

盐碱胁迫对植物的影响及抗性机制研究进展

贾秀苹¹, 王莹², 卯旭辉¹, 柳延涛³, 王兴珍¹

(1. 甘肃省农业科学院作物研究所, 甘肃 兰州 730070; 2. 酒泉市农业科学研究所, 甘肃 酒泉 735000; 3. 新疆农垦科学院作物研究所, 新疆 石河子 832000)

摘要: 盐碱胁迫是仅次于干旱胁迫抑制植物生长发育的主要非生物胁迫之一, 不仅影响植物的生长发育, 而且对农业生产和生态环境造成严重威胁。研究植物的耐盐碱机制, 对耐盐碱作物选育及盐碱地的开发利用具有重要的现实意义。结合近年来国内外的相关研究总结性阐述了盐碱胁迫对植物代谢的伤害(包括离子伤害、膜系统伤害、诱导渗透伤害等)机制, 并从膜系统保护以及诱导基因表达方面综述了植物对盐碱胁迫的缓解机制, 进而提出外源物质的导入、生物技术手段、耐盐碱品种培育是解决植物抗盐碱的主要手段。最后就植物适应盐碱胁迫方面的研究进行了展望, 指出了当前研究者需要解决的问题和突破口, 旨在为提高植物耐盐碱能力、增加作物产量提供一定的理论依据。

关键词: 盐碱胁迫; 植物; 伤害; 抗盐碱机制; 技术手段

中图分类号: S184; Q945.78

文献标志码: A

文章编号: 2097-2172(2024)07-0593-07

doi: 10.3969/j.issn.2097-2172.2024.07.002

Research Progress on Effects of Saline-alkali Stress on Plants and Their Resistance Mechanisms

JIA Xiuping¹, WANG Ying², MAO Xuhui¹, LIU Yantao³, WANG Xinzhen¹

(1. Institute of Crop, Gansu Academy of Agriculture Sciences, Lanzhou Gansu 730070, China; 2. Jiuquan Academy of Agricultural Sciences, Jiuquan Gansu 735000, China; 3. Crop Research Institute of Xinjiang Agricultural Reclamation Academy of Sciences, Shihezi Xinjiang 832000, China)

Abstract: Salt-alkali stress is one of the main abiotic stresses that inhibit plant growth and development, second only to drought stress. It not only affects plant growth and development but also poses a serious threat to agricultural production and the ecological environment. Studying the mechanisms of plant salt-alkali tolerance has significant practical implications for the breeding of salt-alkali tolerant crops and the development and utilization of salt-alkali land. Based on recent domestic and international research, this paper summarizes the mechanisms of salt-alkali stress on plant metabolism, including ion damage, membrane system damage, and induced osmotic damage. It reviews the mechanisms by which plants mitigate salt-alkali stress, focusing on membrane system protection and induced gene expression. It further suggests that the introduction of exogenous substances, biotechnological methods, and the cultivation of salt-alkali tolerant varieties are the main strategies to address plant salt-alkali resistance. Finally, the paper looks forward to research on plant adaptation to salt-alkali stress, pointing out the issues and breakthroughs that current researchers need to address. The aim is to provide a theoretical basis for improving plant salt-alkali tolerance and increasing crop yields.

Key words: Salt-alkali stress; Plant; Damage; Salt-alkali resistance mechanism; Technical method

土壤盐碱化是世界性的资源和生态环境问题, 对保证粮油安全及有效耕地面积造成严重影响。根据联合国粮农组织不完全统计, 全世界盐碱地面积为 9.54 亿 hm^2 ^[1], 约占陆地面积的 1/3。其中

我国约为 0.99 亿 hm^2 , 占世界盐碱面积的 10%^[2], 主要分布在东北、华北、西北干旱和半干旱以及滨海等地区。

我国的盐碱地成分复杂, 是盐化和碱化的混

收稿日期: 2024-02-28

基金项目: 甘肃省农业科学院重点研发计划(2022GAAS20); 兵团科技创新人才项目(2023BC07-06); 国家特色油料产业技术体系建设项目(CARS-14-2-22); 国家自然科学基金(31360343)。

作者简介: 贾秀苹(1976—), 女, 甘肃会宁人, 研究员, 主要从事向日葵遗传育种研究工作。Email: gsxjp666@163.com。

通信作者: 柳延涛(1979—), 男, 新疆石河子人, 研究员, 主要从事向日葵遗传育种研究工作。Email: ziheng1979@126.com。

合体,且盐碱化程度各异,统称为盐碱地^[3]。盐碱胁迫已成为仅次于干旱胁迫的第二大阻碍作物正常生长发育的非生物影响因素^[4],严重威胁着土地的利用率和生物产量。

盐胁迫、碱胁迫为本质上既有关联又有区别的两种不同的非生物胁迫,往往相伴发生,其中渗透胁迫和离子毒害是盐胁迫主要致害因素^[5-6],而碱胁迫除了这些因素之外还涉及高 pH 胁迫^[7]。盐碱胁迫不仅改变土壤中 K^+ 、 Ca^{2+} 等有效营养离子成分,降低土壤渗透势,而且打乱离子间动态平衡,致使植物生理代谢紊乱、生长受到抑制进而影响其产量和品质^[8]。近几年随着盐碱地面积的不断扩增,耕地面积的急剧缩减,盐碱地开发利用作为一种重要的后备耕地资源得到人们的重视,盐碱地改良技术也得到不断地改进。

目前通过选育耐、抗盐碱植物资源,筛选抗盐碱作物新品种,提高其抗盐碱性能是解决植物抗盐碱的主要措施,也是扩大耕地面积,保障粮油安全,改善生态环境,确保农业可持续发展的有效途径。因此,植物的抗盐碱研究已成为国内外从事农业的专家及学者们的热门课题之一^[8]。目前研究报道有关盐碱胁迫对植物的不利影响以及植物对盐碱胁迫响应机理的研究较多^[9-10]。但有关混合盐碱胁迫下所涉及的多组学方面的抗盐碱响应及应答机制的综述性研究报道尚少。我们基于前人研究的基础上综述了盐碱胁迫对植物的伤害以及植物在盐碱逆境下的应答机理,从不同角度提出解决植物抗盐碱性的手段,并根据植物抗盐碱特性从植物应对盐碱胁迫的研究进行了展望。旨在为提高植物的抗盐碱能力、增强植物对盐碱胁迫的缓解机制、增加作物产量提供科学方法和理论依据。

1 盐碱胁迫对植物代谢伤害机制

盐碱胁迫下植物体内 Na^+ 、 Cl^- 含量升高, K^+ 浓度减低,打破了植物细胞内该有的高 K^+ 低 Na^+ 的离子稳态平衡而造成离子伤害,导致代谢紊乱。同时,在盐碱胁迫下,植物体内过量的活性氧大幅度增加,原有的氧化还原系统遭到破坏,多余自由基清除受到抑制,细胞膜结构损伤,透性增大,渗透压失衡,植物吸水困难甚至体内水分外渗,造成植物生理干旱,生长困难。

1.1 胁迫诱导离子伤害

离子伤害是在逆境胁迫下某些离子在植物体内过度积累而对植物造成毒害。植物的正常生长发育必须在营养物质充足的环境中才能进行,盐碱逆境破坏了植物体内离子间动态平衡,这种平衡的破坏主要是通过影响各种离子在植物细胞内的分布,使细胞内正常离子动态失衡,导致 Na^+ 大量聚集而 K^+ 吸收困难,二者造成拮抗,产生离子毒害,植物的生长发育受到严重影响^[11]。如盐碱胁迫下植物体细胞代谢紊乱,细胞膜结构破坏,透性增大,光合作用减弱,植物生长受到抑制等一系列伤害均是由高浓度的 Na^+ 所致。另外,过量的 Na^+ 会替换 K^+ 进入植物细胞,减少植物对 K^+ 的吸收,干扰细胞内 Na^+/K^+ 的比例平衡^[12]。同时, Na^+ 的大量积累还会影响对 Ca^{2+} 的吸收, Ca^{2+} 不足会破坏细胞膜的选择透过性以及阻碍细胞膜上的信号转导^[13]。

1.2 胁迫诱导对膜系统的伤害

膜系统伤害是植物在逆境胁迫下,体内积累过多的有害离子,膜透性破坏,细胞内大量营养元素外流,膜脂过氧化程度及电导率升高,对植物造成的伤害。盐碱土壤中金属离子及 pH 含量过高,高盐碱环境下细胞质中金属离子(特别是 Na^+)的大量积累,使细胞内营养离子平衡破坏,引起渗透胁迫,并产生大量的活性氧,造成氧化胁迫;同时,盐碱胁迫下产生 Na^+ 毒害并在细胞内大量累积,造成植物细胞膜透性增大^[14],细胞内 MDA 含量的大量累积。对植物根系吸水及细胞质膜造成较大伤害。

王宝强等^[15]研究发现,盐碱胁迫下藜麦叶片和茎均受到损害,进一步影响到质膜稳定及膜系统选择透过能力降低。也有研究报道,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;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,抗氧化酶活性降低,膜脂过氧化程度增加,丙二醛含量上升^[16],对细胞膜造成严重伤害。

1.3 胁迫诱导渗透伤害

渗透伤害是作物在逆境胁迫下生理干旱所造成的高渗透压胁迫,通常被简称为渗透胁迫。盐

碱环境下高浓度的盐碱胁迫导致作物细胞膨压和渗透势的变化。细胞的膨压是一种机械作用,在一定条件下植物缺水所致的生理干旱胁迫转化为机械胁迫而被植物识别^[17]。1898年Schimper用生理干旱分析了盐害的机理,并认为盐分胁迫下植物生长受到抑制是由生理缺水造成^[18],主要是因大量可溶性盐的存在降低了土壤渗透势,使植物根系吸水困难或根本不能吸水^[19]。所以,在盐碱地区,虽然土壤含水量很大,但由于含盐量很高,植物吸水不足容易导致生理干旱^[20],造成渗透伤害。

2 盐碱胁迫下植物的抗盐碱缓解机制

植物在盐碱胁迫下主要是通过离子选择性吸收、多余自由基清除、渗透调节物质合成以及代谢类型改变等不同方式应对不良环境对植物造成的伤害。

2.1 离子选择性吸收和 pH 平衡

植物的正常生长代谢必须保持细胞内高 K^+ 低 Na^+ 的比例平衡。盐碱胁迫下植物体内 Na^+ 含量急剧上升, K^+ 含量减少,破坏了细胞内离子平衡。所以植物只能通过自身调解吸收积累有机酸和无机阴离子(Cl^- 、 SO_4^{2-} 、 NO_3^-)以平衡过多的 Na^+ 等阳离子^[21],进而维持细胞内离子平衡和体内pH稳定,提高自身抗盐碱能力。Yang等^[22]研究发现虎尾草在盐碱胁迫下通过有机酸在体内的大量分泌累积来调节体内及根际的pH,保护根系不受盐碱伤害,从而提高了虎尾草抗盐碱能力。

2.2 酶活性对膜系统的保护

植物在逆境胁迫下保护体系分为两种。第一种为酶族保护体系,以过氧化氢酶(CAT)、超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)为主;第二种为非酶族保护体系,以抗坏血酸(ASA)、谷胱甘肽(GSH)等为主^[23],并作为其主要氧化还原缓冲剂,在细胞的不同部位均有分布,调节细胞中活性氧的平衡^[13]。植物细胞中活性氧的清除需要依赖POD的作用,它能够催化以 H_2O_2 为氧化剂的氧化还原反应,将 H_2O_2 还原为 H_2O ,清除细胞内多余的 H_2O_2 ,维持细胞膜的稳定性和完整性,从而大大提高植物耐盐碱性^[24]。蔡琪琪等^[25]在研究中性盐对甜菜幼苗胁迫时发现,SOD、APX、CAT和POD等抗氧化酶活性随着盐浓度的增高而显著提

高,说明POD在盐胁迫下发挥了清除活性氧的功能,以抵御逆境胁迫。另外,抗坏血酸是一种重要的膜保护物质,能够通过代谢转化为草酸,清除体内的自由基,稳定膜结构^[24]。

可见,在盐胁迫条件下,植物体内的SOD、POD、CAT等酶活性的增加以及活性氧自由基的清除对提高植物耐盐碱性起非常重要的作用。

2.3 渗透调节物质的积累

植物在盐碱胁迫下,为了维持其正常生理代谢,除了参与抗盐碱的 K^+ 、 NO_3^- 、 Cl^- 等无机离子外,植物自身合成渗透调节物质脯氨酸、有机酸、甜菜碱等小分子有机物质,以这些物质为中介,通过调节细胞渗透压的提高及水势降低来响应盐碱胁迫,提高植物的抗盐碱能力,减少盐碱胁迫对植物造成的伤害。李源等^[26]研究发现,在不同浓度梯度的盐碱胁迫下,随着盐碱胁迫强度的提升,紫花苜蓿茎秆及叶片中脯氨酸含量提升,抗盐碱性增强。江香梅等^[27]报道,植物在非致死性盐碱浓度胁迫下,不仅使植物叶片和根系中BADH转录活性增加,而且使细胞中甜菜碱合成量增加,保持了渗透膨压平衡及酶活性,增强植物的抗盐碱性。张强等^[28]研究发现,草地早熟禾在盐碱胁迫下体内的柠檬酸和琥珀酸含量大量增加。不同种类的植物在盐碱胁迫下体内的脯氨酸、甜菜碱以及不同类型的糖和有机酸进行大量的累积,弥补了细胞内阴离子的不足以及中和过多的阳离子以维持内环境的电荷平衡,调节了植物体内渗透调节物质和根际微环境,稳定了细胞结构及内含物,提高了植物对盐碱胁迫的适应性。

2.4 诱导抗盐碱有关基因表达

植物的耐盐碱性属于多基因协同表达的数量遗传性状,这些基因根据不同的盐碱胁迫信号转导途径分为脱落酸途径、 Na^+ 胁迫防御途径、蛋白激酶途径。其中脱落酸途径及蛋白激酶途径主要用于渗透应激信号的转导,而 Na^+ 胁迫防御途径主要用于离子应激信号的转导。当植物遭到盐胁迫时,脱落酸迅速合成,并且其受体先后与PYR/PYL和PP2C相结合形成复合体,随后释放SnRK2并使其活性增强,最后bZIP与应答元件AREB结合,使脱落酸应答基因被激活并得以表达,直接或间接调控植物耐盐性^[29]。

另外, 丝裂原活化蛋白激酶(MAPK)级联途径在逆境胁迫和信号转导中发挥重要作用^[30]。Wang等^[31]在水稻中发现了盐诱导的MAPKK转录本, OsMKK1突变体与野生型相比显著对盐敏感, 并靶向OsMPK4, 表明OsMKK1和OsMPK4共同构成调控水稻响应盐胁迫的一个信号通路。Na⁺胁迫的重要防御通路是通过一定的激活顺序将细胞内过多的Na⁺排到胞外维持植物细胞内K⁺/Na⁺平衡。植物在盐胁迫下胞内Na⁺与K⁺比例失衡时, ScaBP8激活SOS1和AKT1, 维持胞质内的Na⁺/K⁺的稳态^[32]。同时, 盐离子受体感知盐胁迫使胞质内Ca²⁺浓度增加, 而Ca²⁺主要依赖K、Na通路来响应盐胁迫^[33]。表明作物在盐碱胁迫诱导体内有关抗盐碱基因表达, 可提高植物的抗盐碱能力。

3 提高植物抗盐碱能力技术手段

作物抗盐碱性的提高目前主要以资源引育筛选、外源物质导入及生物技术为主。资源引进筛选所需周期较长。生物技术手段将分离或克隆的耐盐碱基因导入到其耐盐碱较弱的作物中提高其耐盐碱性能, 将会在较短时间内筛选出较多的耐盐碱突变体和耐盐碱转基因植物, 并经抗性及适应性锻炼培育出能够广泛应用于生产的耐盐碱作物新品种。

3.1 外源物质导入

植物在逆境胁迫下为了提高其抗逆性, 外源物质导入是行之有效的手段之一, 但不同的外源物质其作用机制有所不同, 目前研究普遍认为并达成共识的与抗盐碱有关的促进植物生长发育的有生长素(IAA)、细胞分裂素(CTK)等生长类激素, 促使植物衰老的有脱落酸(ABA)、乙烯等抑制类激素^[34], 以及脯氨酸等外源生长调节物质等等。

逆境条件下作物对逆境胁迫应答主要是通过植物激素整合内在发育信号和逆境信号通路来实现的^[35]。如王敬东等^[36]研究发现, 低盐胁迫下外施IAA可有效提高水稻种子的发芽势。Zhou等^[37]研究发现, 施加外源IAA有利于增加香樟在逆境胁迫下渗透调节物质浓度、自由基活性氧清除和生长环境的改善。蔡美杰等^[38]研究盐胁迫甘蓝DH12-3幼苗时发现, 添加低浓度的细胞分裂素有利于增加甘蓝DH12-3子叶重量、叶绿素、

可溶性糖含量及核酮糖二磷酸羧化酶活性, 缓解盐胁迫, 提高幼苗抗逆性。

逆境胁迫下植物可通过体内累积大量的ABA, 进而增强植物的抗逆性^[39]。李振华等^[40]研究发现, 高羊茅在盐胁迫下叶面喷施50 μmol/L ABA溶液不仅对高羊茅根系表面积有不同程度的提升而且显著提升高羊茅耐盐能力。Sripinyowanich等^[41]研究表明, 水稻在盐碱胁迫下, 扬花期叶面喷施ABA溶液可提高水稻叶片和穗中可溶性糖含量及其向淀粉的转化效率, 提高其耐盐碱能力。Wei等^[42]研究发现, 使用外源ABA浸泡水稻幼苗根系可有效缓解盐碱对根系生长的抑制, 并有利于幼苗存活率和含水量的提高, 降低质膜损伤, 提高抗盐碱其性。

脯氨酸等作为重要的渗透调节物质能有效地缓解逆境对植物的伤害。陈奋奇等^[43]在研究外源脯氨酸缓解玉米幼苗盐胁迫的效应时发现, 外源脯氨酸(Pro)处理可以有效缓解盐胁迫对玉米幼苗根系和地上部生长的抑制作用, 同时提高超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)的活性以及渗透溶质脯氨酸(Pro)含量与可溶性糖含量, 减少丙二醛含量, 稳定细胞膜结构。

总之, 无论施加外源生长素、细胞分裂素、脱落酸还是脯氨酸等物质均可从不同方面提高作物的渗透调节能力, 降低细胞的渗透势, 清除多余的超氧阴离子自由基, 稳定细胞结构, 维持细胞的正常代谢, 提高作物的抗逆性, 减轻逆境对植物的伤害。

3.2 生物技术手段的应用

自然界存在大量天然的耐盐碱植物, 如野榆钱菠菜、红叶藜等, 这些植物在长期的演变进化过程中累积了大量的抗盐基因^[44], 因此我们可以把这些植物作为抗盐碱研究对象, 对它们的耐盐机制进行研究并分离其抗盐基因, 利用分子克隆技术克隆耐盐碱基因、利用转基因技术将耐盐碱基因导入到其他植物体内、调控耐盐碱基因转录因子的表达量等手段, 以提高植物的耐盐碱性^[45]。如Tarczynski等^[46]首次从大肠杆菌中克隆得到了1-磷酸-甘露醇脱氢酶mtlD基因, 并将该基因转入烟草中, 增强了转基因烟草植株的耐盐碱能力。拟南芥在盐碱胁迫条件下, 过表达AtERF49上调

盐碱胁迫响应基因 *RD29A* 和 *RAB18* 以及光合响应基因 *rbcL* 的表达, 提高其抗盐碱性^[47]。拟南芥液泡的焦磷酸酶基因(*AVPI*)转入到棉花后, 不仅使棉花抗旱耐盐碱, 还提高了棉花纤维的含量^[48]。Du 等^[49]在紫花苜蓿中盐碱胁迫响应基因 *MsGST* 导入烟草中显著提升了烟草 GST 蛋白的活性, 增强了转基因植物对盐碱胁迫的抗性。

3.3 抗盐碱品种选育

利用植物品种间杂交、引种、抗盐碱基因转育、现有植物耐盐碱锻炼以及突变体筛选等均是培育耐抗盐碱植物品种的有效途径。其中, 品种间杂交及引种选育是常规的抗盐碱植物引选方法, 主要以直观的表型特征为选择标准, 不考虑遗传机理, 研究周期较长。而抗盐碱基因转育及突变体筛选通常是以基因表达及染色体突变为研究导向。Zarza 等^[50]研究发现拟南芥中多胺氧化酶 5 的功能缺失突变增强了其抗盐碱性。Hussain 等^[51]利用二倍体野生西方白三叶和普通白三叶回交选育出了抗盐碱品种。张绮纹等^[52]以突变体群众杨的嫩茎为外植体, 利用愈伤组织进行耐盐培养, 并获得耐盐植株。

4 展望

植物的耐盐碱性是多种因素互相影响相互作用的结果, 不仅受植物种类、形态、生理特性等的影响, 更重要的是受多个基因间相互调控的作用。单个抗盐碱基因的导入, 并不意味着一定可以提高植物的耐盐碱能力, 有时会造成对植物耐盐碱性的片面认识。作物的耐盐碱性从表观形态和生理生化指标方面的研究较多。近年来, 利用基因组学、转录组学、蛋白质组学和代谢组学在植物盐胁迫研究方面取得较多成果^[53], 但有关作物耐盐碱性相关的关键因子以及因子间的作用机理、代谢网络、代谢途径等诸多问题尚未解决。因此要明确作物的抗盐碱机制, 不仅要分析植物类型, 特征及特点对其进行生物学鉴定。更重要的是从多组学联合分析角度全面解释其抗性机制有助于挖掘耐盐碱相关基因。其中 cDNA 芯片、NMR (核磁共振)、QTL 定位等技术以及转录组学等都可以帮助人们筛选耐盐碱相关基因, 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, 为全面研究植物抗盐碱机制的有力支撑。

参考文献:

- [1] 张 静, 高文博, 晏 林, 等. 燕麦种质资源耐盐碱性鉴定评价及耐盐碱种质筛选[J]. 作物学报, 2023, 49(6): 1551-1561.
- [2] 赵 英, 王 丽, 赵惠丽, 等. 滨海盐碱地改良研究现状及展望[J]. 中国农学通报, 2022, 38(3): 67-74.
- [3] SHI D C, YIN S J, YANG G H, et al. Citric acid accumulation in an alkali-tolerant plant *Puccinellia tenuiflora* under alkaline stress[J]. Acta Botanica Sinica, 2002, 44 (5) :537-540.
- [4] 张 红, 王文浩, 刘文俊, 等. 向日葵对盐碱胁迫的响应机制及缓解措施研究进展[J]. 山西农业科学, 2020, 48(2): 268-271.
- [5] MUNNS R. Comparative physiology of salt and water stress [J]. Plant Cell Environ, 2002, 25(2): 239-250.
- [6] KHAN M A, UNGAR I A, SHOWALTER A M. Effects of salinity on growth, water relations and ion accumulation of the subtropical perennial halophyte, *Atriplex griffithii* var. *stocksii*[J]. Annals of Botany, 2000, 85(2): 225-232.
- [7] 石德成, 殷丽娟. 盐(NaCl)与碱(Na₂CO₃)对星星草胁迫作用的差异[J]. 植物学报, 1993, 35(2): 144-149.
- [8] 王俭珍, 刘 倩, 高娅妮, 等. 植物对盐碱胁迫的响应机制研究进展[J]. 生态学报, 2017, 37(16): 5565-5577.
- [9] 林双翼, 孙 明. 盐胁迫下芙蓉菊与 4 种菊属植物生理响应特征及其耐盐机理分析[J]. 西北植物学报, 2017, 37(6): 1137-1144.
- [10] 吴 羿, 高新雨, 凌子娟, 等. 野菊幼苗对盐胁迫的响应及其生理特征的探究[J/OL]. 分子植物育种, 1-10.(2022-02-16)[2024-02-03]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220216.1133.006.html>.
- [11] 靳 娟, 王 依, 鲁晓燕, 等. NaCl 胁迫对酸枣幼苗离子吸收与分配的影响[J]. 园艺学报, 2015, 42(5): 853-862.
- [12] HASEGAWA P M. Sodium (Na⁺) homeostasis and salt tolerance of plants [J]. Environmental and Experimental Botany, 2013, 92(92): 19-31.
- [13] 毛 恋, 芦建国, 江海燕. 植物响应盐碱胁迫的机制[J]. 分子植物育种, 2020, 10(18): 3441-3448
- [14] 贾秀苹, 卯旭辉, 梁根生, 等. 向日葵抗盐碱生理生化机制与生长发育特性分析[J]. 作物杂志, 2022 (5): 146-152.
- [15] 王宝强, 赵 颖, 朱晓林, 等. 盐碱胁迫对藜麦幼

- 苗叶片光合特性及抗氧化系统的影响[J]. 草地学报, 2021, 8(29): 1690-1696.
- [16] 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.
- [17] ROGER R L. Pressure regulation of the electrical properties of growing *Arabidopsis thaliana* L. root hairs[J]. *Plant Physiol*, 1996, 112 (3): 1089-1100.
- [18] 李彦, 张英鹏, 孙明, 等. 盐分胁迫对植物的影响及植物耐盐机理研究进展[J]. 植物生理科学, 2008, 24(1): 258-265.
- [19] 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.
- [20] ASADA K. The water-water-cycle in chloroplasts scavenging of active oxygen and dissipation of excess photons[J]. *Annal Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1999, 50(1): 601-639.
- [21] 刘杰. 向日葵对碱胁迫和盐胁迫适应机制比较[D]. 长春: 东北师范大学, 2011.
- [22] YANG C W, GUO W Q, SHI D C. Physiological roles of organic acids in alkali-tolerance of the alkali-tolerant halo-phyte *Chloris virgata*[J]. *Agronomy Journal*, 2010, 102(4): 1081-1089.
- [23] XIE Y J, XU S, HAN B, et al. Evidence of *Arabidopsis* salt acclimation induced by up-regulation of HY1 and the regulatory role of ribonucleoside-derived reactive oxygen species synthesis[J]. *Plant Journal*, 2011, 66(2): 280-292.
- [24] 王东明, 贾媛, 崔继哲. 盐胁迫对植物的影响及植物盐适应性研究进展[J]. 中国农学通报, 2009, 25(4): 124-128.
- [25] 蔡琪琪, 王堃, 董寅壮. 不同中性盐胁迫对甜菜幼苗光合作用和抗氧化酶系统的影响[J]. 作物杂志, 2022(1): 130-136.
- [26] 李源, 刘贵波, 高洪文, 等. 紫花苜蓿种质耐盐性综合评价及盐胁迫下的生理反应[J]. 草业学报, 2010, 19(4): 79-86.
- [27] 江香梅, 黄敏仁, 王明麻. 植物抗盐碱、耐干旱基因工程研究进展[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2001, 25(5): 57-61.
- [28] 张强, 刘宁芳, 向佐湘, 等. 盐碱胁迫对草地早熟禾生长和生理代谢的影响[J]. 草业学报, 2017, 26(12): 67-76.
- [29] YOSHIDA T, FUJITA Y, MARUYAMA K, et al. Four *Arabidopsis* AREB/ABF transcription factors function predominantly in gene expression downstream of SnRK2 kinases in abscisic acid signaling in response to osmotic stress[J]. *Plant Cell and Environment*, 2015, 38(1): 35-49.
- [30] 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.
- [31] WANG F Z, JING W, ZHANG W H. The mitogen-activated protein kinase cascade MKK1-MPK4 mediates salt signaling in rice[J]. *Plant Science*, 2014, 227: 181-189.
- [32] YANG Y, GUO Y. Elucidating the molecular mechanisms mediating plant salt-stress responses[J]. *New Phytologist*, 2018, 217(2): 523-539.
- [33] ZHU J K. Abiotic stress signaling and responses in plants[J]. *Cell*, 2016, 167(2): 313-324.
- [34] 耿贵, 李任任, 吕春华, 等. 外源调节物质对盐胁迫下植物生长调控研究进展[J]. 中国农学通报, 2020, 36(24): 85-90.
- [35] WOLTERS H, JÜRGENS G. Survival of the flexible: hormonal growth control and adaptation in plant development[J]. *Nature Reviews Genetics*, 2009, 10(5): 305-317.
- [36] 王敬东, 白海波, 马斯霜, 等. 外源激素 IAA 对 NaCl 胁迫下水稻种子萌发的影响[J]. 安徽农业科学, 2021, 47(14): 25-28.
- [37] ZHOU J, CHENG K, HUANG G, et al. Effects of exogenous 3-indoleacetic acid and cadmium stress on the physiological and biochemical characteristics of *Cinnamomum camphora*[J]. *Ecotoxicol Environ Saf*, 2019, 191(3): 109998.
- [38] 蔡美杰, 张恩慧, 张鑫鑫, 等. 盐胁迫甘蓝 DH 幼苗添加细胞分裂素效果研究[J]. 东北农业大学学报, 2019, 50(5): 19-25.
- [39] 刘晓龙, 徐晨, 邵勤, 等. 脱落酸提高水稻抗逆性的研究进展[J]. 东北农业科学, 2022, 47(6): 29-33.
- [40] 李振华, 刘容, 张馨馨, 等. 外源脱落酸增强高羊茅耐盐性的作用[J]. 北方园艺, 2022(7): 66-75.
- [41] SRIPINYOWANICH S, KLOMSAKUL P, BOONBU-RAPONG B, et al. Exogenous ABA induces salt tolerance in indica rice (*Oryza sativa* L.): The role of Os P5CS1 and Os P5CR gene expression during salt stress[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2013,

- 86: 94–105.
- [42] WEI L X, LV B S, WANG M M, et al. Priming effect of abscisic acid on alkaline stress tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2015, 90: 50–57.
- [43] 陈奋奇, 方 鹏, 白明兴, 等. 外源脯氨酸缓解玉米幼苗盐胁迫的效应[J]. *草业科学*, 2022, 39(4): 747–755.
- [44] 乔 旭, 黄爱军, 褚贵新. 植物对盐分胁迫的响应及其耐盐机理研究进展[J]. *新疆农业科学*, 2011, 48(11): 2089–2094.
- [45] 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, 29(10): 41–49.
- [46] TARCZYNSKI M C, JENSEN R G, BOHNET H. Stress protection of transgenic tobacco by production of the osmolyte mannitol[J]. *Science*, 1993, 259(5094): 508–510.
- [47] 阮 航, 多浩源, 范文艳, 等. At ERF49 在拟南芥应答盐碱胁迫中的作用[J]. *生物技术通报*, 2023, 39(1): 150–156.
- [48] PASAPULA V, SHEN G, KUPPU S, et al. Expression of an *Arabidopsis* vacuolar H⁺ - pyrophosphatase gene (AVP1) in cotton improves drought and salt tolerance and increases fibre yield in the field conditions[J]. *Plant Biotechnol*, 2011, 9(1): 88–99.
- [49] DU B H, ZHAO W D, AN Y M, et al. Overexpression of an alfalfa glutathione S-transferase gene improved the saline-alkali tolerance of transgenic tobacco[J]. *Biology Open*, 2019, 8(9): bio043505.
- [50] ZARZA X, ATANASOV K E, MARCO F, et al. Polyamine oxidase 5 loss-of-function mutations in *Arabidopsis thaliana* trigger metabolic and transcriptional reprogramming and promote salt stress tolerance [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2017, 40(4): 527–542.
- [51] HUSSAIN S W, WILLIAMS W M. Chromosome pairing and fertility of interspecific hybrids between *Trifolium repens* L. and *T. occidentale* Coombe[J]. *Plant Breeding*, 2016, 135(2): 239–245.
- [52] 张绮纹, 张望东. 群众杨 39 无性系耐盐悬浮细胞系的建立和体细胞变异体完整植株的诱导[J]. *林业科学研究*, 1995(4): 395–401.
- [53] PARIHAR P, SINGH S, SINGH R, et al. Effect of salinity stress on plants and its tolerance strategies: a review [J]. *Environ Sci Pollut Res*, 2015, 22(6): 4056–4075.