

盐胁迫下外施脯氨酸和磷肥对青杨雌雄幼苗生长及生理特性的影响

蒋雪梅^{1a}, 胥晓², 戚文华^{1b}, 肖娟²

(1. 重庆三峡学院, a. 环境与化学工程学院; b. 生命科学与工程学院, 重庆 404100; 2. 西华师范大学西南野生动植物资源保护教育部重点实验室, 四川 南充 637009)

摘要: 为探讨盐胁迫下外源脯氨酸和磷肥的作用, 对不同处理的青杨雌、雄幼苗的生长和生理生化指标进行了研究。结果表明: 盐胁迫会影响青杨雌、雄植株的生长和生化物质含量, 但喷施脯氨酸和根施磷肥均能在一定程度上提高雄株幼苗的耐盐性, 而对雌株耐盐性的影响并不明显。因此, 在盐碱地改良时宜选用抗逆性较强的雄株进行种植, 同时可考虑选用经济适用、操作方便的磷肥来提高植株耐盐性。

关键词: 青杨; 雌雄异株; 盐胁迫; 脯氨酸; 磷肥

doi: 10.11926/j.issn.1005-3395.2016.06.014

Effects of Exogenous Proline and Phosphate Fertilizer on Growth and Physiological Traits of Female and Male *Populus cathayana* Seedlings under Salt Stress

JIANG Xue-mei^{1a}, XU Xiao², QI Wen-hua^{1b}, XIAO Juan²

(1a. School of Environment and Chemistry Engineering; 1b. School of Life Science and Engineering, Chongqing Three Gorges University, Chongqing 404100, China; 2. Key Laboratory of Southwest China Wildlife Resources Conservation, Ministry of Education, China West Normal University, Nanchong 637002, Sichuan, China)

Abstract: In order to understand the effects of exogenous proline and phosphate fertilizer under salt stress, the growth and physiology index of *Populus cathayana* seedlings were studied with different treatment. The results showed that the growth and biochemical substances contents in female and male seedlings were affected under salt stress, while the application of proline and phosphate fertilizer could improve the salt tolerance of male seedlings to a certain extent, but it was not obvious on female seedlings. Therefore, it is better to choose male seedlings with strong stress resistance in the improvement of saline alkali land, and at the same time, it is considered to choose phosphate fertilizer for enhance salt tolerance of plants because of affordable and easy to use.

Key words: *Populus cathayana*; Dioecious plant; Salt stress; Proline; Phosphate fertilizer

土壤的盐渍化是当前制约作物生长的主要因素之一, 严重影响着世界 7% 土地面积上的农林生产^[1], 仅我国盐碱地的面积就超过 $3.3 \times 10^7 \text{ hm}^2$, 且

受海平面上升、不合理灌溉等因素影响, 如今盐渍土面积仍在不断扩大^[2]。土壤中盐分过高将减缓植株的生长速率, 并对植物的生长发育产生负面影

收稿日期: 2016-01-21 接受日期: 2016-04-22

基金项目: 西华师范大学博士科研启动基金(08B074), 重庆市科委自然科学基金(cstc2013jcyj10120), 重庆三峡学院科研创新团队项目(201302)资助
This work was supported by the Doctoral Scientific Research Foundation of China West Normal University (Grant No. 08B074), the Natural Science Foundation of Chongqing Municipal Science and Technology Commission (Grant No. cstc2013jcyj10120), and the Scientific Research Innovation Team of Chongqing Three Gorges University (Grant No. 201302).

作者简介: 蒋雪梅(1984~), 女, 讲师。E-mail: jiangxuemei841218@163.com

响。对槟榔青(*Spondias pinnata*)、银合欢(*Leucaena glauca*)、牧豆树(*Prosopis juliflora*)和小鹿藿(*Rhynchosia minima*)的研究表明,土壤盐渍化导致植株的株高、基径、叶面积、叶片数以及生物量积累显著减少^[3-4]。主要原因在于高浓度的土壤盐分会引起植株叶片的叶绿素含量降低,气体交换速率下降,活性氧含量增多,抗氧化酶系统紊乱,水分利用效率发生改变,最终影响植株的生长发育^[5]。另一方面,在胁迫环境下植物细胞内会合成大量有机或无机渗透调节物质,如脯氨酸、甜菜碱、可溶性糖或 K^+ 等,以降低或消除盐胁迫对渗透调节系统的干扰^[6]。为了解土壤盐渍化对植物生长带来的不良影响,通过喷施脯氨酸或根施磷肥来探讨外源物质能否在一定程度上降低或缓解植物受胁迫的伤害已有一些研究报道。结果表明,这两种外源物质均能提高逆境下植物细胞内渗透调节物质的浓度,缓解或消除植物受到的伤害^[7-9]。然而,相关研究主要集中于草本植物,针对木本植物的研究却并不多见。

青杨(*Populus cathayana*)为雌雄异株,属我国分布较广的一种木本植物。由于青杨具有适应性强、繁殖容易、生长快和用途广等优点,常被广泛用于植树造林、生态修复和环境改良等方面。近年来的研究表明,干旱、盐胁迫、温度、 CO_2 、UV-B 等环境因素会导致青杨雌、雄幼苗在外部形态、生理过程和生化物质积累等方面出现性别差异,且雄株的抗逆性普遍强于雌株^[10-14]。因此,本文在前人^[5,15]的研究基础上,同时经预处理试验后,选择叶面上下喷施 10 mmol L^{-1} 脯氨酸和根施 1 g L^{-1} 磷肥2种方法,比较在 80 mmol L^{-1} NaCl胁迫下青杨雌、雄幼苗的不同响应,进而揭示外源物质对不同性别植株的特异性,以期对盐碱地区林木栽培及生态环境修复提供理论参考,并选择一种有利于提高土地利用率的措施。

1 材料和方法

1.1 材料

3月上旬将源于青海大通的青杨(*Populus cathayana*)枝条按雌、雄株分别扦插于西华师范大学生命科学学院试验地内(位于四川省南充市),该地区地处北纬 $30^{\circ}35' \sim 31^{\circ}51'$,东经 $105^{\circ}27' \sim 106^{\circ}28'$,属亚热带湿润型季风气候,年均温 $15.8^{\circ}\text{C} \sim 17.8^{\circ}\text{C}$,年平均降雨量约 $980 \sim 1150\text{ mm}$,年均相对湿度

$76\% \sim 86\%$ 。待扦插苗发芽生长2个月后,分雌、雄各选择60株长势大体一致的幼苗移栽到装有苗圃熟土、容积为10 L的塑料盆中,做好各种管理措施,自然生长。

1.2 试验设计

同年6月15日将所有试验材料移入四周通风、顶部遮雨的大棚内,并于次日对雌、雄幼苗处理:(1)15盆作为对照(仅施Hoagland溶液);(2)15盆作为盐胁迫处理(施 80 mmol L^{-1} NaCl溶液,以NaCl表示);(3)15盆作为盐胁迫+喷施脯氨酸处理[施 80 mmol L^{-1} NaCl溶液且于每天18:30对整个植株喷施 10 mmol L^{-1} 的脯氨酸(正反叶面),以NaCl+P表示];(4)15盆作为盐胁迫+根施磷肥处理[施 80 mmol L^{-1} NaCl溶液和 1 g L^{-1} 的磷肥(主要成分为过磷酸钙,有效磷 $\geq 12.0\%$ 、水分 $\leq 15.0\%$),以NaCl+F表示]。 80 mmol L^{-1} NaCl用Hoagland溶液作为溶剂,每隔3 d施加1次1 L NaCl溶液(包括含有磷肥的NaCl溶液)或Hoagland溶液。其余环境条件完全保持一致,7月16日试验结束,处理时间持续1个月。

1.3 测定方法

每个处理完成后随机选择5株成熟、部位相同的向阳叶片用于各生理生化指标的测定。蛋白质含量的测定采用考马斯亮蓝法^[16];游离脯氨酸含量的测定采用茚三酮显色法^[17];丙二醛含量的测定采用硫代巴比妥酸显色法^[18];超氧化物歧化酶(SOD)活性的测定采用氮蓝四唑比色法^[19]。

试验结束后对所有植株的株高、基径、叶片数、总叶面积进行测量。总叶面积采用SHY-150型活体扫描式叶面积仪测定。随后,将植株按根、茎、叶(包括脱落叶)分开洗净并于 70°C 下烘至恒重,用ACCULAB电子分析天平称量。用于化学元素含量测定的叶片样品送至中国科学院南京土壤研究所鹰潭站内,参照Hubick等^[20]的方法测定。

1.4 数据分析

试验数据用SPSS 18.0统计软件进行处理。平均值间的比较采用单因素方差分析法(One-Way ANOVA);多重比较采用邓肯多重范围检验(Duncan's multiple range test);对性别与处理之间的交互作用采用多因素方差分析(Multivariate analysis)。

2 结果和分析

2.1 形态和生物量差异

由表 1 可见,除叶片总数(TNL)外,对照的青杨雌株的株高(HG)、基径(BD)、总叶面积(LA)以及根生物量(RW)、茎生物量(SW)和叶生物量(LW)均显著高于雄株。与对照相比,80 mmol L⁻¹ NaCl 处理显著降低了雌、雄幼苗的株高、叶片总数、总叶面积,以及根、茎和叶的生物量,同时还显著降低

了雌株的基径,而对雄株的基径无显著影响。与盐胁迫处理相比,外施脯氨酸显著增加了雄株的株高、叶片总数、总叶面积,以及根、茎和叶的生物量,却降低了雌株的叶生物量;而根施磷肥显著增加了雄株的株高、总叶面积、茎生物量和叶生物量,而对雌株无显著影响。此外,对两种外源物质处理进行比较表明,喷施脯氨酸与根施磷肥对盐胁迫下青杨雌、雄幼苗的生长和生物量的影响效果基本一致,二者间差异不明显(表 1)。

表 1 青杨雌、雄幼苗的形态特征和生物量

Table 1 Morphological characters and biomass in female and male *Populus cathayana* seedlings

	性别 Sex	株高 Height (cm)	基径 Basal diameter (cm)	叶片总数 Total leaf number	叶面积 Leaf area (cm ²)	根生物量 Root biomass (g)	茎生物量 Stem biomass (g)	叶生物量 Leaf biomass (g)
对照 Control	雌株 Female	114.63±3.19a	8.11±0.29a	39.67±0.33a	2268.91±47.63a	6.147±0.053a	13.424±1.164a	17.160±0.508a
	雄株 Male	94.50±4.48b	6.19±0.12cd	38.67±0.33ab	1167.27±68.44c	2.333±0.061bc	6.561±0.612b	9.245±0.326c
NaCl	雌株 Female	101.07±1.79b	6.93±0.07bc	28.67±1.20c	1556.88±40.35b	0.876±0.227b	7.923±0.288b	13.763±0.423b
	雄株 Male	80.37±1.60c	5.53±0.24d	28.67±0.67c	658.77±25.71d	1.138±0.085d	3.597±0.046c	5.495±0.776e
NaCl+P	雌株 Female	94.03±6.98b	6.81±0.11bc	30.00±0.58c	1454.80±50.47b	2.494±0.505bc	6.995±0.867b	10.536±0.151c
	雄株 Male	95.90±7.36b	6.17±0.35cd	35.00±3.00b	1104.86±26.14c	2.436±0.191bc	6.307±1.154b	7.116±0.574d
NaCl+F	雌株 Female	96.37±2.66b	7.26±0.50b	29.67±0.88c	1490.24±19.38b	2.206±0.333bc	7.256±0.839b	13.116±0.131b
	雄株 Male	95.80±2.36b	5.82±0.23d	30.00±0.58c	1032.34±69.52c	1.797±0.062cd	5.912±0.334b	7.099±0.359d

同列数据后不同字母表示差异显著($P<0.05$)(邓肯多重检验法)。

Data followed different letters indicate significant difference at 0.05 level by Duncan's multiple range test.

2.2 叶片的脯氨酸、蛋白质、丙二醛含量和超氧化物歧化酶活性

由图 1 可见,对照除青杨雌株叶片中的超氧化物歧化酶(SOD)活性显著高于雄株外,雌、雄幼苗在脯氨酸、蛋白质和丙二醛(MDA)含量方面均无显著差异。与对照相比,NaCl 处理显著增加了雌、雄幼苗的 MDA 含量和 SOD 活性,以及雄株幼苗的脯氨酸含量,而雌株蛋白质含量显著降低;与盐胁迫处理相比,喷施脯氨酸显著增加了雄株幼苗的脯氨酸含量、降低了其蛋白质含量,而对雌、雄植株的 MDA 含量和 SOD 活性无显著影响;而根施磷肥显著降低了青杨雌、雄植株的 MDA 含量,以及雄株的蛋白质含量,却提高了雌株叶片内的蛋白质和雄株的脯氨酸含量(图 1)。

2.3 青杨雌、雄幼苗间离子含量及分配的差异

由图 2 可见,对照青杨雌、雄幼苗叶片内的氮(N)、钾(K)、钙(Ca)和钠(Na)含量无显著差异,而雌株的磷(P)显著高于雄株,碳(C)含量则显著低于雄株。与对照相比,NaCl 处理对青杨雌、雄幼苗叶片

内的 K、Ca 含量均有不同程度的提高,且对雌株幼苗叶片内的 Na 含量和雄株幼苗叶片内 Ca 含量的提高达到了显著水平。盐胁迫下雌株叶片内的 Na 含量是雄株的 12.93 倍,而青杨幼苗在 NaCl 和两种外源物质共同处理后,其 C、N、P、K、Ca 含量在雌、雄性别间差异不显著。然而,与盐胁迫处理相比,喷施脯氨酸和根施磷肥均显著增加了雌、雄幼苗的 Na 含量,而对 N、P 和 K 含量无显著影响。

3 讨论和结论

3.1 喷施脯氨酸的影响

植物在长期的进化过程中形成了许多机制以抵抗逆境,从而减轻或消除胁迫带来的伤害。脯氨酸在植物细胞适应胁迫环境的过程中发挥着重要作用,可以作为细胞内的渗透调节剂、还原剂、能量来源、N 素储藏物质、羟基自由基清除剂、抗氧化酶保护剂,具有降低细胞内酸度、调节氧化还原电势等作用^[6,21]。有研究表明,低浓度 NaCl 处理,喷施脯氨酸能提高马铃薯(*Solanum tuberosum*)试管苗

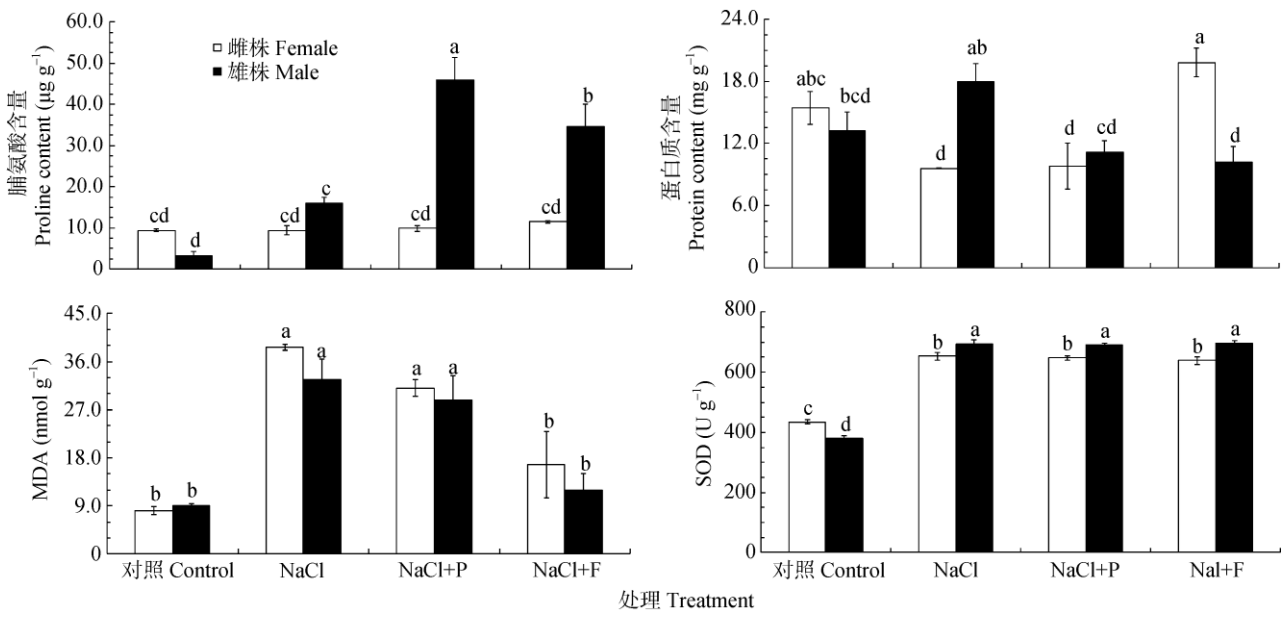


图 1 青杨雌雄幼苗叶片内的脯氨酸、蛋白质、丙二醛(MDA)含量和超氧化物歧化酶活性

Fig. 1 Contents of proline, protein, and malondialdehyde (MDA), superoxide dismutase (SOD) activity in leaves of female and male *Populus cathayana* seedlings

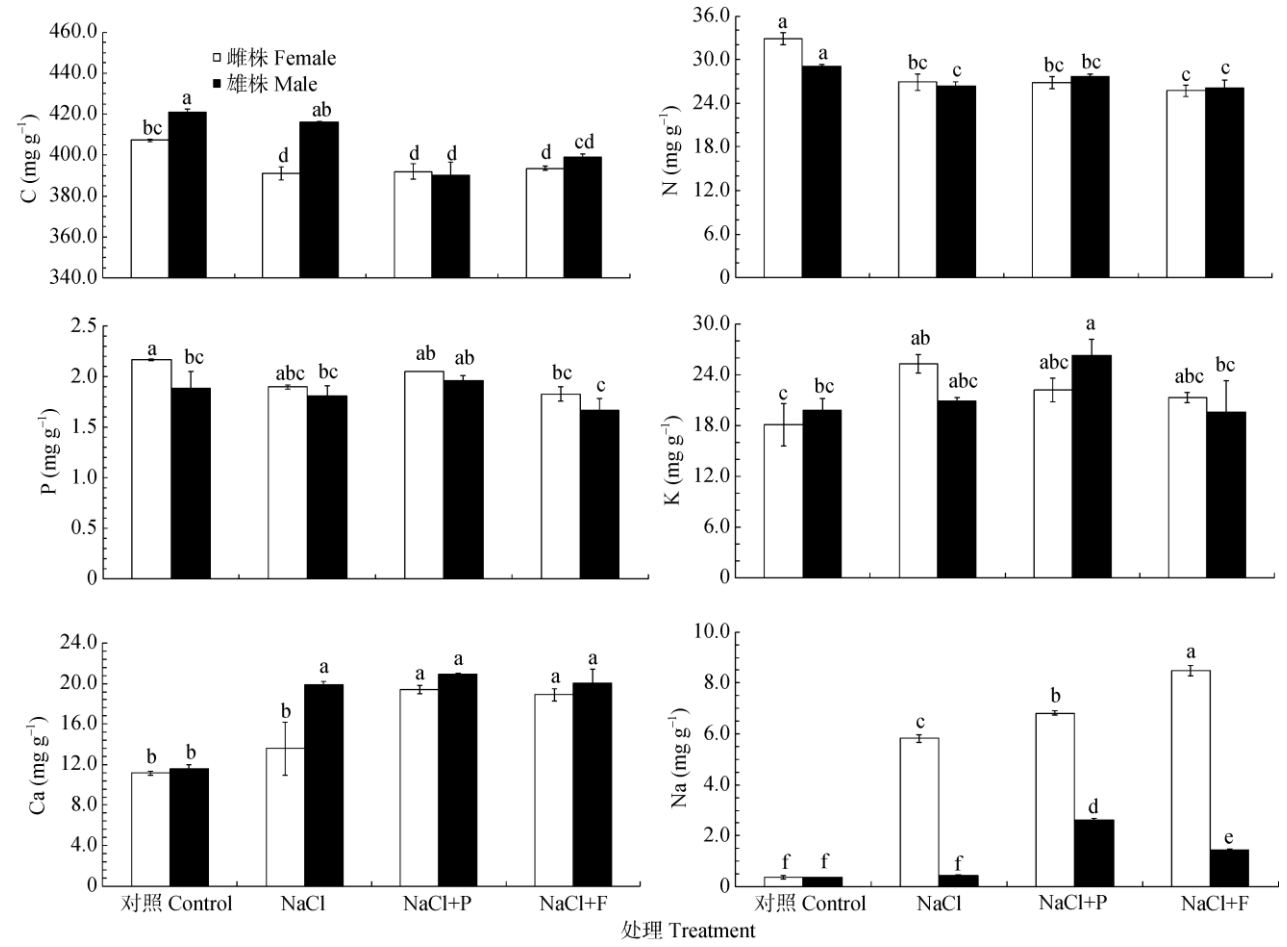


图 2 青杨雌雄幼苗叶片的碳、氮、磷、钾、钙和钠含量

Fig. 2 Contents of carbon (C), nitrogen (N), phosphor (P), kalium (K), calcium (Ca), and natrium (Na) in female and male seedlings of *Populus cathayana*

苗的生物量,但随着 NaCl 浓度的提高,试管苗的生物总量呈递减趋势,外源脯氨酸的缓解作用也逐渐减弱直至消失^[7]。陈洁^[8]对水稻(*Oryza sativa*)幼苗的研究表明,喷施脯氨酸对水稻幼苗的生长具有抑制效应,而在一定浓度的 NaCl 处理下,外源脯氨酸对水稻幼苗的生长具有促进作用,但随着盐度升高,其缓解作用逐渐消失。本研究表明,与盐胁迫处理相比,外源脯氨酸显著增加了雄株的株高、叶片总数、总叶面积,以及根和茎的生物量,而对雌株的影响并不明显。这表明喷施外源脯氨酸具有促进盐胁迫下雄株生长的作用,而对雌株的生长并无明显的促进作用。前人已证实青杨雌、雄植株对胁迫环境的抗性具有显著差异^[10-14],因此我们推测外源脯氨酸对 NaCl 处理的青杨雌、雄幼苗产生的不同影响可能与不同性别间的抗盐胁迫能力有关,80 mmol L⁻¹ NaCl 处理可能已达到雌株幼苗的耐盐限度,从而导致外源脯氨酸的缓解作用并不明显。

MDA 是生物膜氧化的主要产物,其含量可作为植物受胁迫伤害程度的重要指标。本研究表明,尽管外源脯氨酸对盐胁迫下青杨雌、雄幼苗叶片内 MDA 含量的降低无显著影响,但仍有一定程度的降低,这说明外源脯氨酸应该具有缓解盐胁迫下青杨叶片细胞膜脂过氧化程度,维持膜系统完整性的潜在能力。另一方面,本研究表明外源脯氨酸引起盐胁迫下青杨雄株叶片中游离脯氨酸含量显著升高的同时伴随着蛋白质含量的显著降低,而雌株叶片内的游离脯氨酸和蛋白质含量均维持稳定状态。有研究表明,在低浓度盐碱环境下植株可以通过提高游离脯氨酸含量来抵御逆境^[22-23]。脯氨酸的积累一部分来自蛋白质的分解,另一部分在体内合成,同时脯氨酸还能促进蛋白质的水合作用,二者通过共同作用影响植株体内的渗透调节系统,从而对植物的抗逆过程起着重要的调控作用^[24-25]。外源脯氨酸对盐胁迫下青杨雌、雄幼苗游离脯氨酸和蛋白质含量的不同影响可归结为二者体内脯氨酸与蛋白质含量相互协调的差异。

胁迫下植物渗透调节能力的大小不完全是由细胞内游离脯氨酸含量决定的,其它有机相溶物质及无机离子含量的变化也会参与渗透调节^[26]。本研究表明,与盐胁迫处理相比,外源脯氨酸显著增加了青杨雌、雄幼苗的 Na 含量(尤其雄株幼苗显著增加了 5.8 倍),而对雌、雄植株的 N、P 和 K 含量无显著影响。Walker 等^[27]认为,耐盐植物对细胞中的

有毒离子具有较强的区域化能力,能将它们积聚于液泡之中,降低或避免两者在细胞质与叶绿体中过多积累,从而维持植物进行光合作用所需的正常内环境。Ball 等^[28]也认为,耐盐植物细胞内液泡的离子区域化能力高于盐敏感植物。因此,外源脯氨酸可以更有效地增强盐胁迫下青杨雌、雄幼苗叶片细胞内 Na 离子的区域化能力,积累比盐胁迫下更多的 Na,从而提高植株的抗盐能力。

3.2 根施磷肥的影响

有研究表明,Ca 是植物必需的矿质营养元素,它不仅是细胞重要的结构物质,而且还作为第二信使参与调节植物对外界环境变化的响应过程,从而维持植物的正常生长^[29]。同时,外源磷可以促进根系对大量元素和水分的吸收,延缓植物器官衰老,提高生物量,缓解 NaCl 胁迫下作物的盐害程度,提高其抗逆性^[30]。本研究经过对盐胁迫下青杨雌、雄植株施加磷肥(主要成分为过磷酸钙),增加了土壤中 Ca 和 P 的含量,为植株提高抗盐能力奠定了基础。但是,由于雌、雄植株的性别差异,施肥后青杨雌、雄幼苗的耐盐效果也可能迥然不同。试验结果表明,根施磷肥显著增加了盐胁迫下雄株的株高、总叶面积、茎和叶生物量,而对雌株的影响并不显著。这说明施用磷肥对盐胁迫的青杨雄株生长具有促进作用,能较好地缓解盐胁迫对其生长造成的伤害;然而,施用磷肥却不能缓解盐胁迫对青杨雌株的伤害。这一方面可能由于雌、雄植株具有不同的磷肥吸收和利用效率,导致其缓解能力出现差异;另一方面是由于雌株的抗逆性显著低于雄株^[10-14],而 80 mmol L⁻¹ NaCl 处理可能接近了青杨雌株幼苗的耐盐极限,对细胞造成较大伤害,从而降低了磷肥缓解其胁迫伤害的能力。

此外,前人研究表明土壤盐分对植物的抑制效应主要表现在渗透胁迫和过高盐离子的毒害效应,如细胞内离子平衡会被改变、细胞膜脂过氧化程度提高等^[31]。本试验表明,同 NaCl 胁迫相比,根施磷肥显著降低了青杨雌、雄植株的 MDA 含量,提高了雌株叶片内的可溶性蛋白和雄株的脯氨酸含量,表明外施磷肥能促进 NaCl 胁迫的青杨雌、雄幼苗渗透调节物质的积累,降低细胞膜脂过氧化程度,保护膜结构,增强植株对盐渍环境的适应能力。另一方面,与喷施脯氨酸的效果一样,根施磷肥显著提高了雌、雄幼苗的 Na 含量(尤其雄株显著增加

3.2 倍)和雌株幼苗叶片内的 Ca 含量,对 N、P 和 K 含量无显著影响。这也反映了施肥对盐胁迫下青杨雌、雄植株叶片内离子的区域化能力均有增强作用,且对青杨雄株叶片内细胞中 Na⁺ 离子区域化能力的增强效果更为突出。

综上所述,尽管盐胁迫对青杨雌、雄植株的形态生长、生理过程以及生化物质含量具有不同的影响,但喷施脯氨酸和根施磷肥两种方式对盐胁迫的雌、雄植株均具有不同程度的缓解作用。与盐胁迫处理相比,外源脯氨酸显著增加了雄株的株高、叶片总数、总叶面积、脯氨酸含量及根、茎、叶生物量,显著降低了雄株的可溶性蛋白含量,而对雌、雄植株叶片内的 MDA 含量和 SOD 活性无显著影响。外施磷肥显著增加了盐胁迫下雄株的株高、总叶面积、脯氨酸含量及茎和叶生物量,以及雌株的可溶性蛋白含量,显著降低了青杨雌、雄植株的 MDA 含量和雄株的可溶性蛋白含量,而对 SOD 活性却无显著影响。从缓解盐胁迫的效果来看,喷施脯氨酸和根施磷肥均能在一定程度上提高青杨雄株幼苗的耐盐性,对雌株幼苗耐盐性的影响并不明显。因此,在盐碱地改良方面,宜选用抗逆性较强的雄株,同时可考虑选用经济适用、操作方便的磷肥来提高植株耐盐能力,达到改良盐碱地,提高土地利用率的的目的。青杨雌、雄幼苗在耐盐能力方面的差异应该是基因和环境因子共同作用的结果。若要探究具体原因还需采用现代分子生物学方法和技术,利用转基因技术最终提高植株的耐盐性,有效利用盐碱地,修复生态环境。

参考文献

- [1] SHABALA S, CUIN T A. Potassium transport and plant salt tolerance [J]. *Physiol Plant*, 2008, 133(4): 651–669. doi: 10.1111/j.1399-3054.2007.01008.x.
- [2] WANG S F, HU Y X, LI Z L, et al. Effects of NaCl stress on growth and mineral ion uptake, transportation and distribution of *Quercus virginiana* [J]. *Acta Ecol Sin*, 2010, 30(17): 4609–4616.
王树凤, 胡韵雪, 李志兰, 等. 盐胁迫对弗吉尼亚栎生长及矿质离子吸收、运输和分配的影响 [J]. *生态学报*, 2010, 30(17): 4609–4616.
- [3] TANG D, SHI S, LI D, et al. Physiological and biochemical responses of *Scytonema javanicum* (Cyanobacterium) to salt stress [J]. *J Arid Environ*, 2007, 71(3): 312–320. doi: 10.1016/j.jaridenv.2007.05.004.
- [4] MADUEÑO-MOLINA A, GARCÍA-PAREDES J D, MARTÍNEZ-HERNÁNDEZ J, et al. Induced salinity and supplementary phosphorus on growth and mineral content of *frijolillo* [J]. *Commun Soil Sci Plant Anal*, 2008, 39(9/10): 1447–1459. doi: 10.1080/00103620802004243.
- [5] YANG F, XIAO X W, ZHANG S, et al. Salt stress responses in *Populus cathayana* Rehder [J]. *Plant Sci*, 2009, 176(5): 669–677. doi: 10.1016/j.plantsci.2009.02.008.
- [6] WANG L Y, DING G H, LI L. Progress in synthesis and metabolism of proline [J]. *Nat Sci J Harbin Norm Univ*, 2010, 26(2): 84–89. doi: 10.3969/j.issn.1000-5617.2010.02.024.
王丽媛, 丁国华, 黎莉. 脯氨酸代谢的研究进展 [J]. *哈尔滨师范大学自然科学学报*, 2010, 26(2): 84–89. doi: 10.3969/j.issn.1000-5617.2010.02.024.
- [7] WANG Q, HUANG H Y, ZHANG J W, et al. Effect of exogenous silicon and proline on potato plantlet in vitro under salt stress [J]. *China Veget*, 2005(9): 16–18. doi: 10.3969/j.issn.1000-6346.2005.09.006.
王清, 黄惠英, 张金文, 等. 外源硅及脯氨酸对盐胁迫下马铃薯试管苗的影响 [J]. *中国蔬菜*, 2005(9): 16–18. doi: 10.3969/j.issn.1000-6346.2005.09.006.
- [8] CHEN J. Quantitative analysis of salt-tolerant properties of rice seedling and its physiological and biochemical studies on salt-tolerance [D]. Danzhou: South China University of Tropical Agriculture, 2003: 39–45.
陈洁. 水稻幼苗耐盐性的定量鉴定及耐盐生理生化研究 [D]. 儋州: 华南热带农业大学, 2003: 39–45.
- [9] LIU H Y, CUI C H, ZHAO Q, et al. Effects of organic fertilizer on growth and endogenous hormone contents of wheat seedlings under salt stress [J]. *Acta Ecol Sin*, 2011, 31(15): 4215–4224.
刘海英, 崔长海, 赵倩, 等. 施用有机肥环境下盐胁迫小麦幼苗长势和内源激素的变化 [J]. *生态学报*, 2011, 31(15): 4215–4224.
- [10] CHEN F G, CHEN L H, ZHAO H X, et al. Sex-specific responses and tolerances of *Populus cathayana* to salinity [J]. *Physiol Plant*, 2010, 140(2): 163–173. doi: 10.1111/j.1399-3054.2010.01393.x.
- [11] CHEN L H, ZHANG S, ZHAO H X, et al. Sex-related adaptive responses to interaction of drought and salinity in *Populus yunnanensis* [J]. *Plant Cell Environ*, 2010, 33(10): 1767–1778. doi: 10.1111/j.1365-3040.2010.02182.x.
- [12] XU X, ZHAO H X, ZHANG X L, et al. Different growth sensitivity to enhanced UV-B radiation between male and female *Populus cathayana* [J]. *Tree Physiol*, 2010, 30(12): 1489–1498. doi: 10.1093/treephys/tpq094.
- [13] XU X, YANG F, XIAO X W, et al. Sex-specific responses of *Populus cathayana* to drought and elevated temperatures [J]. *Plant Cell Environ*, 2008, 31(6): 850–860. doi: 10.1111/j.1365-3040.2008.01799.x.

- [14] ZHAO H X, XU X, ZHANG Y B, et al. Nitrogen deposition limits photosynthetic response to elevated CO₂ differentially in a dioecious species [J]. *Oecologia*, 2011, 165(1): 41–54. doi: 10.1007/s00442-010-1763-5.
- [15] YIN C Y, DUAN B L, WANG X, et al. Morphological and physiological responses of two contrasting poplar species to drought stress and exogenous abscisic acid application [J]. *Plant Sci*, 2004, 167(5): 1091–1097. doi: 10.1016/j.plantsci.2004.06.005.
- [16] BRADFORD M M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding [J]. *Anal Biochem*, 1976, 72: 248–254. doi: 10.1006/abio.1976.9999.
- [17] BATES L S, WALDREN R P, TEARE I D. Rapid determination of free proline for water-stress studies [J]. *Plant Soil*, 1973, 39(1): 205–207. doi: 10.1007/BF00018060.
- [18] LI H S. Principles and Techniques of Plant Physiological Biochemical Experiment [M]. Beijing: Higher Education Press, 2000: 260–261.
李合生. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 260–261.
- [19] GIANNOPOLITIS C N, RIES S K. Superoxide dismutases: I. Occurrence in higher plants [J]. *Plant Physiol*, 1977, 59(2): 309–314. doi: 10.1104/pp.59.2.309.
- [20] HUBICK K T, FARQUHAR G D, SHORTER R. Correlation between water-use efficiency and carbon isotope discrimination in diverse peanut (*Arachis*) germplasm [J]. *Funct Plant Biol*, 1986, 13(6): 803–816. doi:10.1071/PP9860803.
- [21] ZHAO Y, MA Y Q, WENG Y J. Variation of betaine and proline contents in wheat seedlings under salt stress [J]. *J Plant Mol Biol*, 2005, 31(1): 103–106. doi: 10.3321/j.issn:1671-3877.2005.01.015.
赵勇, 马雅琴, 翁跃进. 盐胁迫下小麦甜菜碱和脯氨酸含量变化 [J]. 植物生理与分子生物学学报, 2005, 31(1): 103–106. doi: 10.3321/j.issn:1671-3877.2005.01.015.
- [22] YANG C L, DUAN R J, LI R M, et al. The physiological characteristics of salt-tolerance in *Sesuvium portulacastrum* L. [J]. *Acta Ecol Sin*, 2010, 30(17): 4617–4627.
杨成龙, 段瑞军, 李瑞梅, 等. 盐生植物海马齿耐盐的生理特性 [J]. 生态学报, 2010, 30(17): 4617–4627.
- [23] YANG S P, WEI C Z, LIANG Y C. Effects of NaCl stress on growth and eco-physiological characteristics of different in sea island cotton genotypes in seedlings [J]. *Acta Ecol Sin*, 2010, 30(9): 2322–2331.
杨淑萍, 危常州, 梁永超. 盐胁迫对海岛棉不同基因型幼苗生长及生理生态特征的影响 [J]. 生态学报, 2010, 30(9): 2322–2331.
- [24] ANJUM F, RISHI V, AHMAD F. Compatibility of osmolytes with gibbs energy of stabilization of proteins [J]. *Biochim Biophys Acta Protein Struct Mol Enzymol*, 2000, 1476(1): 75–84. doi: 10.1016/S0167-4838(99)00215-0.
- [25] MATYSIK J, ALIA, BHALU B, et al. Molecular mechanisms of quenching of reactive oxygen species by proline under stress in plants [J]. *Curr Sci*, 2002, 82(5): 525–532.
- [26] WANG B S, ZHAO K F, ZOU Q. Advances in mechanism of crop salt tolerance and strategies for raising crop salt tolerance [J]. *Chin Bull Bot*, 1997, 14(Suppl): 25–30.
王宝山, 赵可夫, 邹琦. 作物耐盐机理研究进展及提高作物抗盐性的对策 [J]. 植物学通报, 1997, 14(增刊): 25–30.
- [27] WALKER R R, BLACKMORE D H, SUN Q. Carbon dioxide assimilation and foliar ion concentrations in leaves of lemon (*Citrus limon* L.) trees irrigated with NaCl or Na₂SO₄ [J]. *Funct Plant Biol*, 1993, 20(2): 173–185. doi:10.1071/PP9930173.
- [28] BALL M C, ANDERSON J M. Sensitivity of photosystems II to NaCl in relation to salinity tolerance: Comparative studies with thylakoids of the salt tolerant mangrove, *Avicennia marina*, and the salt-sensitive pea, *Pisum sativum* [J]. *Funct Plant Biol*, 1986, 13(5): 689–698. doi: 10.1071/PP9860689.
- [29] HUO S X, DU G Q, ZHANG X H. Study progress of calcium function mechanism on alleviating plant salinity injury [J]. *Soil Fertil*, 2005(6): 3–6. doi: 10.3969/j.issn.1673-6257.2005.06.001.
霍书新, 杜国强, 张小红. 钙缓解植物盐害的作用机制研究进展 [J]. 土壤肥料, 2005(6): 3–6. doi: 10.3969/j.issn.1673-6257.2005.06.001.
- [30] KAYA C, HIGGS D, INCE F, et al. Ameliorative effects of potassium phosphate on salt-stressed pepper and cucumber [J]. *J Plant Nutr*, 2003, 26(4): 807–820. doi: 10.1081/PLN-120018566.
- [31] HAWKINS H J, LEWIS O A M. Effect of NaCl salinity, nitrogen form, calcium and potassium concentration on nitrogen uptake and kinetics in *Triticum aestivum* L. cv. Gamtoos [J]. *New Phytol*, 1993, 124(1): 171–177. doi: 10.1111/j.1469-8137.1993.tb03807.x.