

盐胁迫对向日葵幼苗生长及生理特性的影响

凌云鹤,周 瑶,景 兵,李春莲,肖恩时,王中华

(西北农林科技大学农学院,陕西 杨凌 712100)

摘要:以银叶向日葵 ARG1807(Wt)为供试材料,陕葵2号的保持系(HA)和恢复系(HL)为对照材料,利用 250 mmol · L⁻¹ NaCl 溶液进行盐胁迫处理 7 d,分析供试材料与对照材料盐胁迫前后的形态变化以及叶片中的叶绿素、脯氨酸、丙二醛含量及 SOD 活性等生理指标差异,探究银叶向日葵耐盐的形态和生理基础。结果表明:(1)Wt 的株高、叶面积增量以及根、茎、叶生物量分别比未进行 NaCl 胁迫处理植株(对照,CK)减少 24.53%、38.21%、2.59%、5.50%、3.42%,其变化幅度小于 HA 和 HL。(2)在盐胁迫处理下,各向日葵品种的胞间二氧化碳浓度(Ci)均显著下降,而气孔限制值(Ls)显著上升,说明 HA、HL 与 Wt 净光合速率降低主要是由于气孔因素。(3)在盐胁迫下,3 个向日葵品种叶片的脯氨酸含量(Pro)、丙二醛含量(MDA)、超氧化物歧化酶(SOD)活性、过氧化物酶(POD)活性以及过氧化氢酶活性(CAT)均发生了显著变化,其中,Wt 的脯氨酸含量、SOD 活性、POD 活性以及 CAT 活性分别比 CK 增加 279.94%、65.09%、211.11%和 55.91%,高于 HA 和 HL,而 MDA 含量比 CK 增加 231.10%,低于 HA。(4)随着时间的推移,3 个向日葵品种叶片失水速率均显著上升,其中,Wt 的失水速率一直低于 HA、HL。在失水 150 min 时,HA 失水速率最高,达 84%,Wt 叶片失水最慢,失水速率为 69%,说明 Wt 在保水能力方面具有显著优势。(5)观察向日葵叶片表型发现:Wt 的叶片表皮毛长度长,密度明显多于 HA 和 HL,推测这可能是 Wt 保水性强于 HA 和 HL 的原因。分析表明:在盐逆境下,形态指标和生理指标,均为银叶向日葵表现最佳,优势突出,表明其在盐逆境下具有更强的适应能力。

关键词:银叶向日葵;盐胁迫;生长;光合特性;生理特性

中图分类号:S565.5 **文献标志码:**A

Effects of salt stress on growth and physiological characteristics of sunflower at seedling stage

LING Yun-he, ZHOU Yao, JING Bing, LI Chun-lian, XIAO En-shi, WANG Zhong-hua

(College of Agriculture, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: To investigate the morphological and physiological bases in its salt tolerance, a silver leaf sunflower ARG1807(Wt) was used as the test material, and two other oil sunflower inbred lines, HA and HL, were used as the control materials. Salt stress treatment was carried out with 250 mmol · L⁻¹ of NaCl solution for 7 days. The morphological changes before and after salt stress, as well as the differences in physiological indexes including levels of chlorophyll, proline, malondialdehyde content and SOD activity in leaves were measured. The results showed that: (1) It was noticed that plant height, leaf area, and biomasses of root, stem, and leaf of Wt after salt stress were lower than those of the HA and HL by 24.53%, 38.21%, 2.59%, 5.50%, and 3.42%, respectively. (2) It was further found that under salt stress, the intercellular carbon dioxide concentration (Ci) of each sunflower was decreased significantly, while limiting value of stomata (Ls) elevated significantly, indicating that the decrease in photosynthetic rate of HA, HL and Wt sunflowers were mainly due to stomatal factors. (3) The activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), catalase (CAT), the contents of proline (Pro) and malondial-

收稿日期:2018-06-29

修回日期:2018-09-05

基金项目:国家特色油料产业技术体系杨凌综合试验站项目(CARS-14-2-21);国家自然科学基金青年科学基金(31601335);中央高校基本科研业务费(2452016012)

作者简介:凌云鹤(1994-),女,黑龙江牡丹江人,在读硕士,研究方向为向日葵逆境胁迫。E-mail:1103328750@qq.com

通信作者:李春莲(1970-),女,陕西澄城人,博士,副教授,主要从事小麦遗传育种、农业生物技术研究。E-mail:lclian@163.com

景兵(1983-),男,山西运城人,博士,讲师,主要从事小麦和向日葵重要农艺性状形成的分子基础研究。E-mail:jingbing94@gmail.com

dehyde (MDA) in three sunflower varieties were significantly changed after salt stress. Among them, the proline content, SOD activity, POD activity and CAT activity of Wt were increased by 279.94%, 65.09%, 211.111% and 55.91%, respectively, higher than those increased in the HA and HL, whereas the MDA content increased by 231.10% after salt treatment, lower than that increased in HA and HL. (4) With time going, the water loss rate in leaves of the three sunflower varieties increased significantly. Among them, the water loss rate of Wt is always lower than that of HA and HL. At 150 min, water loss rate in HA and Wt was the highest and the lowest, reaching levels of 84% and 69%, respectively, implying that Wt maybe more advantageous in water retention. (5) Through the observations on phenotypes of sunflower leaves, it was worth mentioning that the length and density of trichome of Wt leaves were richer than those of HA and HL. It is reasonable to speculate that this may be the reason why the water retention of Wt was stronger than that of HA and HL. Taken together, our analyses showed that in terms of both morphological and physiological indicators under salt stress, silver leaf sunflower exhibited good performance and prominent superiority. In short, silver leaf sunflower has an ultimate ability to adapt against salt.

Keywords: silver leaf sunflower; salt stress; growth; photosynthetic characteristics; salt tolerance physiological characteristics

由于经济和工业高速发展,土壤盐渍化使大面积土壤资源难以利用,严重制约我国农林业生产发展和生态环境的改善,因此合理开发和利用大面积的盐渍化土地,筛选耐盐植物资源,改善盐渍化土地生态环境成为我国农林业生产中的迫切任务。栽培向日葵 (*Helianthus annuus* L.) 属菊科向日葵属,双子叶植物栽培种,起源于北美西南部^[1]。其具有高产、出油率高,能耐受干旱、易存活、耐贫瘠、适应性强等优良特性,也是瘠薄旱地和盐碱地重要的油料作物^[2]。但由于驯化过程中的遗传瓶颈,栽培向日葵缺乏必要的变异性以适应不断变化的生物和非生物条件,如颜宏等^[3]发现,各种盐溶液浸种对向日葵种子萌发的影响依次是 NaHCO_3 > 混合盐 > NaCl 。王桂芹等^[4]从解剖学角度分析不同品种向日葵耐盐性发现,低浓度的盐处理能促进向日葵种子的萌发,并可以缩短种子的萌发周期。唐奇志等^[5]利用海水处理向日葵幼苗,也发现低浓度盐处理能促进向日葵的生长发育。孔东等^[6]发现当土壤盐分过高时,就会使植株生长发育缓慢,产量降低,甚至个别向日葵品种直接枯萎死亡。张俊莲等^[7]在生理方向进行研究,发现盐胁迫对向日葵的所有细胞器伤害都非常大,表现为随着盐浓度的提高细胞器受到不同程度的损伤,且都呈现上升趋势,导致其功能也随着下降,甚至完全丧失。为了克服驯化种质中的这种缺陷,育种者利用野生物种来扩展遗传变异性以掺入到优良的向日葵繁殖种群中,如刘海学等^[8]在不同盐浓度的 MS 培养基上分别诱导培养后得到了不同耐盐程度的新向日葵株系,并已选育出几种比较耐盐的品种。银叶向日葵 (*H. argophyllus*) 是栽培向日葵的最近亲属^[1]。由

于银叶向日葵生长在干旱地区,有时也生长在海洋附近的土地上,因此有人认为它可能是耐盐等位基因的良好来源^[9],也可用作向日葵改良中有利等位基因的供体^[9],并且它被认为是对非生物胁迫的耐受性来源^[10],目前国内外对向日葵耐盐性的研究不多,因此研究银叶向日葵耐盐的形态和生理机制对于提高栽培向日葵耐盐性具有重要意义。本研究以不同品种的向日葵幼苗为研究对象,采用 $250 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ 盐溶液胁迫 7 d 的方法,进行了幼苗生长状况的调查,通过分析比较银叶向日葵与油菜自交系盐胁迫前后的形态变化以及叶片中的叶绿素、脯氨酸、丙二醛含量及 SOD 活性等生理指标差异,来探究银叶向日葵耐盐的形态和生理基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料及处理

供试材料为银叶向日葵 ARG1807(Wt),对照材料为陕葵 2 号的保持系(HA)和恢复系(HL),所有材料均源于西北农林科技大学农学院旱区作物逆境生物学国家重点实验室。

采用土培盆栽试验,营养钵大小为 $7 \text{ cm} \times 7 \text{ cm}$,每盆装入 200 g 湿润培养土。每盆精选籽粒饱满均匀且无病虫害的种子 8 粒,播后正常供应水分,幼苗生长至 2 叶 1 心时间苗,每盆定苗 2 株。4 叶 1 心后开始进行 $250 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ 盐胁迫处理。分别于盐胁迫 7 d 后的上午 10:00,随机选择经过处理(NaCl)及未经处理(对照,CK)的植株叶片,用剪刀取下位于中部的叶片,将其分别放入取样袋,然后放进有冰块保温箱中,迅速带回实验室。在实验室用液氮处理后将其放入 -80°C 冰箱保存,用于后续试验

指标的测定^[11],每个指标设置3个生物学重复。

1.2 试验方法

1.2.1 形态指标的测定 株高用直接测量法;叶面积用PC+相机法测定;生物量用烘干后称重法测定^[12]。

1.2.2 生理指标的测定 叶绿素含量($\text{Chl}/\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)测定采用乙醇比色法^[13];使用Li-6400便携式光合测定仪(Li-Cor6400, USA)测定光合参数,包括:光合速率($\text{Pn}/\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、气孔导度($\text{Gs}/\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、胞间二氧化碳浓度($\text{Ci}/\mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$)以及气孔限制值($\text{Ls}/\%$)^[12];采用茚三酮比色法测定脯氨酸含量($\text{Pro}/\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)^[13];丙二醛含量($\text{MDA}/\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)的测定用硫代巴比妥酸法^[13]。超氧化物歧化酶($\text{SOD}/\text{U} \cdot \text{g}^{-1}$)活性用氮蓝四唑法测定^[13];过氧化氢酶活性($\text{CAT}/\text{U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$)采用紫外吸收法测定^[13];过氧化物酶活性($\text{POD}/\text{U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$)采用愈创木酚比色法测定^[13]。离体叶片在暗处充分供水后,称量鲜重,静置于相同的条件下,每隔0.5 h进行称重,计算各时间点的离体叶片失水速率^[14]。以上指标的测定均重复3次,

取平均值。

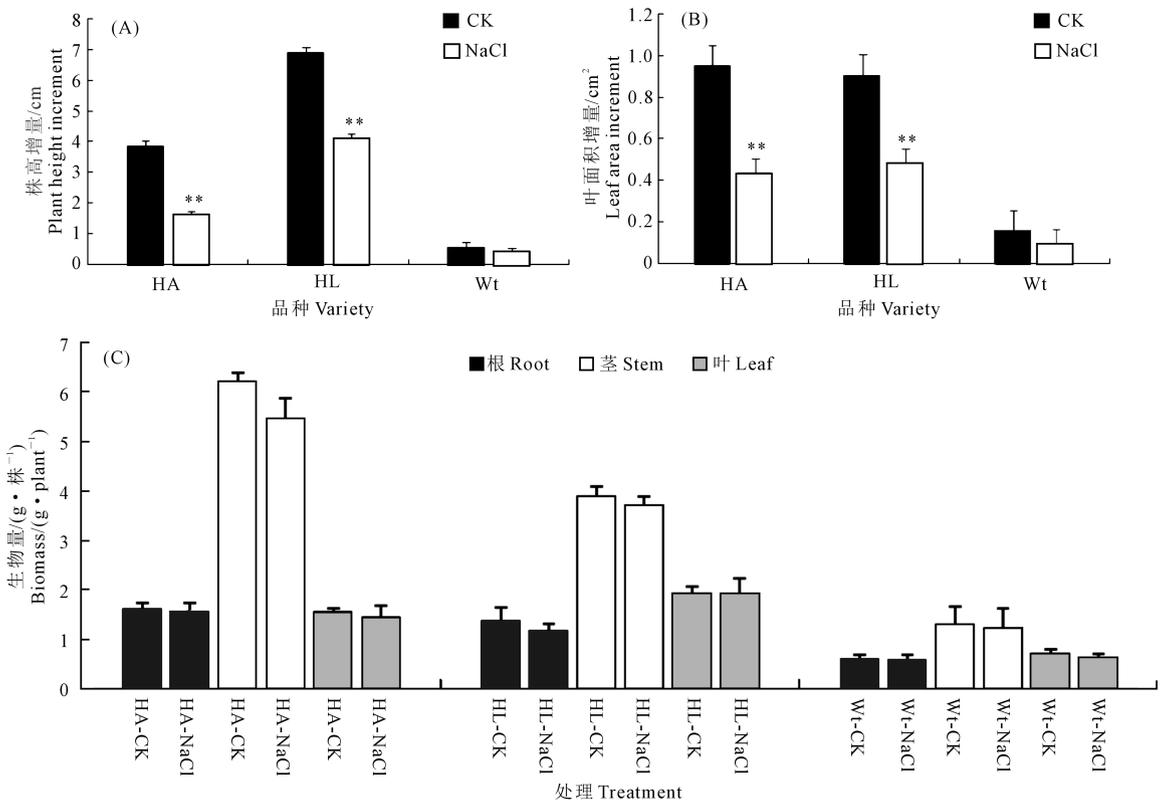
1.3 数据处理与分析

采用Microsoft Excel 2013和STSTSYS软件进行实验数据的处理与差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 盐胁迫对向日葵幼苗生长的影响

由图1可知,与正常供水相比,盐胁迫处理下参试品种向日葵的株高、叶面积(7 d)以及根、茎、叶生物量(7 d)均有所降低。HA、HL以及Wt的株高增量分别比对照减少了58.22%、40.32%和24.53%;叶面积增量分别比对照减少了54.31%、46.70%和38.21%。比较不同品种下降幅度可以看出,Wt的株高、叶面积增量降幅最小,HA降幅最大。HA、HL的株高增量、叶面积增量与CK相比差异显著($P < 0.05$),Wt的株高增量、叶面积增量与CK差异不显著($P > 0.05$),反映出盐胁迫对Wt株高、叶面积的影响较小。生物量的研究表明,盐逆境下各品种向日葵的根、茎及叶生物量均小于CK且差异不显著($P > 0.05$)。



注:CK—对照;NaCl—250 mmol · L⁻¹ NaCl 处理; * * 表示 CK 与 NaCl 处理在 0.01 水平上差异显著, * 表示 CK 与 NaCl 处理在 0.05 水平上差异显著。下同。

Notes: CK—control; NaCl—salt treatment. * * indicates that CK and NaCl treatment differ significantly at $P < 0.01$ level. * indicates significant difference at $P < 0.05$ level between CK and NaCl treatment. The same below.

图1 盐胁迫7 d 向日葵的生长特性

Fig.1 Growth characteristics of sunflower under salt stress for 7 days

2.2 盐胁迫对向日葵光合生理特性的影响

在 $250 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaCl}$ 处理后,各品种叶绿素含量呈现出明显的下降趋势(图 2A),HA、HL、Wt 的叶绿素含量分别比对照下降了 28.34%、40.59%、3.81%,HL 的变化幅度最大。经过差异显著性分析,

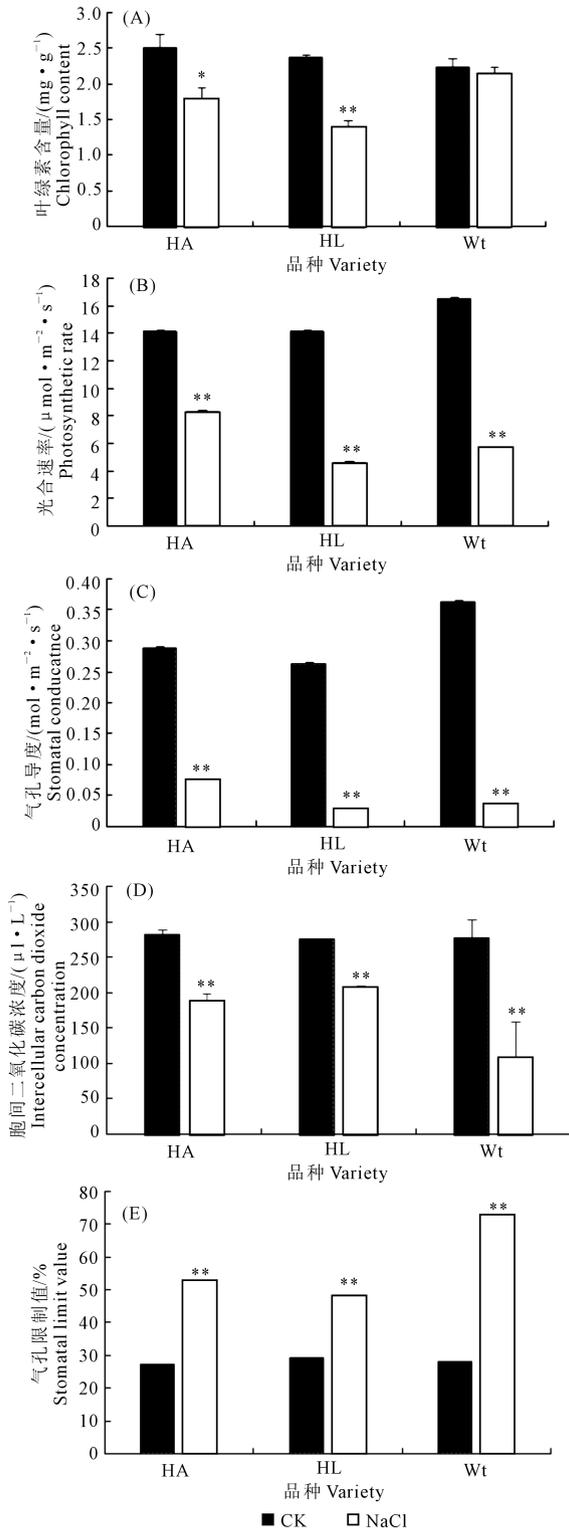


图 2 盐胁迫 7 d 向日葵的光合参数

Fig.2 Photosynthetic parameters of sunflower under salt stress for 7 days

盐处理下的 HA、HL 与 CK 间的差异达到显著水平 ($P < 0.05$), Wt 的差异未达到显著水平,反映了盐胁迫对 Wt 的影响小。从图 2B、C 中可以看出盐逆境下 Pn 和 Gs 值呈极显著 ($P < 0.01$) 下降。从图 2D、E 中可以看出各向日葵品种在盐胁迫后 Ci 值极显著 ($P < 0.01$) 低于对照,导致气孔限制值 Ls 显著上升。这充分说明了盐逆境与向日葵的光合速率有很大关系,它可能会导致向日葵气孔关闭,也可能会直接破坏其光合系统,使向日葵的光合速率显著下降。

2.3 盐胁迫对向日葵耐盐生理指标的影响

2.3.1 脯氨酸含量 盐逆境下,植株通过积累渗透物质,降低渗透势,保证细胞可以继续从外界吸水^[15]。在盐胁迫 7 d 时,各参试品种与 CK 脯氨酸含量差异均达极显著水平 ($P < 0.01$),见图 3。HA、HL、Wt 的脯氨酸含量分别比对照增加了 176.10%、277.87%、279.94%。各品种增加幅度为 Wt > HL > HA,说明 Wt 在盐胁迫下能够积累更多的脯氨酸,来增强其渗透调节能力,缓解逆境压力,抗盐能力较强。

2.3.2 丙二醛及保护酶活性 从图 4 可以看出,正常条件下 3 个品种的 MDA 含量处于较低水平,在 $250 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaCl}$ 处理下,3 个品种 MDA 含量分别比对照增加了 352.62%、85.22%、231.10%。

比较盐胁迫下不同品种 SOD、POD 及 CAT 的增幅,可发现盐逆境下, Wt 叶片的 SOD 增幅为 65.09%,POD 活性的增幅为 211.11%,CAT 活性的增幅为 55.91%,盐胁迫下 Wt 的 SOD、POD 及 CAT 增幅均高于其他两个品种,表明 Wt 清除活性氧的能力较好,耐盐性较强。

2.3.3 叶片表型及失水速率 为进一步探究 3 个向日葵品种在非气孔因素方面的差异,对向日葵叶片表型进行观察发现:Wt 的叶片表皮毛长度及密度远远多于 HA 和 HL,且其下表皮表皮毛数目显著多于上表皮,而 HA 及 HL 上表皮表皮毛的长度及密度均多于下表皮(图 5)。

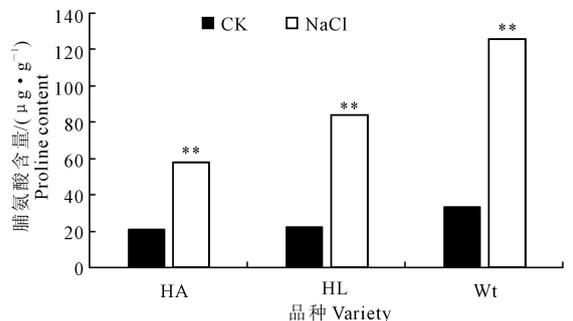


图 3 盐胁迫 7 d 向日葵的脯氨酸含量

Fig.3 Proline content of sunflower under salt stress for 7 days

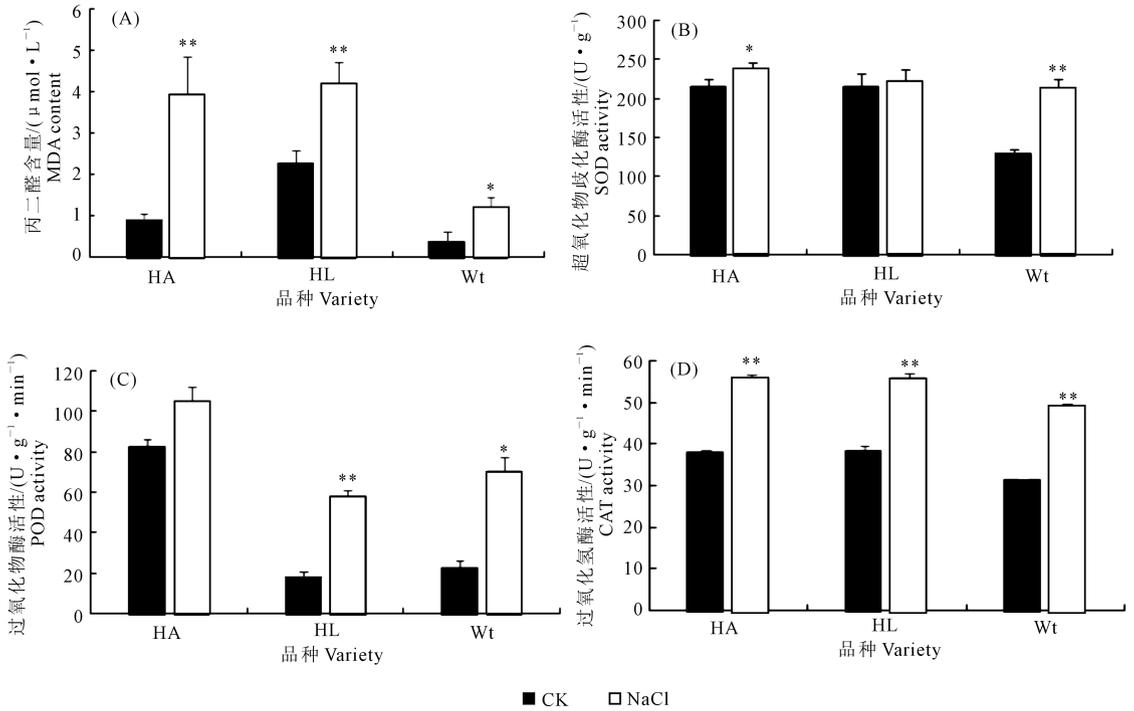
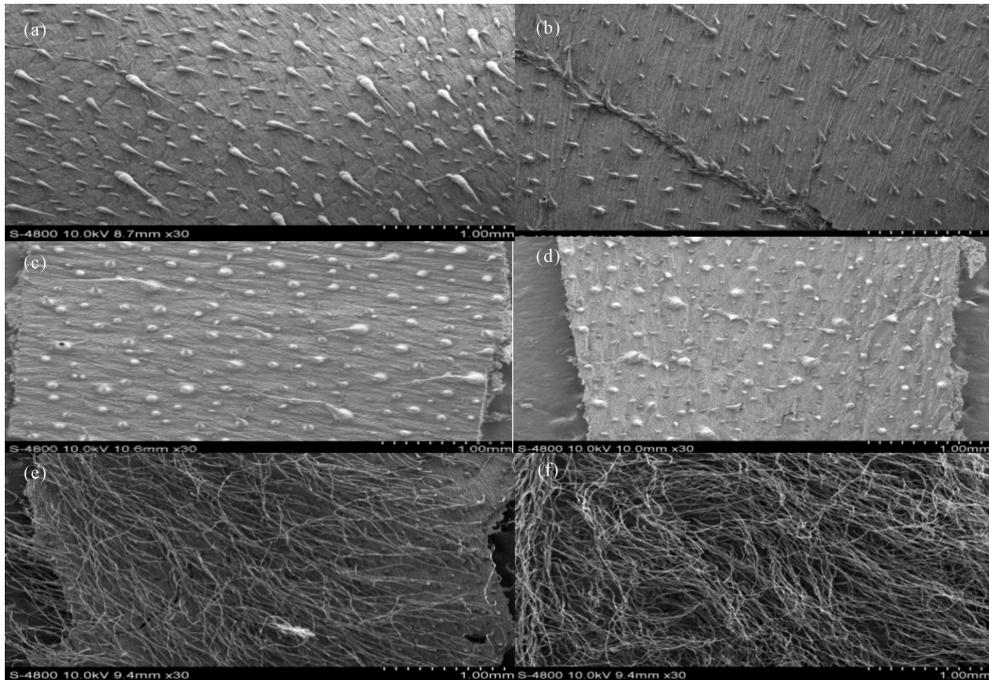


图 4 盐胁迫 7 d 向日葵的 MDA 含量以及 SOD、POD、CAT 酶活性

Fig.4 Contents of MDA and the activity of SOD,POD and CAT in sunflower under salt stress for 7 days



注:图(a)、(c)、(e)分别为 HA、HL、Wt 的上表皮;图(b)、(d)、(f)分别为 HA、HL、Wt 的下表皮。

Note: figures (a), (c) and (e) are the upper epidermis of HA, HL and Wt, respectively; figures (b), (d) and (f) are the lower epidermis of HA, HL and Wt, respectively.

图 5 向日葵叶表面扫描电镜图(30×)

Fig.5 Scanning image at electron microscope of sunflower leaf surface

由图 6 可见,随着时间的变化,3 个向日葵品种叶片失水速率均显著上升。HA 的叶片失水速率一直高于其他两个品种;在 30 min 之后,可以明显看

出 Wt 的叶片失水速率一直低于 HA、HL,在失水时间为 150 min 时,HA 的失水速率最高,达 84%;Wt 的叶片失水最慢,失水速率为 69%,说明 Wt 在叶片

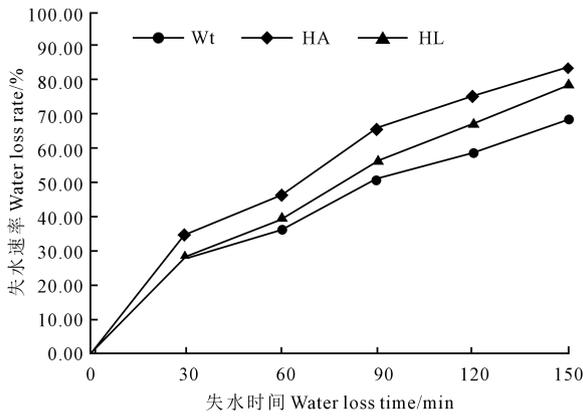


图 6 向日葵叶片失水速率

Fig.6 Water loss rate of sunflower leaf

保水方面具有显著优势,可能是由于其叶片表面密生表皮毛。

3 讨论与结论

当植物遭受盐胁迫时,会出现一系列的可见表现,如生长速率减慢,叶色变淡乃至叶片脱落,甚至是植株死亡等;同时生理指标也会发生改变,如丙二醛和脯氨酸含量增加^[16-18],光合速率减慢^[16,19],膜透性增大^[18]等。不同植物因其组织结构和生理功能不同,耐盐能力也有所差异。本试验发现,250 mmol·L⁻¹的高浓度 NaCl 胁迫会对向日葵的生长造成伤害,HA、HL 的株高、叶面积及生物量均显著下降($P<0.05$),表明盐胁迫对它们的生长造成了损伤且对其生物学产量的积累产生了抑制作用。而 Wt 表现为株高和叶面积与对照相比无明显差异($P>0.05$)。王新伟等^[20-21]发现盐胁迫阻碍马铃薯的生长与发育,使其出苗率降低、产量下降。丁顺华等^[22]认为盐胁迫会影响小麦出苗时间和出苗率。Munns^[23]等经过研究发现,植株若长期处在盐逆境中,会导致其叶面积缩小。本研究与上述研究结果基本一致。

在盐胁迫条件下,衡量植物耐盐性的生理指标之一是叶片光合色素含量。叶绿素是植物进行光合作用的最主要色素,叶绿素含量的变化在一定程度上能反映植物进行光合作用的强度^[12]。本试验表明,经盐胁迫处理后,叶绿素含量下降幅度:HL>HA>Wt,说明 Wt 相较于 HA、HL 来说,所受盐逆境影响较小。植物与环境 CO₂和水汽的交换通过改变气孔开度等方式进行^[12],从而调节光合速率与蒸腾速率来适应逆境环境。叶片光合速率降低一般为气孔和非气孔两个原因,主要依据 C_i 和 L_s 的变化

方向来进行判定,当 C_i 降低、 L_s 升高时,主要是由于气孔因素; C_i 升高而 L_s 下降则非气孔是主要因素^[24-25]。本试验发现在盐胁迫处理后参试向日葵的 C_i 均显著下降,而 L_s 显著上升,说明向日葵光合速率显著降低主要是由于气孔因素,其中气孔导度降低,CO₂供应不足,限制了光合的顺利进行。

当植物遭受机械伤害或者生物攻击时,会使其体内活性氧代谢系统紊乱,体内膜脂过氧化作用被启动,从而破坏膜结构^[26]。MDA 是脂质过氧化产物之一,其含量高低可代表膜受伤程度^[27]。当 MDA 大量增加时,表明植株体内细胞受到较严重的破坏^[1,28]。在植物体内,氧被认为是电子传递的受体,获得电子后能转化成超氧化物阴离子,经过一系列自由基连锁反应转化生成过氧化氢、羟自由基、单线态氧等其它的氧自由基,最后导致植物细胞的氧化损伤^[29]。植物在正常生长过程中进行代谢活动所产生的活性氧不会影响其体内的物质,但一旦受到外界条件影响,导致细胞的正常生理代谢受阻,就可能会造成一定的生理伤害。其中 SOD 催化超氧阴离子自由基发生歧化反应,消除有毒离子 O₂⁻,从而产生危害性较小的 H₂O₂ 和 O₂^[30]。CAT 能继续催化 H₂O₂ 分解,形成 H₂O 和 O₂。此时,POD 也在清除 H₂O₂ 的过程中起着重要的作用^[31-32]。由于这 3 种保护酶的联合作用,使得植物体内自由基含量稳定,从而避免自由基对植株的伤害,提高了植物体抵抗胁迫的能力^[33-35]。本试验结果表明,在盐处理下,3 个向日葵品种的生物膜受到了伤害,导致膜脂过氧化产物 MDA 含量上升。胁迫后,Wt 与其他两个品种相比,其 MDA 含量最低,说明与栽培向日葵相比,Wt 的膜脂过氧化程度低,受伤害小。比较盐胁迫下 3 个向日葵品种的 SOD、POD 及 CAT 活性的增加幅度,Wt 的 SOD、POD 及 CAT 增幅均是最大,表明 Wt 通过消除盐胁迫过程中产生的有害物质——活性氧自由基来对自身的细胞起保护作用,从而增强自我修复能力,使得其耐盐性较其他两个品种强。

有研究表明,番茄表皮毛的不同密度和类型与其抗逆效果的关系非常紧密,表皮毛丰富的番茄可能具有抗冷的特性,经过相同的胁迫处理发现,很多表面带有致密绒毛的野生番茄在冷害下比其他不具备致密腺毛特征的普通番茄的生存率更高^[36]。相关文献表明,在植物受到来自外界的胁迫如冷害、干旱以及病虫害危害时,表皮毛会通过自身的免

疫反应产生某些防御化合物,从而保护植物不受侵害^[37]。本研究中 Wt 的光合速率降低,主要是气孔因素,与栽培向日葵并无差异,而 Wt 叶片表面密生表皮毛,与栽培向日葵相比,在降低叶片失水速率方面具有显著优势,说明 Wt 失水速率慢与非气孔因素相关,有待于进一步研究。

参 考 文 献:

- [1] 岳云.盐胁迫对油葵生理生态指标及吸盐效果的研究[D].兰州:甘肃农业大学,2007.
- [2] 邱念伟,杨洪兵,王宝山.Na⁺/H⁺逆向转运蛋白及其与植物耐盐性的关系[J].植物生理学报,2001,37(3):260-264.
- [3] 颜宏,赵伟,陈文静,等.不同盐溶液浸种对向日葵种子萌发的影响[J].种子,2007,26(2):69-72.
- [4] 王桂芹,段亚军.向日葵不同品种耐盐碱性与解剖结构比较研究[J].赤峰学院学报(汉文哲学社会科学版),2002,(6):34-36.
- [5] 唐奇志,刘兆普,陈铭达,等.海水处理对向日葵幼苗生长及叶片一些生理特性的影响[J].植物学报,2004,21(6):667-672.
- [6] 孔东,史海滨,霍再林,等.河套灌区不同盐分含量土壤对向日葵生长的影响[J].沈阳农业大学学报,2004,35(5):414-416.
- [7] 张俊莲,陈勇胜,武季玲,等.向日葵对盐逆境伤害的生理反应及耐盐性研究[J].中国油料作物学报,2003,25(1):45-49.
- [8] 刘海学,王罡,季静,等.向日葵(*Helianthus annuus* L.)不同外植体组织培养及其再生的研究[J].中国农业科学,2006,39(11):2208-2213.
- [9] Barb J G, Bowers J E, Renaut S, et al. Chromosomal evolution and patterns of introgression in helianthus [J]. Genetics, 2014, 197(3): 969-979.
- [10] Rey I. Silverleaf sunflower in Sunflower Breeding: From Comparative Mapping to the Genetics of Salt Tolerance in the Species [D]. Athens: University of Georgia, 2011.
- [11] 李东魁,王蒂,张俊莲,等.转 *BADH* 基因马铃薯无性繁殖二代耐盐性检测[J].植物生理学报,2007,43(5):873-875.
- [12] 阿曼古丽·买买提阿力.盐胁迫对不同栽培种棉花幼苗生长及生理特性影响的差异研究[D].乌鲁木齐:新疆农业大学,2016.
- [13] 汤章城.现代植物生理学实验指南[M].北京:科学出版社,1999:110-200.
- [14] 刘学师.酸枣叶片水分生理与抗旱性关系的研究[J].河南农业,2012,(24):43-46.
- [15] 杜润峰,郝文芳,王龙飞.达乌里胡枝子抗氧化保护系统及膜脂过氧化对干旱胁迫及复水的动态响应[J].草业学报,2012,21(2):51-61.
- [16] 许祥明,叶和春,李国凤.植物抗盐机理的研究进展[J].应用与环境生物学报,2000,6(4):379-387.
- [17] 郭蓓,邱丽娟.植物盐诱导基因的研究进展[J].农业生物技术学报,1999,7(4):401-408.
- [18] 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.
- [19] 朱新广,张其德.NaCl 对光合作用影响的研究进展[J].植物学报,1999,16(4):332-338.
- [20] 王新伟.不同盐浓度对马铃薯试管苗的胁迫效应[J].中国马铃薯,1998,(4):203-207.
- [21] 王新伟,徐龙臣,田中艳,等.马铃薯高淀粉资源田间抗盐鉴定[J].中国蔬菜,1999,1(1):25-28.
- [22] 丁顺华,邱念伟,杨洪兵,等.小麦耐盐性生理指标的选择[J].植物生理学报,2001,37(2):98-102.
- [23] Munns R, Tester M. Mechanisms of salinity tolerance [J]. Annual Review of Plant Biology, 2008, 59(1): 651-681.
- [24] 谷洁,高华.半湿润偏旱区施肥对向日葵水分利用效率影响的研究[J].中国油料作物学报,1999,21(4):57-59.
- [25] 张风华,王者福等.春播与复播油葵籽粒形成期生理特性初步研究[J].新疆农业科学,2000,(6):248-250.
- [26] 刘裕强,江玲,孙立宏,等.褐飞虱刺吸诱导的水稻一些防御性酶活性的变化[J].植物生理与分子生物学报,2005,31(6):643-650.
- [27] 夏曾润.罗布麻适应盐、渗透胁迫和低钾的生理机制及分子基础初步研究[D].兰州:兰州大学,2016.
- [28] 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.
- [29] Moloi M J, Van D W A J. Antioxidative enzymes and the Russian wheat aphid (*Diuraphis noxia*) resistance response in wheat (*Triticum aestivum*) [J]. Plant Biology, 2008, 10(3): 403-407.
- [30] Rehman R U, Zia M, Chaudhary M F. Salicylic acid and ascorbic acid retrieve activity of antioxidative enzymes and structure of Caralluma tuberculata calli on PEG stress [J]. General Physiology and Biophysics, 2017, 36(2): 167-174.
- [31] Sahu B, Sahu A K, Chennareddy S R, et al. Insights on germinability and desiccation tolerance in developing neem seeds (*Azadirachta indica*): role of AOS, antioxidative enzymes and dehydrin-like protein [J]. Plant physiology and Biochemistry, 2017, 112: 64-73.
- [32] 张家洋.重金属及盐胁迫对绿金合果芋生理特性的影响[J].浙江农业学报,2016,28(4):601-608.
- [33] Liu H, Zhang C, Wang J, et al. Influence and interaction of iron and cadmium on photosynthesis and antioxidative enzymes in two rice cultivars [J]. Chemosphere, 2017, 171: 240-247.
- [34] He S, Hu Y, Wang H, et al. Effects of indole-3-acetic acid on arsenic uptake and antioxidative enzymes in *Pteris cretica* var. *ner-vosa* and *Pteris sensiformis* [J]. International Journal of Phyto-remediation, 2017, 19(3): 231-238.
- [35] 武德功,王俊,张露雨,等.抗、感玉米幼苗玉米蚜为害后不同时间的生理响应[J].江苏农业学报,2018,34(3):18-27.
- [36] 宋海慧.番茄表皮毛特征及其在抗胁迫中的功能研究[D].哈尔滨:东北农业大学,2017.
- [37] 张继伟,赵杰才,周琴,等.植物表皮毛研究进展[J].植物学报,2018,53(5):155-166.