。王霞霞等从燕麦中获得燕麦蛋白、燕麦蛋白 N9、蛋白二硫键异构酶等 3 个表达显著上调的蛋白,并发现其表达水平的变化与盐胁迫下燕麦种子萌发的生理活性密切相关^[75]。

5 结论与展望

综上,盐碱胁迫会显著影响植物的生长发育及物质积累,包括光能的吸收与传递等多个过程^[76-79]以及对细胞膜的损伤,同时增强抗氧化系统的能力。近年来,通过基因组、转录组、蛋白组和代谢组等研究手段,对植物的耐盐机理进行深入的研究^[80]。

植物在其生长发育过程中为了抵抗土壤环境的变化,会形成一系列的调控机制来应对逆境。在外部形态上,通过调整根系、茎干和叶片的生物量,减轻逆境造成的损害;在生理生化上,逆境条件下植物细胞膜的结构和功能都会受到损伤,间接导致细胞膜透性发生变化;此时,植物细胞会利用渗透压调控机制使自身恢复平衡,并利用不同的保护性酶对其进行降解清除,从而减少由于盐分升高而导致的毒害;同时在植物中还可以合成具有保护功能的蛋白,提高植株对盐碱胁迫的耐受能力^[81],即在盐碱胁迫条件下,植物表现出多种生存机制。植物的耐盐性受诸多因子的调控,转入单个基因只能获得部分抗性,提高植物耐盐性的途径有培育抗逆品种,施用外源物质,接种菌剂等多种途径^[82]。

盐碱胁迫是一种多因子共同作用的非生物胁迫,可通过多个途径抑制植物的生长发育,从而引起各种生理和代谢的异常。植物是富有生命的有机体,其生理功能的失调将会引起一系列的问题^[83]。因此,盐碱胁迫植物的研究越来越受到重视。但截至目前,盐碱胁迫对植物生长的影响仍有很多地方尚不清晰,还有待进一步研究。

参考文献:

- [1] Liu D, Ma Y, Rui M M, et al. Is high pH the key factor of alkali stress on plant growth and physiology? A case study with wheat

- (*Triticum aestivum* L.) seedlings [J]. *Agronomy*, 2022, 12(8):1820.
- [2] 姚 婷. 盐碱复合胁迫对小麦幼苗生长和根相关微生物群落结构的影响[D]. 呼和浩特:内蒙古农业大学,2022.
- [3] 高青青. 苦槐耐盐碱胁迫的生理与分子机理研究[D]. 太谷:山西农业大学,2022.
- [4] 范王涛. 土壤盐碱化危害及改良方法研究[J]. *农业与技术*, 2020, 40(23):114-116.
- [5] 李 明, 毕江涛, 王 静. 宁夏不同地区盐碱化土壤细菌群落多样性分布特征及其影响因子[J]. *生态学报*, 2020, 40(4):1316-1330.
- [6] Li P Y, Qian H, Wu J H. Conjunctive use of groundwater and surface water to reduce soil salinization in the Yinchuan Plain, North - West China[J]. *International Journal of Water Resources Development*, 2018, 34(3):337-353.
- [7] 邹春雷. 甜菜适应碱性盐胁迫的生理机制及其转录组分析[D]. 哈尔滨:东北农业大学,2019.
- [8] 李俊伟. 燕麦对盐胁迫和碱胁迫的响应机制[D]. 呼和浩特:内蒙古农业大学,2022.
- [9] 李寿冰, 赵钰琪, 曹帮华, 等. 盐碱胁迫对 2 种地被竹叶绿素含量的影响[J]. *世界竹藤讯*, 2022, 20(增刊 1):35-43.
- [10] 张新月. 盐胁迫对苦荞生长及产量的影响[D]. 贵阳:贵州师范大学,2023.
- [11] 章 志, 宋晓村, 邱 宇, 等. 江苏沿海滩涂资源开发利用研究[J]. *海洋开发与管理*, 2015, 32(3):45-49.
- [12] 胡钰婕, 吴 玺, 王证德, 等. 盐碱胁迫对马铃薯生理生态特性的影响研究进展[J]. *热带农业科学*, 2022, 42(12):80-85.
- [13] 赵可夫, 李法曾, 樊守金, 等. 中国的盐生植物[J]. *植物学通报*, 1999(3):201-207.
- [14] 申婉箴. 外源褪黑素对大豆盐碱胁迫的缓解效应研究[D]. 大庆:黑龙江八一农垦大学,2023.
- [15] 刘 月, 寇从贤, 付桂萍, 等. 褪黑素对大豆幼苗盐害的缓解效应及机理研究[J]. *中国油料作物学报*, 2017, 39(6):813-819.
- [16] 邓甜甜. 紫金牛对盐碱胁迫的生理响应研究[D]. 长沙:中南林业科技大学,2021.
- [17] 李晓雅, 赵翠珠, 程小军, 等. 盐胁迫对亚麻芽幼苗生理生化指标的影响[J]. *西北农业学报*, 2015, 24(4):76-83.
- [18] 高兵兵, 郑春芳, 徐军田, 等. 缘管浒苔对海水盐度胁迫的生理响应[J]. *应用生态学报*, 2012, 23(7):1913-1920.
- [19] 管 峰. 盐胁迫影响豆科牧草种子萌发的生理机制[J]. *南方农机*, 2023, 54(18):41-43.
- [20] 代 婷, 梅新娣. 不同盐碱胁迫对大叶补血草种子萌发及幼苗生长的影响[J]. *北方园艺*, 2023(11):106-112.
- [21] 张 旗, 陶梦慧, 李 丹, 等. 盐碱胁迫对野生大豆种子萌发的影响[J]. *畜牧与饲料科学*, 2022, 43(4):104-108.
- [22] 张晓艳, 边 境, 赵 越, 等. 苏打盐碱胁迫对汉麻生长发育的影响[J]. *中国农学通报*, 2023, 39(13):1-7.
- [23] 宋 丹. 几个引进树种幼苗耐盐性及耐盐性评价研究[D]. 呼和浩特:内蒙古农业大学,2006.
- [24] 郝艳玲, 闫 伟. 混合盐胁迫对白榆幼苗形态及生理指标的影响[J]. *中国农业科技导报*, 2022, 24(7):69-76.
- [25] 巩志勇. 香椿种子萌发及幼苗生长对盐碱胁迫的响应[D]. 泰安:山东农业大学,2021.
- [26] 毛 爽, 周万里, 杨 帆, 等. 植物根系应答盐碱胁迫机理研究进展[J]. *浙江农业学报*, 2021, 33(10):1991-2000.
- [27] 李秉钧, 颜 耀, 吴文景, 等. 环境因子对植物根系及其构型的影响研究进展[J]. *亚热带水土保持*, 2019, 31(3):41-45.
- [28] 弋良朋, 王祖伟. 盐胁迫下 3 种滨海盐生植物的根系生长和分布[J]. *生态学报*, 2011, 31(5):1195-1202.
- [29] 刘晨露. 富平楸子根系氨基酸代谢对碱胁迫的响应机制研究[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2022.
- [30] 王明睿, 杨 升, 刘 星, 等. 盐胁迫下植物根系特征及其微生物的互作关系[J]. *世界林业研究*, 2023, 36(4):22-27.
- [31] 王 聪. 盐分差异分布对棉花幼苗根系形态及生理功能的影响[D]. 保定:河北农业大学,2023.
- [32] 卢海峰. 盐胁迫、干旱胁迫对紫花苜蓿生长和生理及叶片氮特征的影响[D]. 扬州:扬州大学,2022.
- [33] 江胜德, 郭 兰, 王邝佳, 等. L-谷氨酸对白芨组培苗叶绿素含量·矿质元素吸收及生长的影响[J]. *安徽农业科学*, 2015, 43(20):143-145.
- [34] Martinelli T, Whittaker A, Bochicchio A, et al. Amino acid pattern and glutamate metabolism during dehydration stress in the 'resurrection' plant *Sporobolus stapfianus*: a comparison between desiccation-sensitive and desiccation-tolerant leaves[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(11):3037-3046.
- [35] 王新靓, 卢 杰. 植物叶片解剖结构与光合作用研究概况[J]. *农业与技术*, 2023, 43(16):78-82.
- [36] 贾子怡. NaCl 胁迫对艾草叶片光合作用和叶绿素荧光特性的影响[D]. 泰安:山东农业大学,2023.
- [37] 巩志勇, 辛建华, 商小雨, 等. 盐碱胁迫下香椿幼苗光合及抗逆生理特性[J]. *西北植物学报*, 2021, 41(7):1199-1209.
- [38] Mafakheri A, Siosemardeh A, Bahramnejad B, et al. Effect of drought stress on yield, proline and chlorophyll contents in three chickpea cultivars[J]. *Australian Journal of Crop Science*, 2010, 4(8):580-585.
- [39] Lawlor D W, Cornic G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficit in higher plants[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2002, 25(2):275-294.
- [40] 高显颖, 义如格勒图, 巴图仓, 等. 苏打盐碱胁迫对灌浆期水稻剑叶光合特性和产量的影响[J]. *安徽农业科学*, 2018, 46(8):61-63.
- [41] 郭家鑫, 叶 扬, 郭慧娟, 等. 盐碱胁迫对棉花叶片蛋白质组的影响及差异性分析[J]. *作物学报*, 2024, 50(1):219-236.
- [42] 钱创建, 张 微, 张红雪, 等. 龙葵砧木嫁接马铃薯对嫁接植株光合作用和叶绿素荧光特性影响[J]. *农业与技术*, 2023, 43(16):22-26.
- [43] 李鹏民, 高辉远, Strasser R J. 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用[J]. *植物生理与分子生物学报*, 2005(6):559-566.
- [44] 钱 玥, 饶良懿. 盐碱胁迫对枸杞幼苗生长与叶绿素荧光特性的影响[J]. *森林与环境学报*, 2022, 42(3):271-278.

- [45] 李娜. 不同基因型大白菜对盐碱胁迫的响应特性[D]. 泰安: 山东农业大学, 2022.
- [46] Tavakkoli E, Fatehi F, Coventry S, et al. Additive effects of Na^+ and Cl^- ions on barley growth under salinity stress[J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(6): 2189–2203.
- [47] Ahmad P, Jaleel C A, Salem M A, et al. Roles of enzymatic and nonenzymatic antioxidants in plants during abiotic stress[J]. Critical Reviews in Biotechnology, 2010, 30(3): 161–175.
- [48] Kubiś J, Floryszak-Wieczorek J, Arasimowicz-Jelonek M. Polyamines induce adaptive responses in water deficit stressed cucumber roots[J]. Journal of Plant Research, 2014, 127(1): 151–158.
- [49] Suzuki N, Koussevitzky S, Mittler R, et al. ROS and redox signalling in the response of plants to abiotic stress[J]. Plant, Cell & Environment, 2012, 35(2): 259–270.
- [50] 徐婷, 李锁丞, 王海江, 等. 盐碱胁迫下花生生长及生理特性的研究[J]. 西北农业学报, 2023, 32(6): 866–877.
- [51] 乔枫, 周诚, 戴江天, 等. NaHCO_3 胁迫下青稞幼苗相关生理指标的变化[J]. 青海科技, 2022, 29(3): 108–112.
- [52] 吴荣. 过表达 *GsNAC2* 基因高粱响应盐碱胁迫的分子机制研究[D]. 大庆: 黑龙江八一农垦大学, 2023.
- [53] Zhou Z X, Li Z Y, Zhang Z Q, et al. Treatment of the saline-alkali soil with acidic corn stalk biochar and its effect on the sorghum yield in western Songnen Plain[J]. The Science of the Total Environment, 2021, 797: 149190.
- [54] 李子英, 丛日春, 杨庆山, 等. 盐碱胁迫对柳树幼苗生长和渗透调节物质含量的影响[J]. 生态学报, 2017, 37(24): 8511–8517.
- [55] 凌磊. 紫花苜蓿耐盐碱关键基因高通量筛选的多组学整合研究[D]. 哈尔滨: 哈尔滨师范大学, 2021.
- [56] Gao Z W, Han J Y, Mu C S, et al. Effects of saline and alkaline stresses on growth and physiological changes in oat (*Avena sativa* L.) seedlings[J]. Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca, 2014, 42(2): 357–362.
- [57] 高玉刚. 基于转录组和代谢组联合分析燕麦响应盐碱胁迫的机制研究[D]. 大庆: 黑龙江八一农垦大学, 2022.
- [58] Wakeel A, Farooq M, Qadir M, et al. Potassium substitution by sodium in plants[J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2011, 30(4): 401–413.
- [59] Iqbal H, Chen Y N, Waqas M, et al. Differential response of quinoa genotypes to drought and foliage-applied H_2O_2 in relation to oxidative damage, osmotic adjustment and antioxidant capacity[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2018, 164: 344–354.
- [60] 白慧慧. 燕麦对盐碱胁迫的生理响应机制研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2016.
- [61] 王双成. 苹果属垂丝海棠 *MhABF* 和 *MhPYL* 基因的克隆及耐盐碱性功能鉴定[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2022.
- [62] Li H, Gao Y, Xu H, et al. *ZmWRKY33*, a WRKY maize transcription factor conferring enhanced salt stress tolerances in *Arabidopsis*[J]. Plant Growth Regulation, 2013, 70(3): 207–216.
- [63] 何禹璇. MYB 转录因子 *GmMYB68* 和 *GmMYB3α* 的克隆及大豆在盐碱胁迫下的功能研究[D]. 长春: 吉林大学, 2019.
- [64] Zhang L C, Zhao G Y, Jia J Z, et al. Molecular characterization of 60 isolated wheat MYB genes and analysis of their expression during abiotic stress[J]. Journal of Experimental Botany, 2012, 63(1): 203–214.
- [65] Zhu M, Shabala L, Cuin T A, et al. Na^+/H^+ exchanger expression and activity in wheat[J]. Journal of Experimental Botany, 2016, 67(3): 835–844.
- [66] 魏嘉, 蔡勤安, 李源, 等. 植物对盐碱胁迫响应机制的研究进展[J]. 山东农业科学, 2022, 54(4): 156–164.
- [67] 王雨璇, 徐晨, 李桂新, 等. PP2C 蛋白磷酸酶家族参与植物多种胁迫应答的研究进展[J]. 植物生理学报, 2023, 59(8): 1463–1473.
- [68] 康益晨. 马铃薯响应碱性盐胁迫的生理及分子机制研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2021.
- [69] 马进, 郑钢. 利用转录组测序技术鉴定紫花苜蓿根系盐胁迫应答基因[J]. 核农学报, 2016, 30(8): 1470–1479.
- [70] 刘艺平, 张一琪, 苏少文, 等. 混合盐碱胁迫下不同抗性荷花品种比较转录组分析[J]. 江苏农业科学, 2022, 50(3): 1–8.
- [71] Lu X Y, Chen Q, Cui X Y, et al. Comparative metabolomics of two saline-alkali tolerant plants *Suaeda glauca* and *Puccinellia tenuiflora* based on GC-MS platform[J]. Natural Product Research, 2021, 35(3): 499–502.
- [72] 于明倩. 基于代谢组与转录组的黄花苜蓿耐盐碱机制研究[D]. 长春: 吉林农业大学, 2021.
- [73] 朱燕芳. 混合盐碱胁迫下苹果砧木的抗性生理和蛋白组学分析[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2018.
- [74] 李波, 方志坚, 郭婷婷, 等. 盐碱胁迫下紫花苜蓿叶片蛋白组的初步分析[J]. 草地学报, 2019, 27(3): 574–580.
- [75] 王霞霞, 李龔, 唐杰伟, 等. 盐胁迫对燕麦种子萌发期蛋白质组影响的研究[J]. 华北农学报, 2015, 30(3): 48–53.
- [76] 张晓艳. 盐碱胁迫下甜瓜的生理响应及间作甜瓜生长动态研究[D]. 阿拉尔: 塔里木大学, 2021.
- [77] 蒋希瑶. 外源褪黑素对 NaHCO_3 胁迫下番茄幼苗缓解效应的研究[D]. 石河子: 石河子大学, 2022.
- [78] 张荣佳, 任菲, 白艳波, 等. 基于快速叶绿素荧光诱导动力学分析逆境对 PS II 影响的研究进展[J]. 安徽农业科学, 2012, 40(7): 3858–3859, 3864.
- [79] 徐文清, 李少楠, 方啸宇, 等. 盐胁迫对 2 个葡萄品种扦插苗光合特性及抗氧化能力的影响[J]. 南方农业学报, 2023, 54(10): 3000–3009.
- [80] 许盼云, 吴玉霞, 何天明. 植物对盐碱胁迫的适应机理研究进展[J]. 中国野生植物资源, 2020, 39(10): 41–49.
- [81] 逯春杏. 不同马铃薯品种对碱性盐胁迫的生理及代谢组响应[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2022.
- [82] 蔡栗唯. 外源钙对盐碱胁迫下沙枣的生理影响研究[D]. 长春: 吉林农业大学, 2022.
- [83] 张磊, 侯云鹏, 王立春. 盐碱胁迫对植物的影响及提高植物耐盐碱性的方法[J]. 东北农业科学, 2018, 43(4): 11–16.