

盐胁迫对植物生长的影响

岩学斌, 袁金海* (临泽县种子管理局, 甘肃张掖 734200)

摘要 土壤盐渍化影响植物的整个生命周期, 已成为全球广泛关注的生态问题。概述了盐胁迫对植物种子萌发、形态发育、光合特征、生理生化特性、离子稳态的影响, 以期对盐渍化土壤和抗盐育种研究提供相关理论参考。

关键词 盐胁迫; 植物生长; 生理生化特性

中图分类号 S184 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2019)04-0030-04

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2019.04.007



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Effects of Salt Stress on Plant Growth

YAN Xue-bin, YUAN Jin-hai (Seed Management Bureau of Linze County, Zhangye, Gansu 734200)

Abstract Soil salinization affects the whole growth cycle of plant, and has become an ecological issue attracting global attention. In this research, the effects of salt stress on plant seed germination, morphological development, photosynthetic characteristics, physiological and biochemical characteristics and ion homeostasis were summarized, which provided relevant theoretical references for the researches on soil salinization and salt resistance breeding.

Key words Salt stress; Plant growth; Physiological and biochemical characteristics

土壤盐渍化是限制农业发展的一项重要生态因素, 始终影响着植物的整个生命周期, 其对植物的影响是一个综合复杂的过程^[1]。土壤中高浓度的盐分离子不仅造成土壤水势下降, 推迟或抑制植物种子萌发, 而且还会抑制该环境中的植物幼苗根、茎、叶、花、果实等器官的生长发育和代谢过程, 使植物生长受到抑制; 当盐分离子进一步升高时, 除因水势降低而对植物产生渗透胁迫外, 还对植物产生离子胁迫, 破坏细胞中离子平衡, 抑制酶活性的表达, 限制营养物质的供应, 干扰细胞中离子代谢, 改变其组织和细胞的显微和超微结构, 此外还限制作物根系对盐分离子的吸收和运输机制, 造成离子毒害, 降低植物叶绿素含量, 进而阻止光合作用的正常进行。同时, 盐渍土壤还会对植物呼吸作用造成显著影响, 使植物出现中毒现象甚至死亡。我国北方不少地区土壤盐碱化程度较高, 严重制约了地方区域农业作物的种植, 进而制约了当地农业经济的发展。因此, 发掘和培育强耐盐性植物新品种对盐渍化程度区域的绿化和修复, 以及盐渍化土壤改良具有重要的现实意义和生态意义。鉴于此, 笔者研究了盐渍化土壤对植物种子萌发、形态发育、光合特征、生理生化特性以及离子稳态的影响, 以期对抗盐育种和土壤改良研究提供一定的借鉴。

1 盐胁迫对植物种子萌发的影响

植物种子在盐渍化土壤中能否发芽、发芽速度的快慢和发芽率的高低是决定植物在盐胁迫下成功种植及后期生存的关键, 盐渍土地对植物种子萌发的影响主要有增效作用、负效作用和完全抑制作用 3 个方面的效应^[2]。植物种子所处的生态环境因素直接影响其萌发质量的高低。大量试验表明, 无盐胁迫下的种子萌发效率最好, 但随着盐浓度的加大, 种子萌发效率不同程度地受到抑制, 直至完全阻止萌芽,

如苗昊翠等^[3]研究发现, 锦鸡儿种子在无盐胁迫下的萌发率最高, 但随着 NaCl 浓度的增加, 锦鸡儿种子的发芽特性受到明显的抑制; 陈国雄等^[4]指出, 黄瓜种子萌芽率、萌芽指数和活力指数随着盐胁迫的增加而呈明显的负相关; 张向前等^[5]采用 Na₂SO₄ 和 NaCl 盐溶液对燕麦种子的萌发进行研究, 结果表明盐胁迫使燕麦种子起始萌发时间延迟, 发芽持续时间延长, 发芽势、萌芽率、萌芽指数和活力指数均降低。也有试验表明, 低盐可促进一些植物种子的萌发, 如聂江力等^[6]研究表明, 低浓度的 NaCl 和 NaHCO₃ 溶液均对车前种子的萌发起促进作用, 但随着盐浓度的升高, 车前种子萌发受到明显的抑制作用; 史伟等^[7]探讨了盐胁迫对油菜种子萌发的影响, 结果显示油菜种子发芽率随着盐浓度的升高而下降, 种子胚根长和胚苗长均呈低盐促进而高盐抑制的趋势; 王征宏等^[8]研究得出低盐既能加快紫花苜蓿种子的萌发, 也可促进胚根和胚芽的正常发育; Stumpf 等^[9]、Lombardi 等^[10]、Tobe 等^[11]、Katembe 等^[12]在人工模拟不同程度盐胁迫对不同植物的影响研究中也得出相似的结论。

2 盐胁迫对植物形态发育的影响

盐渍胁迫对植物的正常生长和发育具有明显的抑制作用, 植株个体常表现出矮化、叶片枯萎黄化、光合作用代谢能力下降, 最终造成产量下降; 同时盐胁迫加快了植物个体的生育进程, 减短了营养生长和生殖生长期, 从而加快了植物的成熟。根是植物摄取养分和水分的主要载体, 是营养物质同化合成自身组成物质的主要器官, 也是与土壤直接接触、最先受到盐分受害和对盐害最为敏感的器官。盐胁迫使根系渗透水势降低、根系吸收面积缩减、吸收能力减弱, 从而抑制地上部的正常生长和发育。研究证明, 植物生长速率的下降程度与其根系周围的渗透压呈正相关, 王素平等^[13]研究认为, 盐胁迫减小黄瓜根系吸收面积, 减弱吸水能力, 提高质膜通透性; 相反, 根系吸收面积比例和根系活力的升高有利于增强根系对水分的吸收; Kuiper 等^[14]研究指出, 植物根

作者简介 岩学斌(1964—), 男, 甘肃临泽人, 农艺师, 从事农作物种子质量监督检验研究。* 通信作者, 检验员, 硕士, 从事农作物种子质量监督检验研究。

收稿日期 2018-09-12; **修回日期** 2018-09-21

系细胞分裂素合成过程的加强是其对盐胁迫的第一响应; Storey R 等^[15] 研究指出,盐胁迫加速了植物根系的木栓化作用,控制根系对水分和营养物质的摄取,从而阻止植物生长和发育。盐离子在根部的去向有多种选择,如果通过外向整流的离子通道、载体运输、根部的质外体渗漏等被大量装载入木质部,并随蒸腾流向上运输到地上部过量积累,就会造成较严重的叶片离子毒害^[16]。樊秀彩等^[17] 以不同耐盐种质的砧木为材料,结果表明随着盐胁迫时间的延长,砧木首先叶尖和叶缘干枯失绿,随着胁迫程度的进一步的加深,叶片失水起皱卷曲,中间出现红色或褐色斑块,甚至整个叶片干枯或腐烂、叶柄黄褐化。郭艳超等^[18] 研究指出,低盐胁迫可促进甜菜单株叶面积的增加,而高盐胁迫导致甜菜叶片生长受抑。

3 盐胁迫对植物光合特征的影响

盐胁迫使植物生长发育不良,其主要原因是光合速率的下降,这主要是由于盐胁迫使 CO_2 不能输送到结合部位、光反应细胞器的结构与功能发生改变、暗反应过程发生改变以及光合同化产物的转移受到抑制。叶片是植物维持光合作用的主要器官,也是与外界进行物质与能量交换的主要器官,叶片形态特征可直接反映植物对逆境生境的适应程度;因此,叶片对盐胁迫的反应最敏感^[19]。

3.1 盐胁迫对叶片形态结构的影响 盐胁迫下植物生长受到抑制,植株矮化,根系发育不健全,甚至腐烂。随着盐胁迫程度的加深,植物叶片从基部到心叶逐渐干枯失绿、出现盐斑、失水皱缩卷曲,叶面积扩展速率下降,甚至缩小,叶尖和叶缘枯黄,整个叶片干枯腐烂,叶柄软化并逐渐死亡。

3.2 盐胁迫对叶片显微结构的影响 叶片表层结构的变化是盐胁迫对植物叶片显微结构最直观的影响,其较为常见的集中反应表现为表皮细胞、皮层薄壁组织、栅栏组织和海绵组织的加厚。田晨霞等^[20] 在紫花苜蓿中研究指出,盐胁迫使叶片上、下表皮细胞排列越来越不规整,表皮细胞壁角质层越来越厚;侯江涛等^[21] 指出,盐胁迫使扁桃砧木叶肉加厚,栅栏组织和海绵组织细胞变长,数目多且排列紧密,但随着盐胁迫程度的加深,栅栏组织细胞和海绵组织细胞呈不规则变化;江淑琼等^[22] 报道了盐胁迫条件下石蒜叶片厚度和栅栏组织厚度减小,气孔多处于半开半闭状态;Bressan R.A. 等^[23] 指出盐胁迫可显著增厚烟草细胞壁。气孔是植物叶片光合代谢过程中吸收 CO_2 气体和蒸腾作用过程中运输 H_2O 分子的通道,所以气孔结构与形态对植物光合作用的正常进行起决定性的作用。研究表明盐胁迫会诱导气孔的关闭,增加气孔数量和气孔长度,葛江丽等^[24] 研究指出,抑制光合作用的气孔和非气孔要素并不是相互孤立的,短期低盐胁迫以气孔限制因素为主,但长时间以及高浓度盐胁迫条件下,非气孔限制是抑制光合作用的主要原因。

3.3 盐胁迫对叶片光合色素含量的影响 光合色素 (photosynthetic pigment) 是植物正常生长发育的关键因子,它不仅是一种吸收和传递光能的物质,还是原初光化学反应的一种功能色素,它存在于叶绿体基粒类囊体膜上,主要以叶绿素

的形式存在,是反映植物光合能力的一个重要参数,调控着植物光合作用的顺利进行。高等植物的光合色素以叶绿素 a、叶绿素 b、胡萝卜素和叶黄素为主。许多研究表明,盐胁迫可致使盐敏感植物光合色素降解;王丹等^[25] 研究认为,盐胁迫条件下叶绿素酶降解叶绿素 b 含量是甘草植株叶片叶绿素含量减少的主要原因;秦景等^[26] 研究发现,盐胁迫使沙棘幼苗叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素和类胡萝卜素含量均减少;韩志平等^[27] 研究发现,NaCl 浓度较低时可促进西瓜幼苗对光合色素含量的合成,而 NaCl 浓度较高时可降解叶片中光合色素含量。

3.4 盐胁迫对光合电子传递过程的影响 盐胁迫阻止光合电子传递过程的顺利进行,导致电子传递体系处于过度还原状态,产生过量活性氧,致使叶片中酶活性丧失、蛋白质降解,从而使植物受害。研究认为植物光合作用的电子传递过程主要有 3 条途径,即非环式光合电子传递途径、假环式光合电子传递途径和环式光合电子传递途径^[28]。Everard 等^[29] 研究认为盐胁迫抑制冬小麦光系统 II (PSII) 的电子传递速率,同时提高 PSI 的电子传递速率。盐胁迫使 PSII 电子传递速率下降的原因如下:①盐胁迫使 PSII 氧化侧放氧复合物功能丧失,使放氧复合物向 PSII 反应中心提供电子的数量减少;②盐胁迫抑制了 PSII 还原侧从 QA 向 QB 的电子传递^[30];③盐胁迫使 PSII 电子传递链的组分烟酰胺腺嘌呤二核苷酸 (NAD)、黄素蛋白辅基 (FMN)、黄素腺嘌呤二核苷酸 (FAD)、乙酰辅酶 A (COA) 等减少^[31]。王丽燕^[32] 认为盐胁迫提高 PSI 反应中心和环式电子传递体的含量可能是提高 PSI 电子传递速率的主要原因,盐胁迫通过增强 PSI 电子传递链的组分及其活性,从而尽可能多地将光能转移到 PSI,这既有利于耗散 PSII 累积的激发能,以减轻盐胁迫对 PSII 的损伤,又可保证在盐胁迫条件下植物对能量的需求,从而保证植物更加耐盐。

4 盐胁迫对植物生理生化特性的影响

4.1 盐胁迫对植物体内保护酶活性的影响 植物自身体内具有抗氧化的保护性物质,它们组成复杂的活性氧清除系统,清除活性氧的抗氧化系统包括由 SOD、POD、CAT、APX、GST、GPX 等组成的酶促防御系统和谷胱甘肽 (GSH)、抗坏血酸 (AsA)、 V_c 、甜菜碱、维生素 E、类胡萝卜素等还原性物质组成的非酶促防御系统。在正常情况下,植物体内活性氧不断产生,同时又不断被抗氧化剂和抗氧化酶清除,始终维持一种动态平衡。但是,在盐胁迫下植物体细胞内活性氧急剧增加,进而破坏植物细胞的结构与功能,引起膜脂过氧化,造成质膜损伤,最终使细胞内环境及其新陈代谢过程发生紊乱^[33-36]。

酶促防御系统中保护酶活性的增强能够有效地提高植物的耐盐性。SOD 是高等植物体内一种含金属辅基的酶,能有效清除体内的超氧阴离子自由基,是生物体内重要的酶促防御系统;POD 是植物体内一种活性较强的酶,与植物光合作用、呼吸作用和生长素的氧化等有关;CAT 是催化植物细胞内过氧化氢发生歧化反应的一种抗氧化剂。田晓艳等^[37]

研究发现,景天叶片 SOD 活性、POD 活性、CAT 活性均随盐浓度的增加而极显著增加,景天通过增加 SOD、POD、CAT 酶活性提高耐盐性;孙璐等^[38]对盐胁迫下高粱幼苗保护酶系统进行了研究,结果表明高粱幼苗受到盐胁迫后 SOD、POD、CAT 和 APX 活性均提高,其提高的幅度随着 NaCl 浓度的增加而增大。

非酶促防御系统中的谷胱甘肽(GSH)和抗坏血酸(AsA)是清除活性氧的重要成员。陈沁等^[39]研究认为,盐胁迫对耐盐和不耐盐大麦品种的 GSH 含量具有不同的影响变化趋势,且叶片内源谷胱甘肽(GSH)含量与 K^+/Na^+ 和叶绿素含量呈极显著正相关,同时外源 GSH 可提高酶促防御系统中 SOD、CAT、GR、POD 等保护酶活性以及非酶促防御系统中 GSH、Car 和 V_E 等的含量。

4.2 盐胁迫对植物膜透性的影响 植物生物膜系统主要由磷脂双分子层和蛋白质构成。盐碱逆境胁迫下植物体对水分和营养吸收困难,受到渗透胁迫,造成原初的直接盐害,影响质膜系统的蛋白质和磷脂双分子层结构,从而使生物膜稳定性降低;同时细胞内产生大量的活性氧,导致膜脂过氧化程度和质膜透性增强。MDA 是膜脂过氧化的终产物,其含量反映细胞膜脂过氧化程度和对逆境条件反应的强弱,电导率是表征膜完整性的重要指标。孙孟超等^[40]以欧李幼苗为试验材料的研究表明,MDA 含量和电解质渗透率均随盐胁迫时间的延长而呈上升趋势;高红明等^[41]以星星草为试验材料,得出质膜受害程度随着盐胁迫水平的提高而增大;李源等^[42]以紫花苜蓿为材料得出了一致的结果。

4.3 盐胁迫对植物体内渗透调节物质含量的影响 在盐渍化土壤中,植物可通过无机离子的吸收和有机溶质的合成进行渗透调节,进而缓解体内因水分亏缺所引起的渗透胁迫。盐胁迫诱导产生的有机渗透调节物质的积累是非盐生植物对盐胁迫的一种有效生理响应机制。游离脯氨酸、甜菜碱、可溶性糖、可溶性蛋白和多元醇等是主要的渗透调节物质,其主要特点是分子量小、易溶于水、可在植物体内大量积累而又不破坏细胞结构,其主要功能是维持体内渗透水分平衡、稳定细胞结构和渗透势、清除活性氧代谢而保护植物细胞免受盐胁迫的伤害。阮成江等^[43]以沙棘为试验材料,研究发现盐胁迫下叶片脯氨酸和可溶性糖含量增加、渗透势下降、渗透调节能力增强;韩志平等^[27]研究发现,随着 NaCl 胁迫的加强,西瓜幼苗叶片中脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白均增加,这些渗透调节物质的合成和累积增强了西瓜对盐胁迫的伤害;Elsamad 等^[44]研究发现,大豆可溶性蛋白和脯氨酸含量均随盐胁迫程度的加深而显著增加。

5 盐胁迫对植物体内离子稳态的影响

White 等^[45]认为,盐胁迫下过多的 Na^+ 进入植物细胞会导致细胞膜系统组成、通道活性和通道调节机制的丧失,引起植物生长速率下降、能耗增加、光合效率下降、衰老加快。这些危害与盐分离子在植物体内的吸收和转运途径有着直接和间接的关系,而离子的吸收和转运与离子通道密切相关,探讨植物细胞吸收盐分离子的载体或通道,对阐明 Na^+

吸收和转运机制、解析植物体内的离子稳态和通过减少过多盐分离子进入植物细胞以避免或减轻其对植物的毒害效应具有重要的意义。

盐胁迫导致植物体内离子比例和稳态失衡^[46],但植物在长期进化过程中会建立新的离子稳态以适应和缓解盐胁迫对机体的危害,这是其获得耐盐能力的一个重要调节机制,而植物离子稳态的构建是通过膜转运载体蛋白和离子通道来完成的。李平等^[47]认为,盐胁迫下植物细胞离子稳态依赖于膜转运载体蛋白 $H^+-ATPase$ 、 $H^+-PPase$ 、 $Ca^{2+}-ATPase$ 以及各种离子通道蛋白参与重新构建。目前研究表明,高等植物吸收 Na^+ 的转运蛋白和通道主要有 4 类,即非选择性阳离子通道(NSCCs)、高亲和性 K^+ 转运体(HAK)或 K^+ 转运蛋白(KT)、 K^+ 通道、低亲和性阳离子转运蛋白(LCT1),其中 NSCCs 被认为是盐胁迫下植物吸收 Na^+ 的主要途径^[48]。盐胁迫下,植物细胞质中累积过量的 Na^+ 浓度会对其生理代谢过程产生各种不利影响,细胞质中能否维持较低含量的 Na^+ 是决定植物耐盐性的一个主要因子^[49-50]。因此为避免 Na^+ 的毒害作用,植物通过各种机制对体内的 Na^+ 进行运输,例如木质部 Na^+ 的装载、木质部 Na^+ 的回收、初皮部 Na^+ 的再循环、根部 Na^+ 的外排、液泡中 Na^+ 的区域化和 Na^+ 的分泌。

6 结语

综上所述,盐渍化土壤严重影响着植物的整个生活史。因此,在一定程度上了解盐胁迫对植物的作用机理不仅对挖掘、选择和培育抗盐植物品种具有重要的指导意义,而且在土壤改良、盐渍化区域绿化和水土保持具有深远的生态效益和经济效益。

参考文献

- [1] 田长彦,宋郁东.新疆土地退化及防治对策[J].干旱区研究,1997,14(2):63-67.
- [2] 王鹏山,慈华聪,田晓明,等.不同钠盐胁迫对狼尾草种子萌发及幼苗生长的影响[J].安徽农业科学,2014,42(21):7007-7010.
- [3] 苗昊翠,李利民,宋彬,等.NaCl 胁迫对两种锦鸡儿种子萌发的影响[J].新疆农业科学,2011,48(3):498-503.
- [4] 陈国雄,李定淑,张志谦,等.盐胁迫对西葫芦和黄瓜种子萌发影响的对比研究[J].中国沙漠,1996,16(3):306-309.
- [5] 张向前,刘景辉,齐冰洁,等.复盐胁迫对几种燕麦种子萌发指数的影响[J].干旱地区农业研究,2011,29(6):233-238.
- [6] 聂江力,裴毅,冯丹丹.NaCl 和 $NaHCO_3$ 胁迫对车前种子萌发的影响[J].北方园艺,2015(5):25-28.
- [7] 史伟,黄江.盐胁迫对 2 个油菜品种种子萌发及幼苗生长的影响[J].种子,2010,29(10):96-97.
- [8] 王征宏,杨起,张亚冰.盐胁迫下紫花苜蓿种子的萌发特性[J].河南科技大学学报(自然科学版),2006,27(1):67-69.
- [9] STUMPF D K, PRISCO J T, WEEKS J R, et al. Salinity and *Salicornia bigelovii* Torr. seedling establishment. Water relations[J]. Journal of experimental botany, 1986, 37(2): 160-169.
- [10] LOMBARDI T, FOCHETTI T, ONNIS A. Germination of *Briza maxima* L. seeds; Effects of temperature, light, salinity and seed harvesting time[J]. Seed science and technology, 1998, 26(2): 463-470.
- [11] TOBE K, ZHANG L, OMASA K. Effects of NaCl on seed germination of five nonhalophytic species from a Chinese desert environment [J]. Seed science and technology, 1999, 27: 851-863.
- [12] KATEMBA W J, UNGAR I A, MITCHELL J P. Effect of salinity on germination and seedling growth of two *Atriplex* species (Chenopodiaceae) [J]. Annals of botany, 1998, 82(2): 167-175.
- [13] 王素平,贾永霞,郭世荣,等.多胺对盐胁迫下黄瓜(*Cucumis sativus* L.) 幼苗体内 K^+ 、 Na^+ 和 Cl^- 含量及器官间分布的影响[J].生态学报, 2007, 27(3): 1122-1129.

- [14] KUIPER D, SCHUIT J, KUIPER P J C. Actual cytokinin concentration in plant tissue as an indicator for salt resistance in cereals [J]. *Plant soil*, 1990, 123(2): 243-250.
- [15] STOREY R, WALKER R R. Citrus and salinity [J]. *Scientia horticulturae*, 1998, 78(1/2/3/4): 39-81.
- [16] JIANG C F, BELFIELD E J, MITHANI A et al. ROS-mediated vascular homeostatic control of root-to-shoot soil Na delivery in *Arabidopsis* [J]. *EMBO J*, 2012, 31: 4359-4370.
- [17] 樊艳彩, 孙海生, 李民, 等. 葡萄砧木新品种‘抗砧3号’ [J]. *园艺学报*, 2011, 38(6): 1207-1208.
- [18] 郭艳超, 王文成, 周汉良, 等. 盐胁迫对甜菜叶、根主要生理指标的影响 [J]. *中国糖料*, 2011(3): 20-22.
- [19] 孟凡娟, 庞洪影, 王建中, 等. NaCl 和 Na₂SO₄ 胁迫下两种刺槐叶肉细胞叶绿体超微结构 [J]. *生态学报*, 2011, 31(3): 734-741.
- [20] 田晨霞, 张咏梅, 王凯, 等. 紫花苜蓿组织解剖结构对 NaHCO₃ 盐碱胁迫的响应 [J]. *草业学报*, 2014, 23(5): 133-142.
- [21] 侯江海, 高启明, 克热木·伊力. NaCl 胁迫对两种扁桃幼苗根系 K⁺、Na⁺、Cl⁻ 含量和超微结构的影响 [J]. *北方园艺*, 2014(23): 1-5.
- [22] 江淑琼, 周守标, 刘坤, 等. 盐胁迫对石蒜叶片形态结构和生理指标的影响 [J]. *生物学杂志*, 2010, 27(5): 26-30.
- [23] KONONOWICZA K, HASEGAWA P M, BRESSAN R A. Cell cycle duration in tobacco cells adapted to NaCl [J]. *Environmental and experimental botany*, 1992, 32(1): 1-9.
- [24] 葛江丽, 石雷, 谷卫彬, 等. 盐胁迫条件下甜高粱幼苗的光合特性及光系统II功能调节 [J]. *作物学报*, 2007, 33(8): 1272-1278.
- [25] 王丹, 万春阳, 侯俊玲, 等. 盐胁迫对甘草叶片光合色素含量和光合生理特性的影响 [J]. *热带作物学报*, 2014, 35(5): 957-961.
- [26] 秦景, 董雯怡, 贺康宁, 等. 盐胁迫对沙棘幼苗生长与光合生理特征的影响 [J]. *生态环境学报*, 2009, 18(3): 1031-1036.
- [27] 韩志平, 张海霞, 刘渊, 等. NaCl 胁迫对不同品种黄瓜种子萌发特性的影响 [J]. *北方园艺*, 2014(1): 1-5.
- [28] 梅杨, 李海蓝, 罗红艺, 谈光合电子传递和光合磷酸化 [J]. *高等函授学报(自然科学版)*, 2007, 21(3): 45-48.
- [29] EVERARD J D, GUCCI R, KANN S C, et al. Gas exchange and carbon partitioning in the leaves of celery (*Apium graveolens* L.) at various level of root zone salinity [J]. *Plant Physiol*, 1994, 106: 281-292.
- [30] 朱新广, 张其德, 匡廷云. NaCl 胁迫对 PSII 光能利用和耗散的影响 [J]. *生物物理学报*, 1999, 15(4): 787-791.
- [31] NEALE P J, MELIS A. Salinity-stress enhances photoinhibition of photosynthesis in *Chlamydomonas reinhardtii* [J]. *Plant Physiol*, 1989, 134: 619-622.
- [32] 王丽燕. NaCl 胁迫对植物光合作用的影响 [J]. *德州学院学报*, 2005, 21(4): 12-14.
- [33] 陈俊. 碱地肤幼苗抗氧化酶系统对盐碱混合胁迫的生理响应特点 [D]. 长春: 东北师范大学, 2006: 4-10.
- [34] SREENIVASULU N, RAMANJULU S, RAMACHANDRA-KINI K, et al. Total peroxidase activity and peroxidase isoforms as modified by salt stress in two cultivars of fox-tail millet with differential salt tolerance [J]. *Plant Sci*, 1999, 141(1): 1-9.
- [35] TANG W, NEWTON R J. Polyamines reduce salt-induced oxidative damage by increasing the activities of antioxidant enzymes and decreasing lipid peroxidation in Virginia pine [J]. *Plant Growth Regul*, 2005, 46(1): 31-43.
- [36] KOHLER J, HERNÁNDEZ J A, CARAVACA F, et al. Induction of antioxidant enzymes is involved in the greater effectiveness of a PGRR versus AM fungi with respect to increasing the tolerance of lettuce to severe salt stress [J]. *Environmental and experimental botany*, 2009, 65(2/3): 245-252.
- [37] 田晓艳, 刘廷吉, 张蕾, 等. 盐胁迫对景天三七保护酶系统、MDA、Pro 及可溶性糖的影响 [J]. *草原与草坪*, 2009(6): 11-14.
- [38] 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.
- [39] 陈沁, 刘友良. H₂O₂ 和 ·OH 及其清除剂对麦叶片液泡膜微囊质子转运活性的影响 [J]. *植物生理学报*, 1999, 25(3): 281-286.
- [40] 孙孟超, 尹颢鹏, 马晓蕾, 等. 盐胁迫对欧李幼苗生理响应及离子含量的影响 [J]. *经济林研究*, 2012, 30(2): 33-37.
- [41] 高红明, 吴晓霞, 张彪, 等. Na₂CO₃ 胁迫下星星草幼苗活性氧及保护酶活性的变化 [J]. *植物研究*, 2006, 26(3): 308-312.
- [42] 李源, 刘贵波, 高洪文, 等. NaCl 胁迫对不同苜蓿种质苗期生长特性的影响 [J]. *华北农学报*, 2010, 25(S1): 109-116.
- [43] 阮成江, 谢庆良. 盐胁迫下沙棘的渗透调节效应 [J]. *植物资源与环境学报*, 2002, 11(2): 45-47.
- [44] EL-SAMAD H M A, SHADDAD M A K. Salt tolerance of soybean cultivars [J]. *Biologia plantarum*, 1997, 39(2): 263-269.
- [45] WHITE P J, TESTER M A. Potassium channels from the plasma membrane of rye roots characterized following incorporation into planar lipid bilayers [J]. *Planta*, 1992, 186(2): 188-202.
- [46] WANG P, GUO Q, WANG Q, et al. PtAKT1 maintains selective absorption capacity for K⁺ over Na⁺ in halophyte *Puccinellia tenuiflora* under salt stress [J]. *Acta physiologicae plantarum*, 2015, 37(5): 100-110.
- [47] 李平华, 张慧, 王宝山. 盐胁迫下植物细胞离子稳态重建机制 [J]. *西北植物学报*, 2003, 23(10): 1810-1817.
- [48] 陈菊培. 盐胁迫下植物细胞吸收 Na⁺ 的可能途径 [J]. *海南大学学报(自然科学版)*, 2005, 23(4): 383-389.
- [49] MAATHUIS F J M, AMTMANN A K. K⁺ nutrition and Na⁺ toxicity: The basis of cellular K⁺/Na⁺ ratios [J]. *Annals of botany*, 1999, 84(2): 123-133.
- [50] MUNN R, JAMES R A, LÄUEHLI A. Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals [J]. *Journal of experimental botany*, 2006, 57(5): 1025-1043.

(上接第 29 页)

- [55] KORNER C J, KLAUSER D, NIEHL A, et al. The immunity regulator BAK1 contributes to resistance against diverse RNA viruses [J]. *Mol Plant Microbe Interact*, 2013, 26(11): 1271-1280.
- [56] 陶媛. 表油菜素内酯提高西葫芦病毒病抗性的生理机制研究 [D]. 杭州: 浙江大学, 2005.
- [57] DENG X G, ZHU T, PENG X J, et al. Role of brassinosteroid signaling in modulating *Tobacco mosaic virus* resistance in *Nicotiana benthamiana* [J]. *Sci Rep*, 2016, 6: 20579.
- [58] XIA X J, WANG Y J, ZHOU Y H, et al. Reactive oxygen species are involved in brassinosteroid-induced stress tolerance in cucumber [J]. *Plant Physiol*, 2009, 150(2): 801-814.
- [59] LIU X T, CAO X Q, SHI S C, et al. Comparative RNA-Seq analysis reveals a critical role for brassinosteroids in rose (*Rosa hybrida*) petal defense against *Botrytis cinerea* infection [J]. *BMC Genet*, 2018, 19(1): 62.
- [60] 李艳楠. 油菜素内酯处理对番茄根结线虫的防治效果研究 [D]. 洛阳: 河南科技大学, 2012.
- [61] 张丹丹. 油菜素内酯提高黄瓜对根结线虫抗性的机制研究及田间效应 [D]. 杭州: 浙江大学, 2012.
- [62] SONG L X, XU X C, WANG F N, et al. Brassinosteroids act as a positive regulator for resistance against root-knot nematode involving RESPIRATORY BURST OXIDASE HOMOLOGY-dependent activation of MAPKs in tomato [J]. *Plant Cell Environ*, 2018, 41(5): 1113-1125.
- [63] YANG D H, HETTENHAUSEN C, BALDWIN I T, et al. BAK1 regulates the accumulation of jasmonic acid and the levels of trypsin proteinase inhibitors in *Nicotiana attenuata*'s responses to herbivory [J]. *J Exp Bot*, 2011, 62(2): 641-652.
- [64] PRINCE D C, DRUREY C, ZIPFEL C, et al. The leucine-rich repeat receptor-like kinase BRASSINOSTEROID INSENSITIVE1-ASSOCIATED KINASE1 and the cytochrome P450 PHYTOALEXIN DEFICIENT3 contribute to innate immunity to aphids in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2014, 164(4): 2207-2219.