

DOI: 10.5846/stxb202005251330

豆昕桐,王英杰,王华忠,岳洁瑜.耐盐和盐敏感型小麦品种对 NaCl 胁迫的生理响应及耐盐性差异.生态学报,2021,41(12):4976-4992.

Dou X T, Wang Y J, Wang H Z, Yue J Y. Physiological response and tolerance difference of two wheat varieties to NaCl stress. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(12):4976-4992.

耐盐和盐敏感型小麦品种对 NaCl 胁迫的生理响应及耐盐性差异

豆昕桐,王英杰,王华忠,岳洁瑜*

天津师范大学,天津市动植物抗性重点实验室,天津 300387

摘要:为探究小麦品种类型对盐胁迫的生理响应及敏感性差异,以耐盐型品种济麦 22 和盐敏感型品种河农 6425 为材料,对幼苗期植株施以不同浓度的 NaCl 胁迫处理,比较分析了两个品种幼苗在胁迫条件下的生长、生理生化和叶绿体荧光特征等方面的差异。结果表明,NaCl 胁迫对幼苗地上和地下部分的生长表现浓度依赖性的抑制效应,对耐盐型品种的抑制程度较小。在生理响应方面,幼苗体内的 Na^+ 含量随 NaCl 浓度的增加而上升, K^+ 和 Ca^{2+} 含量则表现相反的变化趋势,耐盐型品种幼苗在胁迫处理前、后均具有较高的 K^+/Na^+ 比和 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 比;NaCl 胁迫导致幼苗的光系统 II 受损,表现在 Fv/Fm 、 Fv/Fo 、 qP 和 YII 等叶绿体荧光参数数值下降,降幅在耐盐性品种上相对较小。在氧化胁迫和抗氧化系统方面,NaCl 胁迫导致幼苗体内活性氧水平的上升和过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)等抗氧化酶的响应;POD 活性在处理后的 0—12 d 范围内呈先下降后上升的趋势,CAT 活性则呈先上升后下降的趋势。耐盐品种的 POD 活性在胁迫早期受抑制时间较短,随后的响应更迅速且上升幅度更高;耐盐品种的 CAT 活性上升幅度更高,且在胁迫后期对高浓度 NaCl 和长时间胁迫导致的酶活性抑制的耐受性更强。耐盐品种抗氧化酶的这一响应特征与其较低的活性氧上升幅度一致,也与其较低水平的代表膜损伤程度的丙二醛(MDA)积累一致。耐盐型品种根部的 MDA 积累经 200 mmol/L NaCl 处理 1 d 后达到峰值,而盐敏感品种根部的 MDA 积累经 150 mmol/L NaCl 处理 1 d 后即达到峰值。以上研究结果表明,耐盐型小麦品种济麦 22 可分别通过其较强的 K^+/Na^+ 、 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 调节能力和抗氧化酶体系缓解盐胁迫所导致的渗透胁迫和活性氧伤害,从而表现出耐盐的特征。

关键词:NaCl 胁迫;小麦;离子含量;叶绿体荧光参数;活性氧;抗氧化酶活性

Physiological response and tolerance difference of two wheat varieties to NaCl stress

DOU Xintong, WANG Yingjie, WANG Huazhong, YUE Jieyu*

Tianjin Key Laboratory of Animal and Plant Resistance, Tianjin Normal University, Tianjin 300387, China

Abstract: Soil salinity is a major abiotic stress inhibiting plant growth, development, and productivity, especially in case of crop. Wheat is an important cereal crop affected by high salinity. A better understanding of the physiological mechanisms underlying salt tolerance will facilitate efforts to improve crop performance under salinity. This study used two general wheat varieties as experimental materials to explore the growth physiological response and sensitivity difference of different cultivated wheat types to salt stress and their salt tolerance. Jimai 22 is salt-tolerant and Henong 6425 is salt-sensitive. In a hydroponic experiment, the effects of different concentrations (0, 50, 100, and 200 mmol/L) of NaCl stress on both Jimai 22 and Henong 6425 seedlings were investigated. The seedlings growth, salt tolerance index, main ion content,

基金项目:国家自然科学基金(31501234 和 31971829);天津市自然科学基金项目(18JCYBJC30300);天津师范大学科研拔尖人才培养计划项目(043135202RC1702)

收稿日期:2020-05-25; 网络出版日期:2021-04-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: 421052455@qq.com

physiological and biochemical index, and chloroplast fluorescence parameters were compared. The results showed that NaCl stress inhibited the growth of aboveground and underground parts of wheat seedlings in a concentration dependent manner. The higher the concentration of NaCl was, the greater the toxicity on wheat seedlings would become. And the inhibition degree on Jimai 22 seedlings was smaller than that on Henong 6425 seedlings. In terms of physiological response, the Na^+ contents in both Jimai 22 and Henong 6425 were increased with the increase of NaCl concentration, while the contents of both K^+ and Ca^{2+} exhibited opposite trend of changing. The salt tolerance variety Jimai 22 had higher both K^+/Na^+ and $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ before and after NaCl stress than those on salt sensitive Henong 6425. NaCl stress damaged the photosystem II of both Jimai 22 and Henong 6425 leaves. The concrete manifestation of damage effect was the decrease of chloroplast fluorescence parameters containing Fv/Fm , Fv/Fo , qP and Y II under different NaCl concentration. And the lowered range of these parameters in Jimai 22 induced by NaCl stress was lower than that in Henong 6425. In terms of oxidative stress and antioxidant system, the reactive oxygen species (ROS) level was increased with NaCl concentration stress increased. And the activities of peroxidase (POD) and catalase (CAT) were also changed. In 12 d after NaCl treatment, the POD activity was decreased firstly and then increased, while CAT activity was increased firstly and then decreased. The activities of both POD and CAT induced by NaCl stress in Jimai 22 were higher than those in Henong 6425. In the early stage of NaCl stress, the POD activity was temporally suppressed and the rising amplitude of POD activity was very large subsequently. The CAT activities induced by NaCl stress in Jimai 22 were higher than those in Henong 6425. In later days of NaCl stress, Jimai 22 had stronger tolerance to high NaCl concentration and inhibition of antioxidant system induced by long term NaCl stress. The rising range of antioxidant enzyme was consistent with lower ROS and lower malondialdehyde (MDA) which represents the degree of membrane damage in Jimai 22 under NaCl stress. The MDA content of salt tolerant Jimai 22 roots reached the peak after 200 mmol/L NaCl stress for 1 d. While the MDA content of salt sensitive Henong 6425 roots reached the peak after 150 mmol/L NaCl stress for 1 d. Overall, these results suggested that salt tolerant Jimai 22 had higher salt tolerance. Under NaCl stress, Jimai 22 can not only alleviate the damage of both active oxygen and osmotic stress due to the increasing activities of both POD and CAT, but also alleviate the ion stress by maintaining higher level of both K^+/Na^+ and $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ after different concentrations of NaCl stress. Results from this study could be helpful for further understanding the physiological mechanism of severe NaCl stress in crop, and may be useful for elucidating the salt-tolerant mechanism of different cultivated crop types.

Key Words: NaCl stress; wheat; ion content; chloroplast fluorescence parameters; active oxygen; antioxidant enzyme activity

土壤盐碱化已经成为全球主要的环境压力,导致作物产量和质量下降,农田退化和耕地流失,据联合国环境规划署估计,世界上约 9%—34% 的灌溉土地受到盐碱化的不利影响。据估计,到 2050 年,全球 50% 以上的耕地可能盐碱化,此外,由于绿洲扩张和大面积土地复垦等类活动的作用,大约 3200 万 hm^2 的旱地和 6000 万 hm^2 的灌溉地受到人为土壤盐碱化的影响,表层土壤盐碱化已经导致了严重的环境退化,对社会和经济产生了重大的影响^[1-2]。盐胁迫对植物生长发育造成危害体现在植物根系渗透势降低和离子过剩造成的水分亏缺,最终导致细胞稳态失衡和细胞死亡,此过程伴随植物体内活性氧(reactive oxygen, ROS)应急累积,从而影响植物的生理机能和正常的生长发育^[3-4]。为了适应盐渍化的生活环境,植物会激活渗透作用、光合作用和呼吸代谢、激素分布、离子分布、活性氧清除等多种生理生化机制,以应对盐胁迫。

不同植物耐盐能力取决于其遗传和生理生化特性以及盐处理浓度和时间。有研究表明植物耐盐性与植株对 K^+ 、 Ca^{2+} 和 Na^+ 的选择性运输能力以及 K^+/Na^+ 和 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 的保持能力有关,同时植物对土壤中矿质元素的吸收和运转,进而影响光合作用,导致 PS II 的活性降低^[5-7]。植物在进化中形成了一系列应对 NaCl 胁迫效应的抗氧化酶系统。植物体内的主要抗氧化酶包括过氧化氢酶(catalase, CAT)、过氧化物酶(peroxidase,

POD)等,这些酶可以清除 ROS,减轻 ROS 过量累积对细胞膜的伤害,进而减缓 NaCl 胁迫对植物的伤害^[8]。陈琳等研究两种芦苇对盐胁迫的生理生态响应差异中,发现潮滩芦苇比河滩芦苇根系具有更高的排 Na⁺能力,且抗氧化酶活性较高,表明潮滩芦苇耐盐性更高^[9]。赖弟利等人研究不同浓度 NaCl 胁迫下,燕麦幼苗耐盐性与生理生化指标的相关性,发现叶绿素含量、过氧化物酶活性与燕麦幼苗耐盐性呈正相关,丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量与幼苗耐盐性呈负相关^[10]。García 等发现盐胁迫下耐盐性不同的洋葱叶片和根中的超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、CAT、谷胱甘肽还原酶(glutathione reductase, GR)等抗氧化酶活性不同,耐盐性较强的洋葱中抗氧化酶活性较高^[11]。研究不同植物对盐胁迫的抗逆机理能为有效利用盐渍化土地提供理论支持。

目前关于小麦耐盐性研究已取得了一些进展。Loutfy 等研究结果表明盐分降低了小麦叶片相对含水量、光合色素含量,除 Na⁺显著增加外, Ca²⁺、Mg²⁺都有所降低^[12]。冯巩俐等通过测定不同浓度盐处理下‘陇春 27 号’和‘陇春 30 号’小麦幼苗的光合色素含量及光合作用参数,证明不同 NaCl 浓度对小麦影响不同,低浓度盐可通过提高两种小麦幼苗的光合特性促进其生长,而高浓度盐对两种小麦都有一定影响,陇春 30 号盐适应能力较强,耐盐性更高^[13]。Zeeshan 等利用耐盐性进行了温室水培试验,结果表明盐处理后不同品种小麦根系和叶片中 SOD、POD、CAT、GR 等抗氧化酶活性随盐处理时间的延长发生显著变化^[1]。尽管小麦耐盐性已取得前述一些进展,但对于小麦苗期内生理响应及不同小麦品种耐盐性差异的相关综合研究还较少。而且不同小麦品种对盐胁迫的响应机制不同,解析不同品种小麦的耐盐生理机制,对指导不同地区的小麦品种选择有一定的现实意义。本研究以前期筛选的两个对盐胁迫敏感性不同的小麦品种(耐盐的济麦 22 和盐敏感的河农 6425)为材料,通过比较不同浓度 NaCl 胁迫下,两个品种小麦幼苗生长、活性氧含量、Na⁺、K⁺、Ca²⁺含量、叶绿体荧光参数、丙二醛、抗氧化酶活力的变化及差异,探究两个品种耐盐性不同的生理机制,旨在解析小麦响应盐胁迫的生理机制,阐明不同品种耐盐性的生理差异,为耐盐小麦的选育提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

供试的小麦品种为济麦 22 和河农 6425。济麦 22 为耐盐品种,该品种属半冬性中晚熟品种,生育期 231 d,高产、多抗的优质中筋的小麦。河农 6425 为盐敏感品种,该品种属冬性中早熟品种,生育期 249 d,抗倒性较强。

1.2 方法

1.2.1 小麦幼苗培养与 NaCl 处理

选取健康无损伤、饱满的种子,浸种 48 h 后催芽。选取芽长一致的种子放置于铺有两层纱布的培养盆中,使纱布始终保持湿润室温下培养,间隔 12 h 换一次水,小麦生长至一叶一心期时将蒸馏水换成 1/10 Hoagland 营养液继续培养,待小麦生长到两叶一心期时,从中选取生长一致的小麦幼苗平均分组,每组 45 颗苗,进行盐胁迫处理,NaCl 胁迫的终浓度分别为 0、50、100、200 mmol/L,每处理重复 3 次。为避免盐激效应,处理第一天开始每天分别以 25 mmol/L 的 NaCl 浓度梯度逐天递增,直至达到设计的盐浓度。实验期间每天补充蒸馏水至刻度处,每 3 d 更换一次营养液,在胁迫第 0、1、3、6、9、12 d 分别剪取小麦叶片和根部新鲜样本立即进行各项指标的测定。

1.2.2 小麦幼苗形态观察及生长参数测定

在 NaCl 处理小麦幼苗期间,每天观察两个品种小麦幼苗生长状况,两个品种小麦幼苗在不同 NaCl 胁迫下有明显差异时,用直尺测量株高、叶长、最长根长等生长指标,并用株高、叶长、最长根长计算耐盐指数后用数码相机拍照。

1.2.3 Na⁺、K⁺、Ca²⁺含量的测定

NaCl 胁迫处理小麦幼苗 9 d 后,分别收获对照组和实验组小麦幼苗的地上(茎和叶片)和地下部分(根),

先后用自来水、蒸馏水、去离子水冲洗干净,晾干表面水分,至于烘箱中 108℃ 杀青 15 min 后 80℃ 烘干至恒重,分别称量干重后研磨至粉末状态。粉末用浓硝酸微波消解后,用电感耦合等离子发射光谱法(ICP—AES)(Leeman Labs INC, New Hampshire, USA)测定 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 在小麦幼苗地上部分和地下部分器官中的积累量。每个样品重复测 3 次。

1.2.4 叶绿体荧光参数的测定

利用双通道调制叶绿素荧光仪(Dual—PAM—100,上海泽泉科技股份有限公司)测定小麦幼苗第二叶的叶绿体荧光参数,每个处理测量至少 4 株。叶片暗适应 20 min 后,测量小麦叶片 PS II 最大光化学效率(F_v/F_m),PS II 潜在光化学效率(F_v/F_o),PS II 实际光化学量子效率(Y_{II}),光化学猝灭系数(q_P),光照强度为 $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。

1.2.5 MDA 含量的测定

小麦幼苗的 MDA 含量测定采用硫代巴比妥酸(thiobarbituric acid, TAB)法测定(试剂盒购自南京建成生物工程研究所),反应混合液通过酶标仪(Infinite M200 Pro)测定波长 530 nm 下各样品吸光值,计算得出 MDA 含量。

1.2.6 H_2O_2 含量的测定

小麦幼苗的 H_2O_2 含量采用硫酸钛比色法进行测定(试剂盒购自南京建成生物工程研究所),反应混合液在 405 nm 下通过紫外分光光度计(UVmini—1240)测定吸光值,计算得出 H_2O_2 活力。

1.2.7 二氨基联苯胺(diaminobenzidine, DAB)染色

截取小麦的根部(带根尖),浸没于 0.1 mg/mL 的 DAB 染液中,25℃ 避光染色至各个处理样本有明显差异,用蒸馏水冲洗干净终止染色,之后保存于甘油保存液待用。截取小麦叶片,浸于 DAB 染液中,抽真空 30 min 后避光染色。染色后的叶片放到卡诺试剂中进行固定,再将叶片放入 90% 酒精中水浴脱色至叶片呈无色,之后放入甘油保存液中待用。用体视显微镜(Nikon C—fled2)对染色后的根和叶进行观察拍照。

1.2.8 氯化硝基四氮唑蓝(nitroterazolum blue chloride, NBT)染色

取小麦的根部(带根尖),浸没于 0.5 mg/mL 的 NBT 染液中,25℃ 避光染色至各个处理样本有明显差异,用蒸馏水冲洗干净终止染色,之后保存于甘油保存液待用。取小麦叶片,浸于 DAB 染液中,抽真空 20 min 后避光染色至两端切口处被染成蓝色。再放到卡诺试剂中进行固定,接着放入 90% 酒精中水浴脱色至叶片呈无色,之后放入甘油保存液中待用。用体视显微镜(Nikon C—fled2)对染色后的根和叶进行观察拍照。

1.2.9 POD 活力测定

小麦幼苗的 POD 活力采用愈创木酚法进行测定(试剂盒购自南京建成生物工程研究所),反应混合液在 420 nm 下通过紫外分光光度计(UVmini—1240)测定吸光值,计算得出 POD 活力。

1.2.10 CAT 活力的测定

小麦幼苗的 CAT 活力测定采用 H_2O_2 法进行测定(试剂盒购自上海优选生物科技有限公司),反应混合液在 240 nm 下通过紫外分光光度计(UVmini—1240)测定吸光值,计算得出 CAT 活力。

1.3 实验数据处理与统计分析

采用 Excel 2016 软件对实验数据进行处理并作图,SPSS 22.0 软件进行统计分析,用 LSD 法进行多因素分析,检查数据间的显著性。全文数据表示为均值及标准误。

利用株高,叶长和最长根长等指标比较济麦 22 和河农 6425 的耐盐性,参考尚玥等^[5]和肖宇等^[14]研究不同小麦品种对盐胁迫的适应性差异所用的公式计算各指标耐盐指数、 $\Delta\text{K}^+/\text{Na}^+$ 和 $\Delta\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 。具体计算公式如下:

$$\text{耐盐指数} = (\text{处理组性状增加值} / \text{对照组性状增加值}) \times 100\%$$

$$\Delta\text{K}^+/\text{Na}^+ = (\text{K}^+/\text{Na}^+)_{0 \text{ mmol/L NaCl}} - (\text{K}^+/\text{Na}^+)_{200 \text{ mmol/L NaCl}}$$

$$\Delta\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+ = (\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+)_{0 \text{ mmol/L NaCl}} - (\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+)_{200 \text{ mmol/L NaCl}}$$

2 结果与分析

2.1 不同浓度 NaCl 处理对小麦幼苗生长的影响

与对照组相比,NaCl 处理后的小麦株高、叶长和最长根长均变短(图 1—2),且随着 NaCl 处理浓度的增加,对小麦幼苗的抑制效果越明显。相同情况下,济麦 22 的生长情况较河农 6425 好。200 mmol/L NaCl 处理第 9 d 时,河农 6425 趋近于死亡,而济麦 22 生长较好。

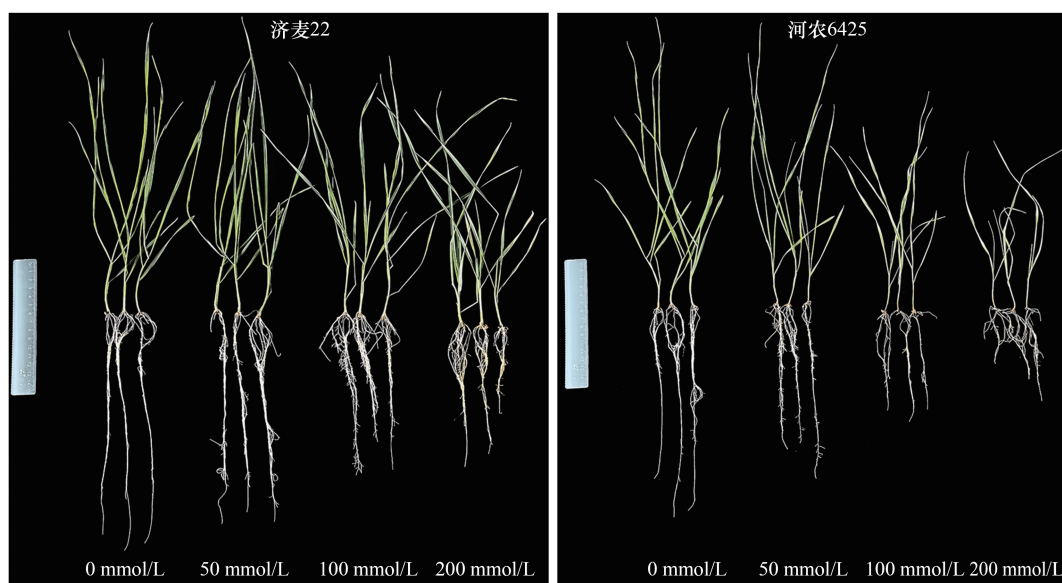


图 1 不同浓度 NaCl 胁迫 9 d 后小麦幼苗的生长情况

Fig.1 Growth of wheat seedlings under NaCl stress at different concentrations for 9 days

耐盐指数是对盐处理和对照组的综合分析指标^[14]。50、100、200 mmol/L 的 NaCl 胁迫小麦幼苗 9 d 时,济麦 22 的株高耐盐指数分别为 64.73%、35.27%、17.09%;河农 6425 的株高耐盐指数分别为 67.51%、24.93%、6.44%,济麦 22 的叶长耐盐指数分别为 69.04%、8.63%、4.06%;河农 6425 的叶长耐盐指数分别为 66.67%、6.17%、2.88%,济麦 22 的最长根长耐盐指数分别为 171.51%、128.49%、85.47%;河农 6425 的最长根长耐盐指数分别为 131.46%、61.80%、21.35%。随着盐浓度的升高,耐盐指数均降低。济麦 22 的耐盐指数较河农 6425 更高,说明济麦 22 的耐盐性强于河农 6425。

2.2 不同浓度 NaCl 处理对 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 含量的影响

如图 3 所示,在盐胁迫第 9 天随着 NaCl 胁迫浓度的升高,小麦地上和地下部分的 K^+ 含量均逐渐下降。当 NaCl 浓度为 200 mmol/L 时,小麦地上和地下部分 K^+ 含量下降幅度均最大。济麦 22 地上部分 K^+ 含量比对照下降了 42.3%,地下部分 K^+ 含量比对照下降了 76.3%;河农 6425 地上部分 K^+ 含量比对照下降了 46.0%,地下部分 K^+ 含量比对照下降了 74.8%。对照组与不同浓度 NaCl 处理组间差异显著,不同品种之间差异也显著。

Ca^{2+} 参与调控小麦的生长发育以及耐盐反应,可维持细胞壁、细胞膜以及膜结合蛋白的稳定性^[15]。如图 3 所示,盐胁迫第 9 天,小麦体内 Ca^{2+} 含量随着 NaCl 胁迫浓度的升高逐渐下降,200 mmol/L NaCl 处理下的小麦体内 Ca^{2+} 含量下降幅度最大。与对照相比,济麦 22 地上部分下降了 70.2%,地下部分下降了 57.3%;河农 6425 地上部分下降了 77.4%,地下部分下降了 60.0%。小麦地上部分及地下部分与对照组均呈显著差异。

小麦体内 Na^+ 含量随着 NaCl 胁迫浓度的升高,逐渐上升(图 3),200 mmol/L NaCl 处理下的小麦体内 Na^+ 含量上升幅度最大。济麦 22 地上部分 Na^+ 含量是对照组的 71.2 倍,地下部分 Na^+ 含量为对照组的 22.88 倍;河农 6425 地上部分 Na^+ 含量是对照组的 72.38 倍,地下部分 Na^+ 含量是对照组的 10.78 倍。处理组与对照组

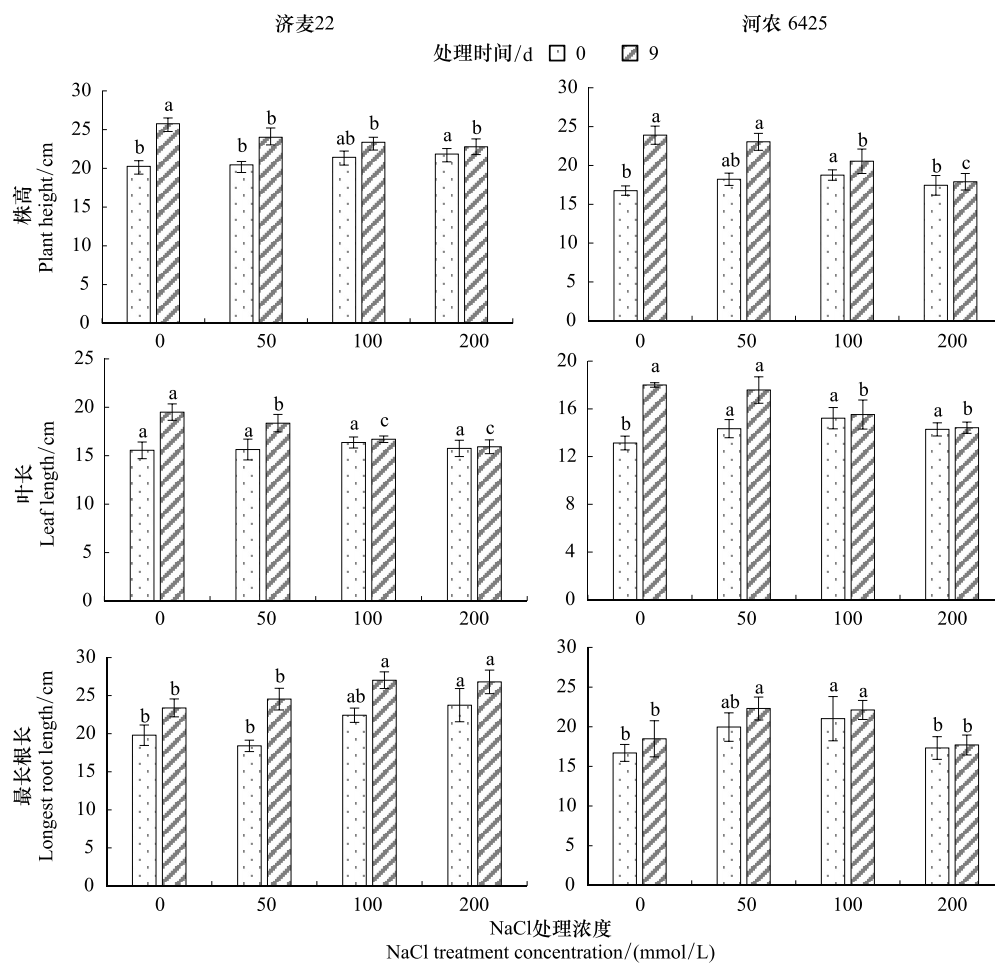


图2 不同浓度 NaCl 胁迫小麦幼苗株高、叶长和最长根长的生长情况

Fig.2 Plant height, leaf length and longest root length of wheat seedlings under NaCl stress at different concentrations

不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)

之间差异显著。济麦 22 地上部分及地下部分的 K^+/Na^+ 及 Ca^{2+}/Na^+ 均大于河农 6425 (图 3), 小麦耐盐性的差异可以通过 K^+/Na^+ 的变化程度值的大小来体现^[5]。如图 3 所示, 济麦 22 在不同浓度 NaCl 胁迫 9 d 后地上部分和地下部分 $\Delta K^+/Na^+$ 的值分别为 105.03、0.24; $\Delta Ca^{2+}/Na^+$ 分别为 17.95、4.11。河农 6425 在不同浓度 NaCl 胁迫 9 d 后地上部分和地下部分 $\Delta K^+/Na^+$ 的值分别为 0.66、0.17; $\Delta Ca^{2+}/Na^+$ 分别为 15.58、1.24。济麦 22 地上部分和地下部分 $\Delta K^+/Na^+$ 及 $\Delta Ca^{2+}/Na^+$ 的值均高于河农 6425。

2.3 不同浓度 NaCl 处理下小麦叶绿体荧光参数变化

如图 4 所示, 与对照相比, 不同浓度 NaCl 胁迫下, 济麦 22 和河农 6425 两个品种小麦的 F_v/F_m 均随处理天数的增加呈现先增加后降低的趋势。具体表现为 NaCl 胁迫 3 d 内, 两个品种小麦不同 NaCl 处理组间无显著差异, NaCl 处理 3 d 后, 两个品种处理组小麦的 F_v/F_m 与对照组间差异显著。200 mmol/L 的 NaCl 处理 12 d 时, 济麦 22 和河农 6425 的 F_v/F_m 分别降至 0.727 和 0.382, 差异极显著。NaCl 浓度低于 100 mmol/L, 两个品种 F_v/F_o 的变化趋势呈先升高后降低趋势, 其中济麦 22 的 F_v/F_o 在 6 d 后开始下降, 河农 6425 的 F_v/F_o 在 3 d 后开始下降。NaCl 浓度为 200 mmol/L 时, 两个品种的 F_v/F_o 一直呈降低趋势, 但济麦 22 的 F_v/F_o 比河农 6425 降低程度小。对照组中济麦 22 和河农 6425 小麦 F_v/F_o 分别为 3.299 和 3.492, 而 200 mmol/L NaCl 处理 12 d 时, 济麦 22 和河农 6425 两个品种 F_v/F_o 分别降至 2.747 和 0.547, 处理组与对照组间差异极显著。NaCl 处理下, 济麦 22 和河农 6425 Y_{II} 值变化趋势不同。NaCl 浓度 ≤ 100 mmol/L 时, 济麦 22 的 Y_{II} 值呈降低—

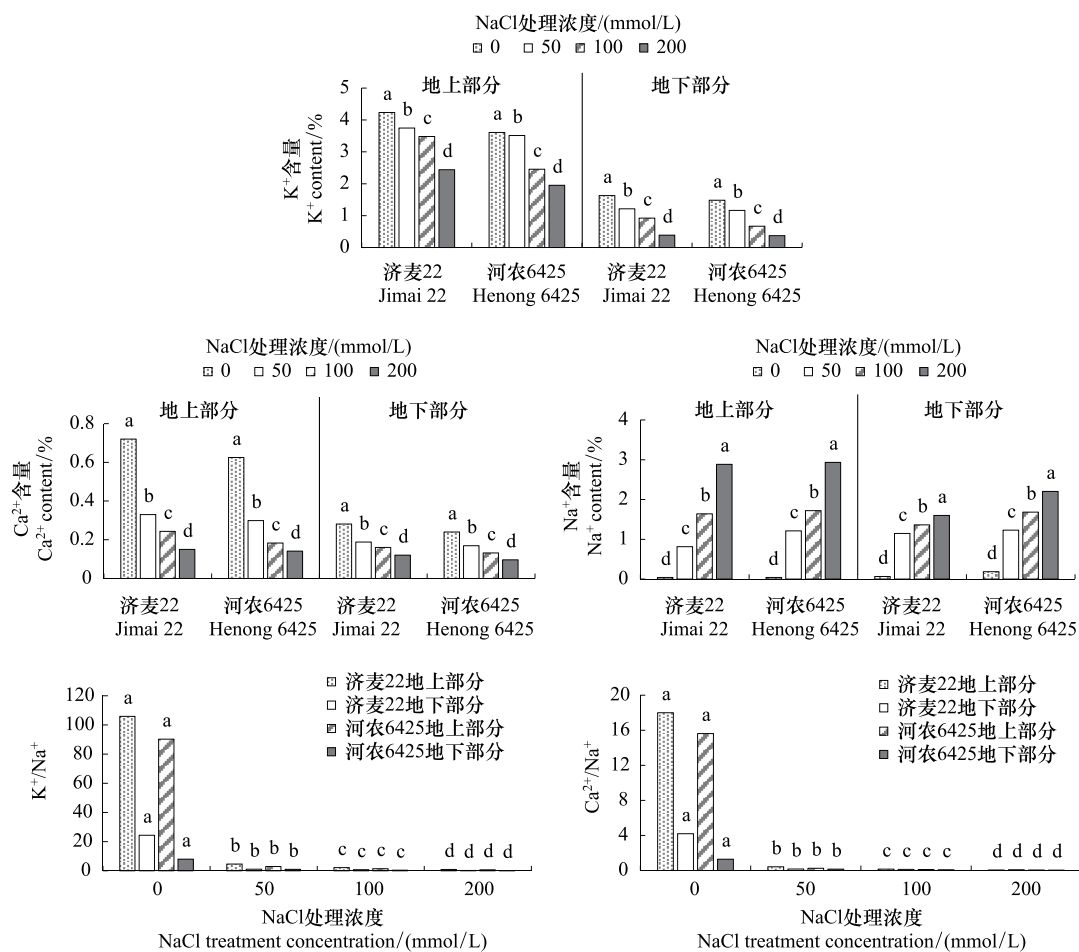


图3 不同浓度 NaCl 胁迫 9 d 后小麦不同部位的离子含量及 K^+/Na^+ 、 Ca^{2+}/Na^+

Fig.3 The content of ions, K^+/Na^+ and Ca^{2+}/Na^+ in different parts of wheat under different NaCl concentrations for 9 days

升高—降低的趋势, NaCl 浓度为 200 mmol/L 时, Y II 值的下降速率与处理天数呈正相关; 而河农 6425 的 Y II 值一直呈下降趋势, 下降速率与 NaCl 处理天数呈正相关, 处理组与对照组之间差异显著。qP 值变化趋势与 Y II 值相似, 均随着 NaCl 浓度的升高和处理时间的延长, 呈降低趋势。济麦 22 的 qP 下降幅度低于河农 6425。

2.4 不同浓度 NaCl 处理下 MDA 含量的变化

如图 5 所示, NaCl 胁迫下小麦幼苗叶片的 MDA 含量随处理浓度和处理时间的升高和延长持续增加, 但济麦 22 的 MDA 比河农 6425 增长的幅度低。不同浓度的 NaCl 胁迫 12 d 时, 济麦 22 叶片 MDA 含量分别比对照增加了 41.34%、74.43%、99.36%, 河农 6425 小麦叶片的 MDA 含量分别比对照增加了 71.74%、115.18%、163.08%。

如图 5 所示, NaCl 浓度 ≤ 100 mmol/L, 济麦 22 根部 MDA 含量呈现升高—降低—升高的趋势。NaCl 浓度为 200 mmol/L 时, 济麦 22 根部 MDA 含量呈现先上升再下降的趋势。而 NaCl 浓度 ≤ 50 mmol/L, 河农 6425 根部 MDA 含量呈现升高的趋势。NaCl 浓度为 ≥ 100 mmol/L 时, 河农 6425 根部 MDA 含量呈现先上升再下降的趋势。具体表现为不同浓度 NaCl 胁迫 1 d 时, 济麦 22 与河农 6425 小麦幼苗根部 MDA 含量增加。NaCl 浓度为 200 mmol/L 胁迫 1 d 时, 处理组济麦 22 根 MDA 含量比对照增加了 46.64%, 河农 6425 根 MDA 含量比对照增加了 65.09%; 50 mmol/L 和 100 mmol/L NaCl 胁迫 12 d 时, 济麦 22 根 MDA 含量分别比对照增加了 30.87%、62.79%; 200 mmol/L NaCl 胁迫 12 d 时, 济麦 22 根 MDA 含量比对照降低了 40.25%; 50 mmol/L NaCl

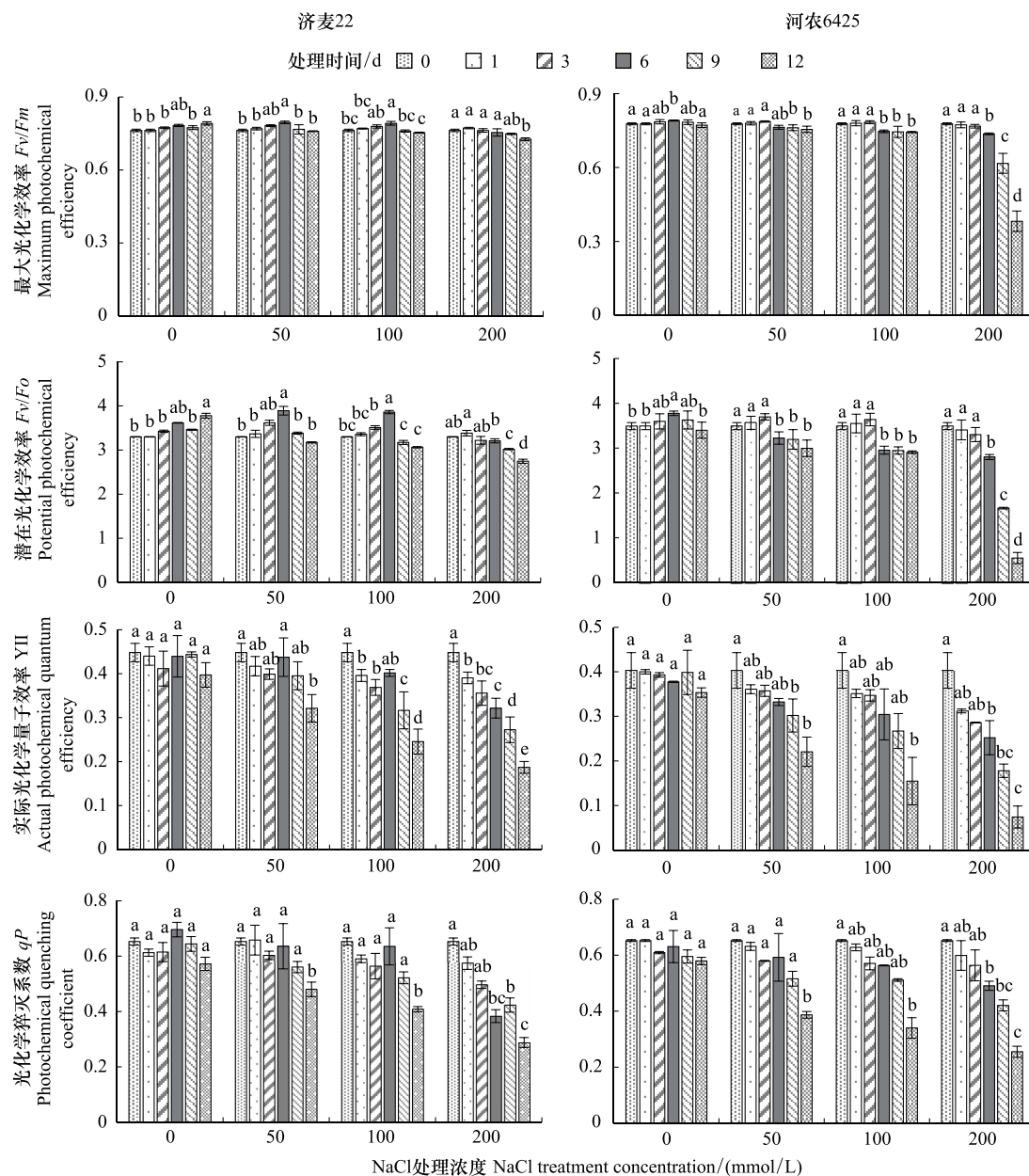


图4 不同浓度 NaCl 胁迫对小麦叶绿体荧光参数的影响

Fig.4 Effects of different concentrations of NaCl stress on chloroplast fluorescence parameters in wheat

胁迫 12 d 时,河农 6425 的 MDA 含量比对照增加了 36.59%;100 mmol/L 和 200 mmol/L NaCl 胁迫 12 d 时,河农 6425 的 MDA 含量分别比对照降低了 20.74%、74.93%。

2.5 不同浓度 NaCl 处理下小麦 H_2O_2 含量的变化

随着 NaCl 浓度的升高和 NaCl 处理时间的延长,济麦 22 和河农 6425 小麦幼苗叶片的 H_2O_2 含量均呈上升趋势(图 6)。与对照组相比,不同浓度的 NaCl 胁迫 12 d 时,济麦 22 叶片中 H_2O_2 含量分别增加了 37.7%、67.0%、105.9%;河农 6425 小麦叶片中 H_2O_2 含量分别增加了 44.4%、88.5%、140.5%。济麦 22 和河农 6425 小麦根部 H_2O_2 含量的变化趋势大致相同,均是先增加后减少再增加(图 6)。济麦 22 和河农 6425 小麦根部 H_2O_2 含量在 NaCl 胁迫 0—3 d 内持续增加,当 NaCl 胁迫到第 3 d 时,济麦 22 根部 H_2O_2 含量分别比对照增长了 31.5%、52.3%、84.6%;河农 6425 根部 H_2O_2 含量分别比对照增长了 46.7%、74.0%、122.7%。NaCl 胁迫 3—

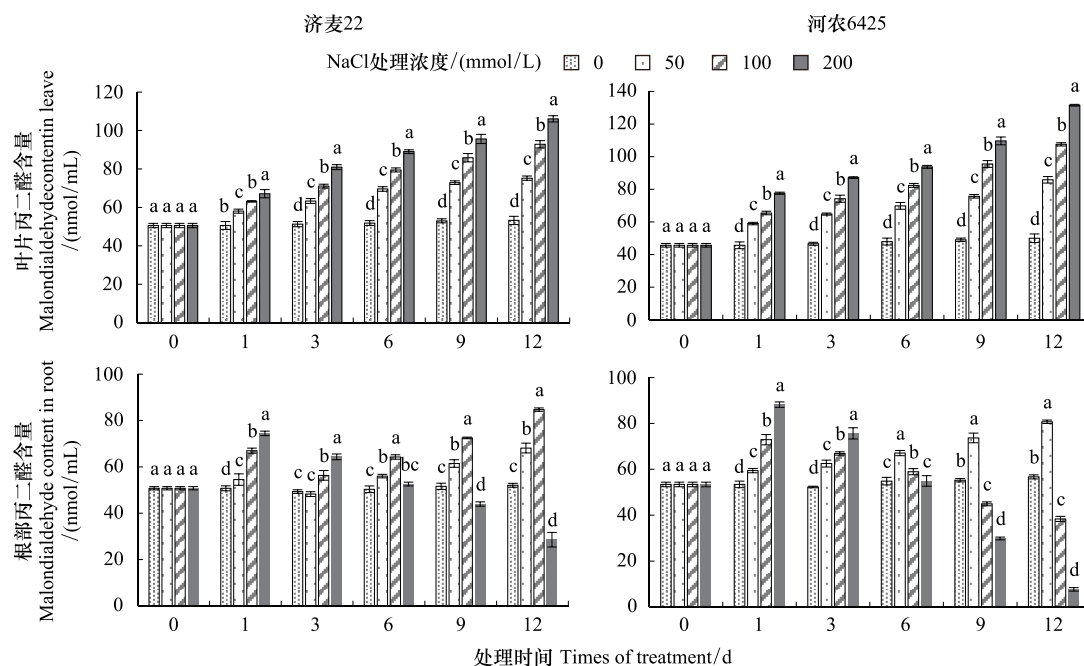


图5 不同浓度 NaCl 胁迫对小麦丙二醛的影响

Fig.5 Effects of different concentrations of NaCl stress on malondialdehyde in wheat

6 d内呈降低趋势,6 d后又迅速增加。NaCl 胁迫到第 12 d,济麦 22 根部 H_2O_2 含量分别比对照增长了 46.9%、88.2%、131.7%;河农 6425 小麦根部 H_2O_2 含量分别比对照增长了 68.5%、169.7%、267.6%。两种小麦品种叶片及根部在同一时间段内的不同处理及两个品种之间差异均显著。

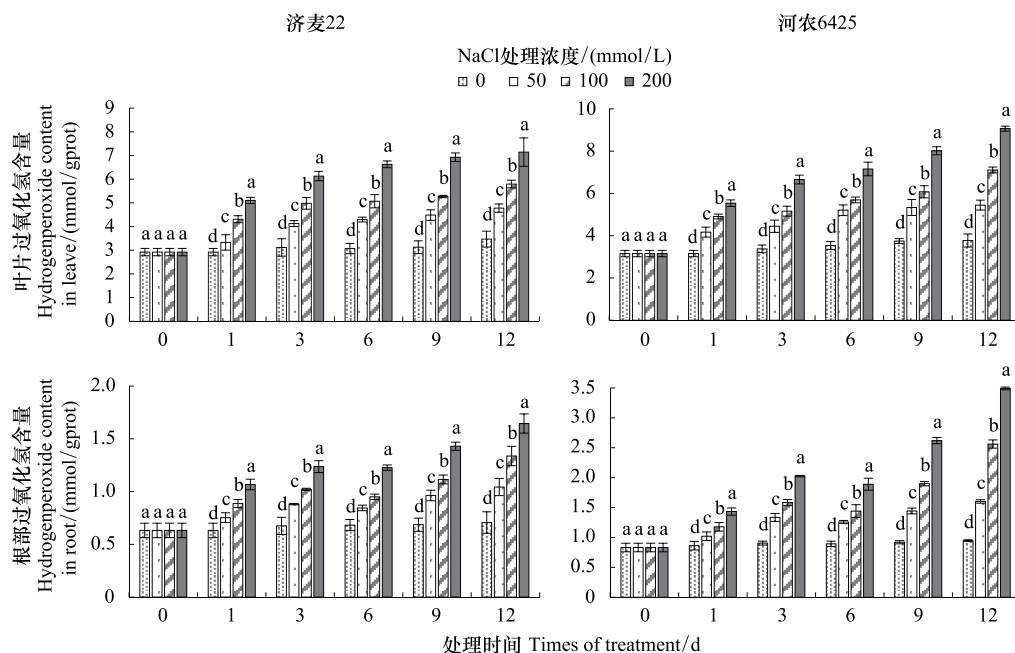


图6 不同浓度 NaCl 胁迫对小麦过氧化氢的影响

Fig.6 Effects of different concentrations of NaCl stress on hydrogen peroxide in wheat

2.6 DAB 及 NBT 染色检测不同浓度 NaCl 处理下小麦活性氧的累积

分别用 DAB 和 NBT 染色检测 NaCl 胁迫下,济麦 22 和河农 6425 小麦幼苗叶片(图 7)和根部(图 8)中的活性氧变化。黄褐色越深则表示 H_2O_2 积累量越大。叶片 H_2O_2 积累量随 NaCl 胁迫处理时间延长而增加,表现为 DAB 染色着色点增加,着色斑点由小变大至最后整片叶片都积累大量的 H_2O_2 。两个品种小麦的根部 H_2O_2 含量变化趋势相同,但积累量有明显差异(图 8),积累区域从根尖分生区向上延伸。NaCl 胁迫 0—3 d 内,小麦根部 H_2O_2 与对照没有明显差异,表明保护酶系统发生积极反应从而导致根尖过量的 H_2O_2 被消除,NaCl 胁迫 3 d 后, H_2O_2 开始大量积累,NaCl 胁迫 6 d 后, H_2O_2 积累量稍有下降,之后 H_2O_2 积累量与 NaCl 胁迫浓度和处理天数均呈正相关。河农 6425 叶和根中 H_2O_2 比济麦 22 积累的更快更多。DAB 染色结果与 H_2O_2 定量测定结果一致。

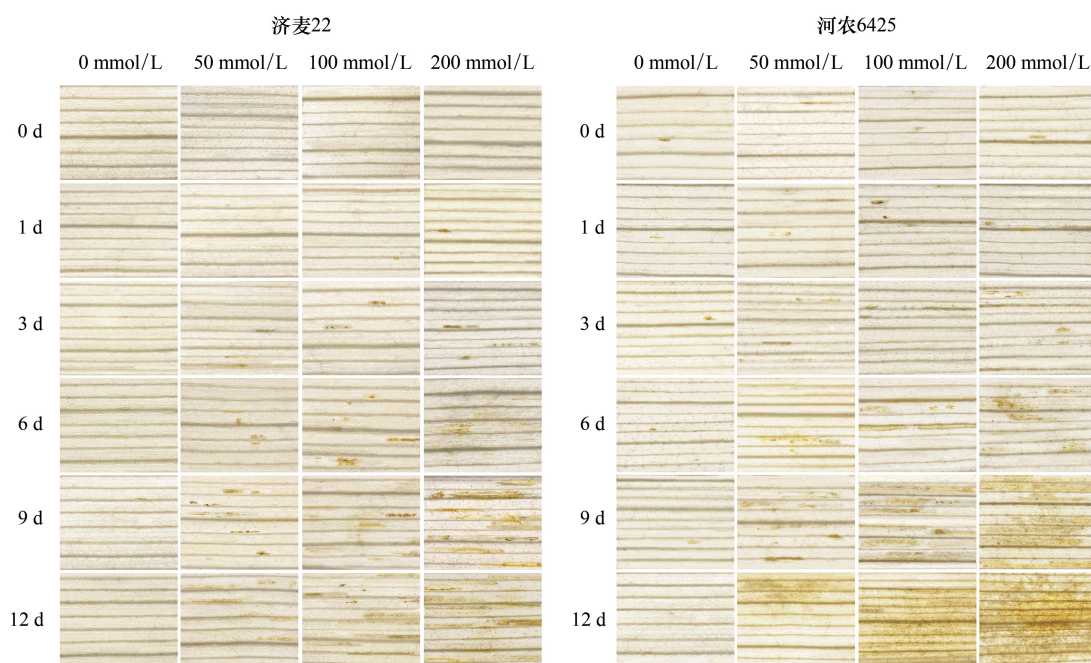


图 7 DAB 染色不同浓度 NaCl 胁迫下小麦叶片

Fig.7 DAB staining of wheat leaves under NaCl stress at different concentrations

NBT 染色结果如图 9 和图 10 所示,当有 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 存在时,NBT 被还原成蓝色沉淀分布在细胞内或细胞周围, $\text{O}_2^{\cdot-}$ 积累量越多,蓝色越深。济麦 22 和河农 6425 叶片和根部 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 积累量变化趋势相同。在 NaCl 胁迫处理 0—3 d 内叶片 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 含量在不同处理之间差异不显著,在胁迫 3 d 后,河农 6425 小麦叶片先出现大量 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 的积累,随盐胁迫时间增加,叶片上 NBT 着色点增加。河农 6425 叶片的 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 的积累速度较济麦 22 更快,积累量也更多。NaCl 胁迫下,根部 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 的积累与 H_2O_2 积累趋势相同, $\text{O}_2^{\cdot-}$ 积累量随处理时间的增多而增多,积累区域从开始的根尖分生区向上延伸。NaCl 胁迫 3 d 后,济麦 22 和河农 6425 间小麦根中 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 的积累量有显著差异,在 NaCl 胁迫 6 d 时稍有下降,之后迅速增加。河农 6425 叶和根中 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 比济麦 22 增加积累的更多。

2.7 不同浓度 NaCl 处理下小麦 POD 活力变化

如图 11 所示,NaCl 胁迫下,济麦 22 和河农 6425 小麦叶 POD 活力变化趋势大致相同。NaCl 胁迫 1 d,济麦 22 叶片的 POD 活力降低,之后呈上升趋势。而河农 6425 在 NaCl 胁迫 3 d 内呈降低趋势,之后活力迅速上升。当不同浓度的 NaCl 胁迫 12 d 时,济麦 22 叶片 POD 活力分别比对照升高了 30.8%、68.4%、108.4%;河农 6425 小麦叶 POD 活力分别比对照升高了 22.9%、51.1%、74.2%。处理组济麦 22 小麦叶片 POD 与对照组间差异均显著。当 NaCl 浓度高于 50 mmol/L,且胁迫时间大于 1 d 时,河农 6425 小麦叶 POD 与对照组之间差异才显著。



图 8 DAB 染色不同浓度 NaCl 胁迫下小麦根部

Fig.8 DAB staining of wheat roots under NaCl stress at different concentrations

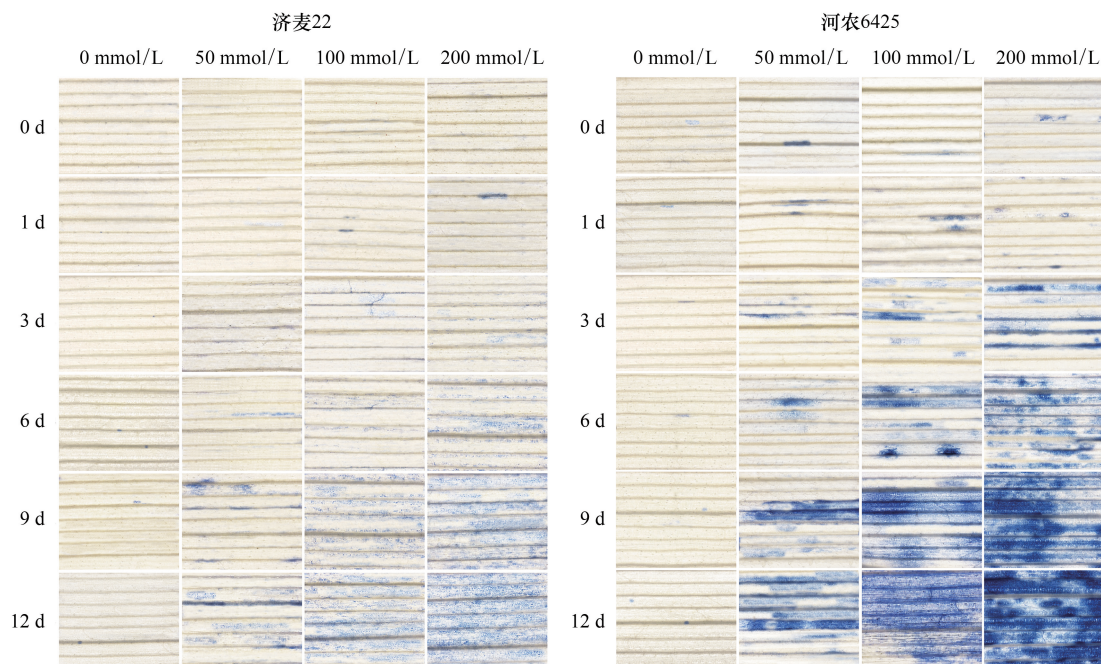


图9 NBT 染色不同浓度 NaCl 胁迫下小麦叶片

Fig.9 NBT staining of wheat leaves under NaCl stress at different concentrations

NaCl 处理下,济麦 22 和河农 6425 小麦根部 POD 活力变化稍有不同(图 11)。不同浓度 NaCl 胁迫处理 1 d 时,济麦 22 小麦根部 POD 活力升高;50 mmol/L NaCl 胁迫处理 1—6 d,小麦根部 POD 活力下降,6 d 后缓慢上升;而 100 mmol/L NaCl 胁迫 1—3 d,济麦 22 根部 POD 活力降低,3 d 后开始缓慢上升。200 mmol/L NaCl 胁迫下,济麦 22 及河农 6425 小麦根部 POD 活力呈上升趋势。50 mmol/L NaCl 胁迫 3 d 内,河农 6425 根部 POD 活力一直下降,胁迫 6 d 时开始升高。100 mmol/L NaCl 胁迫 3 d 内,济麦 22 小麦根部 POD 活力降低,胁迫 6 d 时开始缓慢上升。不同浓度的 NaCl 胁迫 12 d 时,济麦 22 根部 POD 活力比对照分别升高了 21.9%、56.7%、130.2%;河农 6425 小麦叶片内的 POD 活力分别比对照升高了 15.0%、43.8%、82.3%。两个小麦品种的处理组根部 POD 活力与对照组间差异均显著。

2.8 不同浓度 NaCl 处理下小麦 CAT 活力的变化

如图 12 所示,NaCl 胁迫处理下,济麦 22 和河农 6425 小麦叶片内的 CAT 活力变化趋势相同。在 NaCl 处理 6 d 内,小麦叶片 CAT 活力呈上升趋势,9 d 时开始降低。200 mmol/L NaCl 胁迫 12 d 时,河农 6425 叶片的 CAT 活力低于对照。NaCl 胁迫下,济麦 22 叶片 CAT 活力升高的幅度较河农 6425 的大,而下降的幅度又比河农 6425 的小。不同浓度 NaCl 处理下,两个品种小麦叶片 CAT 活力与对照组之间呈显著差异。

NaCl 胁迫下,济麦 22 和河农 6425 小麦根部的 CAT 活力变化趋势不同(图 12)。NaCl 浓度 ≤ 100 mmol/L 时,处理小麦幼苗 6 d 内,河农 6425 小麦根部内的 CAT 活力呈上升趋势,处理 6 d 后,小麦根部 CAT 活力延长开始降低。200 mmol/L NaCl 胁迫 3 d 内,河农 6425 根部内的 CAT 活力呈上升趋势,处理 3 d 后,CAT 活力达到最大值后,随着 NaCl 胁迫时间的延长又迅速降低。NaCl 胁迫处理下,济麦 22 根部 CAT 活力升高的幅度较河农 6425 的大,而下降的幅度又比河农 6425 的小,河农 6425 的 CAT 活力始终低于济麦 22。

3 讨论与结论

盐胁迫是植物生长过程中遭受逆境胁迫中最普遍的方式之一。盐胁迫诱导植物产生多种生理生化反应。盐累积到一定程度,会影响植物所有的代谢过程从而对植物产生毒害^[16]。盐胁迫对植物的伤害效应表现在

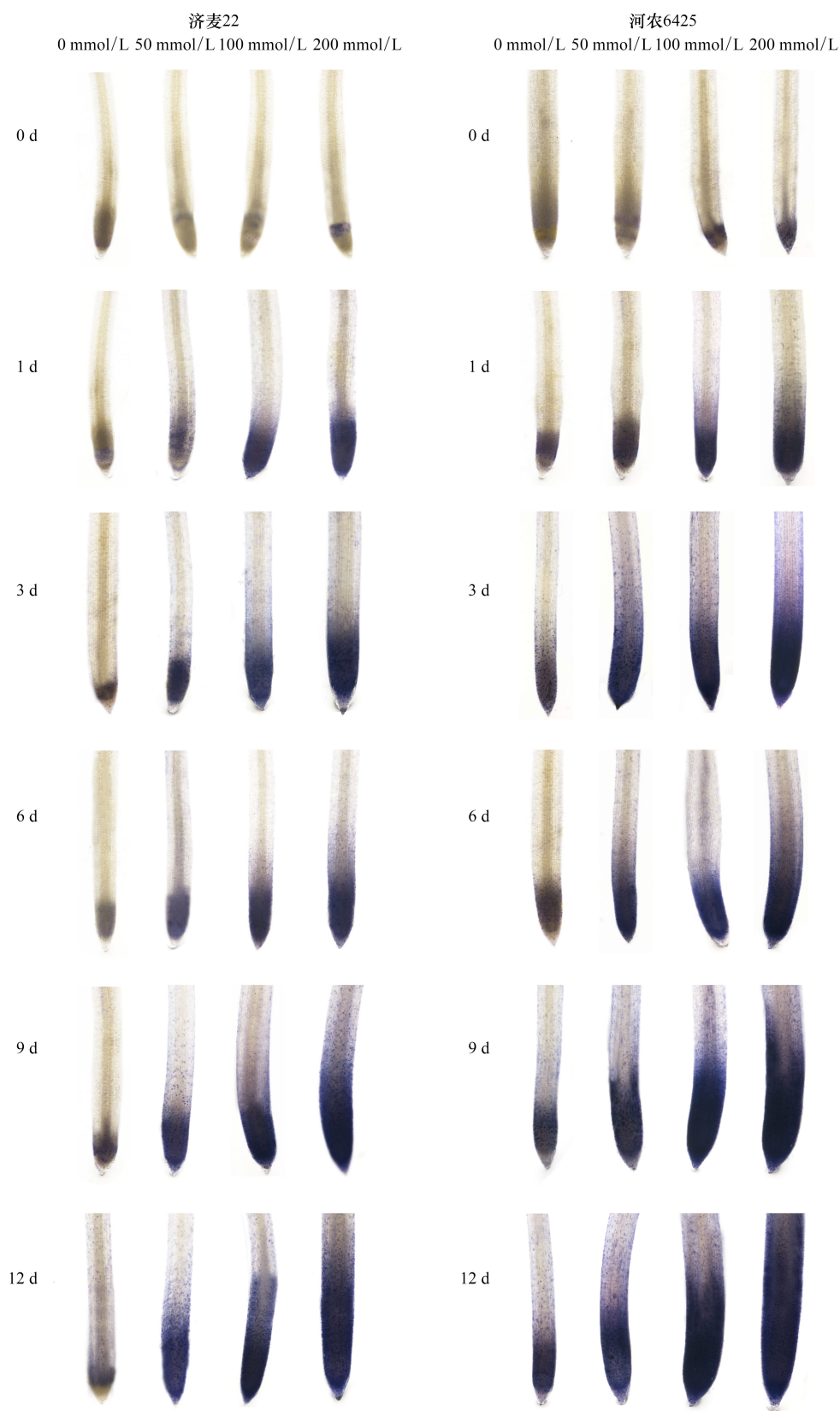


图 10 NBT 染色不同浓度 NaCl 胁迫下小麦根部

Fig.10 NBT staining of wheat roots under NaCl stress at different concentrations

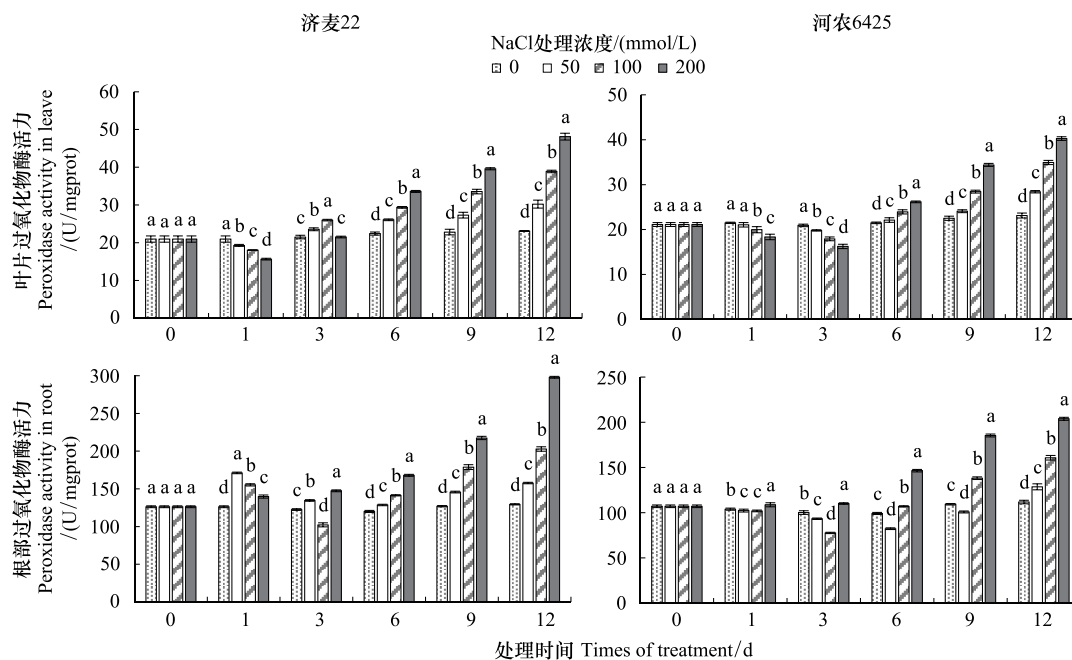


图 11 不同浓度 NaCl 胁迫对小麦过氧化物酶活力的影响

Fig.11 Effects of different concentrations of NaCl stress on peroxidase activity in wheat

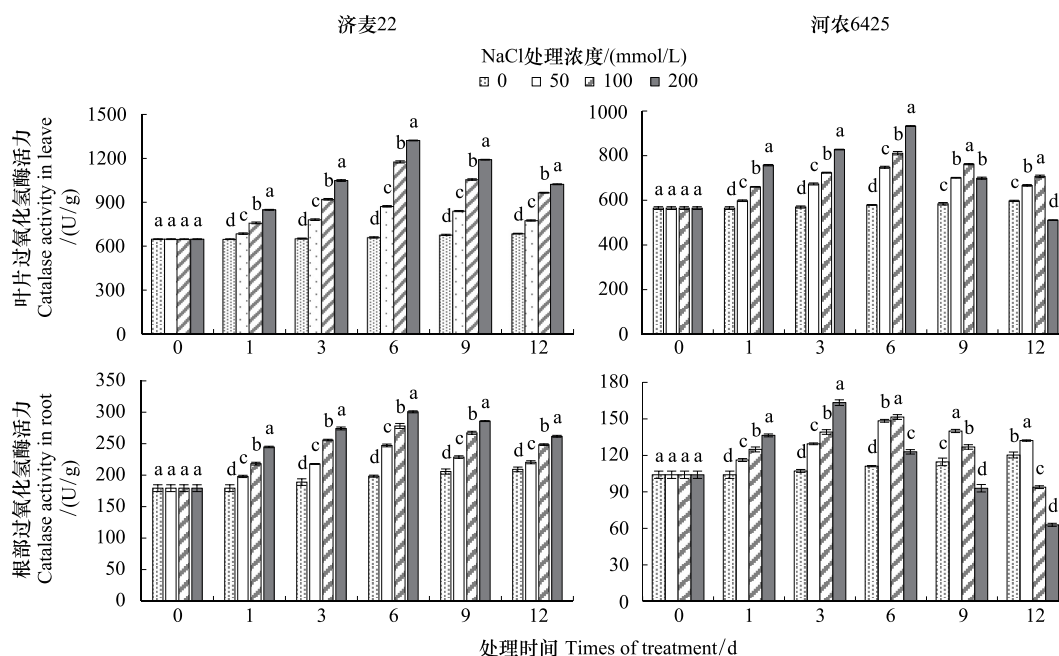


图 12 不同浓度 NaCl 胁迫对小麦过氧化氢酶活力的影响

Fig.12 Effects of different concentrations of NaCl stress on catalase activity in wheat

植物变矮、叶片黄化、根的生长受到抑制等方面。本研究表明不同浓度的 NaCl 胁迫短时间对小麦有一定的促进作用,但随着胁迫时间的增加,会抑制小麦幼苗的生长。

K^+ 、 Ca^{2+} 和 Na^+ 在植物生长过程中具有重要的生理功能,这些离子只有在保持相对平衡的状态下才能发挥正常的生理作用,它们之间的平衡被打破,将对生理作用产生不良影响^[17]。NaCl 胁迫导致细胞内渗透压

升高, Na^+ 在胞质中积累至中毒水平^[18], 高 Na^+ 会干扰 K^+ 和 Ca^{2+} 的吸收, 使 K^+ 和 Ca^{2+} 降低。高等植物通过调节矿质离子的种类和数量来维持细胞中微环境的相对稳定。有些植物的耐盐机制是通过限制离子往地上部的积累而将离子隔离在根部以减少其毒性作用^[19], 或保持较高的 K^+/Na^+ 、 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 及矿质离子平衡能力来适应盐渍环境^[15]。本实验表明在 NaCl 胁迫下济麦 22 根部维持了较高的 Na^+ 浓度, 限制了 Na^+ 向地上部分的运输。济麦 22 体内的 K^+/Na^+ 、 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 比河农 6425 中的高, 一般认为 K^+/Na^+ 比值高的小麦品种耐盐力强^[5]。研究表明耐盐作物济麦 22 在盐胁迫环境中地上部分中一般 Na^+ 较低, 而 K^+ 和 Ca^{2+} 较高, 而根中 Na^+ 较高, 盐敏感作物河农 6425 则相反, 该实验结果与 Majeed 等人对耐盐程度不同小麦进行筛选的结果相一致^[20]。在低浓度 50 mmol/L 的 NaCl 处理下, 济麦 22 较河农 6425 吸收更多的无机离子 (K^+ 、 Ca^{2+} 、 Na^+) (图 3), 适量的无机离子可作为渗透调节物质减缓盐胁迫引发的渗透胁迫。此外, 低盐浓度还限制了 Na^+ 向地上部分的运输, 促进了根系向地上部分运输 K^+ 的能力, 从而使得低浓度 50 mmol/L NaCl 胁迫短时间内对小麦的生长有一定的促进作用。

NaCl 胁迫导致 Na^+ 大量积累, 使得植物叶绿体和过氧化物酶体产生活性氧 ROS, 气孔调节被扰乱, 叶片因光合效率降低而逐渐枯黄, 植株生长受到抑制^[21-23]。前人^[24-27]研究 NaCl 胁迫对不同植物叶绿素荧光的影响, 结果表现为 Fv/Fm 、 Fv/Fo 、 qP 和 YII 等叶绿体荧光参数的下降。 Fv/Fm 代表 PSII 的原初光能转换效率, Fv/Fo 代表了 PSII 的潜在活性, Fv/Fm 、 Fv/Fo 的下降在一定程度上能表明 PSII 受损, 植株受到光抑制, 常作为衡量植物对逆境的响应指标之一; qP 代表 PSII 反应中心开放部分的比例, 可以反映光合电子传递链的电子传递速度, qP 的降低说明从 PSII 氧化侧向 PSII 反应中心的电子传递受到抑制; YII 的急剧下降则表明 ATP、NADPH 等同化力的形成受阻, 植物净光合速率下降, 本实验得到相一致的研究结果。本实验通过对两种小麦在不同浓度 NaCl 胁迫下不同天数叶绿体荧光参数的测定结果表明, 济麦 22 叶片的 Fv/Fm 、 Fv/Fo 、 qP 和 YII 值比河农 6425 降低幅度小。有意思的是低浓度 50 mmol/L NaCl 短时间处理期间, 两个品种小麦叶片 Fv/Fm 、 Fv/Fo 都有一定程度的升高, 可以促进 PSII 光化学反应效率, 对小麦植株的生长有一定的促进作用。

MDA 是脂质过氧化产物之一, 它的含量与逆境条件密切相关, 同时 MDA 含量通常作为植物耐盐性的稳定指标^[28-29]。本研究结果显示两种小麦的 MDA 含量呈上升趋势, 说明两种小麦植株在 NaCl 胁迫期间细胞膜遭受氧化胁迫, 但济麦 22 上升趋势比河农 6425 小, 膜损伤程度较轻, 该实验结果与李有芳等人及张超强等人研究结果相一致^[30-31]。王婧泽等在研究在盐胁迫下玉米体内的 MDA 含量随着盐浓度的增大呈先上升后降低的变化趋势, 结果表明玉米处于盐胁迫下细胞损伤程度逐渐增大, MDA 含量增多, 但当玉米细胞膜质过氧化损伤较严重时, 盐胁迫对玉米幼苗的损伤不可逆转, 导致植物死亡, 从而 MDA 含量降低^[32]。本研究中济麦 22 根部在 200 mmol/L NaCl 胁迫下及河农 6425 根部在浓度高于 100 mmol/L 的 NaCl 胁迫下均呈下降趋势, 可能是由于 NaCl 浓度过高导致植物根部死亡, 所以 MDA 含量下降, 与王婧泽等人研究结果相一致。同时, 在各种逆境胁迫环境中, 植物体内活性氧迅速大量积累, 从而使脂质过氧化产物增加, 破坏了细胞膜的结构和功能, 影响植物的正常生长, 严重则导致植物死亡^[33-34]。活性氧包括超氧自由基、羟自由基、 H_2O_2 和过氧化物自由基等^[35-36]。本研究表明济麦 22 和河农 6425 的叶片及根部 H_2O_2 和活性氧含量均随着 NaCl 胁迫浓度的增加和胁迫时间的延长而增加。相同情况下, 河农 6425 中 H_2O_2 和活性氧含量均高于济麦 22, 品种间差异显著。

在植物正常生理状态下, 植物体内活性氧产生和清除间达动态平衡^[37-38]。为清除 NaCl 胁迫产生的过氧化物, 增加 POD、CAT 活性, 以维持细胞正常生理活动^[39-40]。本研究结果表明, 随 NaCl 浓度增加, 两个品种幼苗的 POD 活性随着 NaCl 胁迫浓度的增加和处理时间的延长呈上升的趋势, CAT 活性随胁迫浓度的增加而增加, 但在处理 6d 左右急速下降, 济麦 22 升高的幅度比河农 6425 大而降低的幅度比河农 6425 小, 该实验结果与 Dugasa 等研究不同耐盐性的小麦基因型对干旱和盐胁迫的生理生化反应差异实验结果相一致^[41]。

综上所述, 济麦 22 通过维持较高水平的 K^+/Na^+ 、 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$, 通过保持较强的抗氧化酶活性, 更有效清除积累的多余 ROS, 较河农 6425 生长更好, 拥有更强的耐盐性。

参考文献 (References):

- [1] Zeeshan M, Lu M Q, Sehar S, Holford P, Wu F B. Comparison of biochemical, anatomical, morphological, and physiological responses to salinity stress in wheat and barley genotypes differing in salinity tolerance. *Agronomy*, 2020, 10(1): 127.
- [2] Wang J Y, Liu Y X, Wang S M, Liu H M, Fu G Q, Xiong Y C. Spatial distribution of soil salinity and potential implications for soil management in the Manas River watershed. *Soil Use and Management*, 2020, 36(1): 93-103.
- [3] Turhan E, Kiran S, Ates C, Ates O, Kusvuran S, Ellialtıoglu S S. Ameliorative effects of inoculation with *Serratia marcescens* and grafting on growth of eggplant seedlings under salt stress. *Journal of Plant Nutrition*, 2020, 43(4): 594-603.
- [4] 马绍英, 马蕾, 徐勃, 杨宁, 张旭辉, 柴强, 李胜. 盐胁迫下根瘤共生豌豆植株对外源钙的生理响应. *应用生态学报*, 2020, 31(3): 969-977.
- [5] 尚玥, 刘韬, 吴丽军, 张波, 刘宝龙, 陈文杰, 张连全, 张怀刚, 刘登才. 不同倍性小麦对盐胁迫的适应性差异. *广西植物*, 2017, 37(12): 1560-1571.
- [6] 李泽, 谭晓风, 卢锟, 张琳, 龙洪旭, 吕佳斌, 林青. 干旱胁迫对两种油桐幼苗生长、气体交换及叶绿素荧光参数的影响. *生态学报*, 2017, 37(5): 1515-1524.
- [7] 钱永强, 周晓星, 韩蕾, 孙振元, 巨关升. Cd²⁺胁迫对银芽柳 PS II 叶绿素荧光光响应曲线的影响. *生态学报*, 2011, 31(20): 6134-6142.
- [8] 赵远伟, 刘小京, 李存东, 喻琼, 谢志霞. 温度对盐胁迫小麦抗氧化机制的影响. *中国生态农业学报*, 2014, 22(12): 1460-1468.
- [9] 陈琳, 张俪文, 刘子亭, 路峰, 冯光海, 颜坤, 韩广轩. 黄河三角洲滩涂与潮滩芦苇对盐胁迫的生理生态响应. *生态学报*, 2020, 40(6): 2090-2098.
- [10] 赖弟利, 范昱, 朱红林, 何凤, 梁勇, 徐欣然, 文杰, 王俊珍, 严俊, 程剑平. 燕麦耐盐性的生理生化指标网络分析. *作物杂志*, 2020, (2): 147-155.
- [11] García G, Clemente-Moreno M J, Díaz-Vivancos P, García M, Hernández J A. The apoplastic and symplastic antioxidant system in onion: response to long-term salt stress. *Antioxidants*, 2020, 9(1): 67.
- [12] Loutfy N, Sakuma Y, Gupta D K, Inouhe M. Modifications of water status, growth rate and antioxidant system in two wheat cultivars as affected by salinity stress and salicylic acid. *Journal of Plant Research*, 2020, 133(4): 549-570.
- [13] 冯巩固, 徐玉玲, 蒋晓煜, 李嘉敏, 黎桂英, 杨颖丽. 两种春小麦幼苗光合特性对盐胁迫的响应比较. *甘肃农业大学学报*, 2020, 55(1): 45-55.
- [14] 肖宇, 刘希锋, 刘青松, 徐玉鹏, 闫旭东. 河北省 10 个小麦主栽品种耐盐性鉴定. *天津农业科学*, 2017, 24(2): 56-59.
- [15] 赵映雪, 张凤兰, 郝丽珍, 杨忠仁. NaCl 胁迫对沙葱苗期根系特征及无机离子含量的影响. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2020, 48(3): 115-121.
- [16] 陆启环, 张骥, 穆平, 刘雪华, 董春海, 杨洪兵. 两个小麦新品种的耐盐性分析. *华北农学报*, 2017, 32(2): 151-156.
- [17] 顾寅钰, 陈传杰, 李俊林, 衣葵花, 张海洋, 梁晓艳, 付晓, 王向誉. 滨海耐盐植物离子吸收与分配规律研究. *山东农业科学*, 2019, 51(5): 52-55.
- [18] Ma L, Ye J M, Yang Y Q, Lin H X, Yue L L, Luo J, Long Y, Fu H Q, Liu X N, Zhang Y L, Wang Y, Chen L Y, Kudla J, Wang Y J, Han S C, Song C P, Guo Y. The SOS2-SCaBP8 complex generates and fine-tunes an AtANN4-dependent calcium signature under salt stress. *Developmental Cell*, 2019, 48(5): 697-709.e5.
- [19] Pailles Y, Awlia M, Jukowska M, Passone L, Zemouri K, Negrão S, Schmöckel S M, Tester M. Diverse traits contribute to salinity tolerance of wild tomato seedlings from the Galapagos Islands. *Plant Physiology*, 2020, 182(1): 534-546.
- [20] Majeed A, Anwar-ul-Haq M, Niaz A, Mahmood A, Ahmad N, Khan H M W A. Comparison of soil and hydroponic based screening process to select salt tolerant wheat varieties. *Sarhad Journal of Agriculture*, 2019, 35(4): 1107-1112.
- [21] Zhao X Y, Bai X, Jiang C F, Li Z. Phosphoproteomic analysis of two contrasting maize inbred lines provides insights into the mechanism of salt-stress tolerance. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(8): 1886.
- [22] 宋凤鸣, 尹振文, 陈博儒, 杨洪棣, 周丽, 王文明. 5 种湿地植物的耐盐性研究. *江西农业学报*, 2019, 31(1): 14-20.
- [23] Hniličková H, Hnilička F, Orsák M, Hejnák V. Effect of salt stress on growth, electrolyte leakage, Na⁺ and K⁺ content in selected plant species. *Plant, Soil and Environment*, 2019, 65(2): 90-96.
- [24] 方怡然, 薛立. 盐胁迫对植物叶绿素荧光影响的研究进展. *生态科学*, 2019, 38(3): 225-234.
- [25] 自海云, 李婉婷, 程小毛, 黄晓霞. 盐胁迫对八角金盘光合生理特性的影响. *江西农业大学学报*, 2019, 41(4): 723-732.
- [26] 罗达, 史彦江, 宋锋惠, 李嘉诚. 盐胁迫对平欧杂种榛幼苗生长、光合荧光特性及根系构型的影响. *应用生态学报*, 2019, 30(10): 3376-3384.

- [27] 王美娥, 陈明, 郎有忠, 曹晓利, 张平, 袁晓明, 赵田芬. 盐分胁迫对小麦光合生产及产量的影响. 江苏农业学报, 2013, 29(4): 727-733.
- [28] 张清航, 张永涛. 植物体内丙二醛(MDA)含量对干旱的响应. 林业勘查设计, 2019, (1): 110-112.
- [29] 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. 北方园艺, 2018, (5): 93-98.
- [30] 李有芳, 王石平, 丁金金, 李卫华. 盐胁迫对小麦根系氧化损伤及细胞程序性死亡的影响. 麦类作物学报, 2019, 39(11): 1326-1332.
- [31] 张超强, 杨颖丽, 王莱, 孙坤, 范小峰, 刘军梅, 李科文. 盐胁迫对小麦幼苗叶片 H_2O_2 产生和抗氧化酶活性的影响. 西北师范大学学报: 自然科学版, 2007, 43(1): 71-75.
- [32] 王婧泽, 高树仁, 孙丽芳, 王霞, 王晶, 胡凯凤, 邓杰. 3个玉米自交系对盐胁迫的生理响应及耐盐性评价. 干旱地区农业研究, 2017, 35(2): 89-95.
- [33] 刘艳丽, 刘桂珍, 崔党群. 盐胁迫下不同品种小麦苗期抗氧化保护酶活性的变化. 安徽农业科学, 2017, 45(28): 18-20.
- [34] Chapman J M, Muhlemann J K, Gayomba S R, Muday G K. RBOH-dependent ROS synthesis and ROS scavenging by plant specialized metabolites to modulate plant development and stress responses. Chem Res Toxicol, 2019, 32(3): 370-396.
- [35] 董发才, 苗琛, 荆艳彩, 安国勇, 杨惠娟, 宋纯鹏. 小麦根系过氧化氢积累与耐盐性的关系. 武汉植物学研究, 2002, 20(4): 293-298.
- [36] Zhou S, Hong Q, Li Y, Li Q, Wang M. Autophagy contributes to regulate the ROS levels and PCD progress in TMV infected tomatoes. Plant Science, 2018, 269: 12-19.
- [37] 白英俊, 李国瑞, 黄凤兰, 李威, 丛安琪, 陈永胜. 活性氧与植物抗氧化系统研究进展. 安徽农业科学, 2017, 45(36): 1-3.
- [38] 马丹颖, 季东超, 徐勇, 陈彤, 田世平. 活性氧调控植物细胞自噬的研究进展. 植物学报, 2019, 54(1): 81-92.
- [39] 张迪, 吕思琪, 张婉婷, 姜佰文. 锰胁迫对不同基因型玉米幼苗抗氧化酶活性及丙二醛含量的影响. 东北农业大学学报, 2018, 49(12): 27-35.
- [40] Wu J, Jiang Y, Liang Y, Chen L, Chen W, Cheng B. Expression of the maize MYB transcription factor ZmMYB3R enhances drought and salt stress tolerance in transgenic plants. Plant Physiol Biochem, 2019, 137: 179-188.
- [41] Dugasa M T, Cao F B, Ibrahim W, Wu F B. Differences in physiological and biochemical characteristics in response to single and combined drought and salinity stresses between wheat genotypes differing in salt tolerance. Physiologia Plantarum, 2019, 165(2): 134-143.