

NaCl 胁迫对秋茄幼苗根系抗氧化系统的影响

邢建宏^{1,2}, 潘德灼¹, 谭芳林³, 陈伟^{1*}

(1. 福建农林大学生命科学学院, 福州 350002; 2. 三明学院资源与化工学院, 福建 三明 365004; 3. 福建省林业科学研究院, 福州 350012)

摘要: 为探讨红树植物秋茄(*Kandelia candel*)幼苗根系抗氧化系统对盐胁迫的生理响应, 以 Hoagland 完全营养液沙培秋茄幼苗 60 d 后, 用不同浓度 NaCl 处理秋茄根系 1、3、5、7 d, 对其生理生化指标的变化进行研究。结果表明, 胁迫相同天数, 200 和 400 mmol L⁻¹ NaCl 处理的秋茄根系 O₂⁻ 和 H₂O₂ 含量保持较低水平, 而 600 mmol L⁻¹ NaCl 处理的则明显增加; MDA 含量在 200 和 400 mmol L⁻¹ NaCl 处理下保持稳定, 而 600 mmol L⁻¹ NaCl 处理的显著升高; SOD、POD、CAT、APX 和 GR 活性随 NaCl 浓度升高总体上表现先上升后下降的趋势, 处理 3 和 5 d 后的酶活性均显著高于对照, 而 600 mmol L⁻¹ NaCl 处理 7 d 后的酶活性明显低于对照; AsA 和 GSH 含量总体上均明显高于对照。因此, 秋茄幼苗是通过根系功能较强的抗氧化系统清除活性氧以提高植株的耐盐性。

关键词: 秋茄; 根系; NaCl; 抗氧化系统

doi: 10.11926/jtsb.3807

Effect of NaCl Stress on Antioxidant System in *Kandelia candel* Roots

XING Jian-hong^{1,2}, PAN De-zhuo¹, TAN Fang-lin³, CHEN Wei^{1*}

(1. School of Life Sciences, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; 2. School of Resources and Chemical Engineering, Sanming University, Sanming 365004, Fujian, China; 3. Fujian Academy of Forestry, Fuzhou 350012, China)

Abstract: In order to understand the response of antioxidant system in roots of *Kandelia candel* seedlings to salt stress, sixty-day-old mangrove *Kandelia candel* seedlings cultured in sand with Hoagland solution were treated with 0, 200, 400 and 600 mmol L⁻¹ NaCl for 1, 3, 5, and 7 days, respectively. The results showed that the contents of O₂⁻ and H₂O₂ remained low level treated with 200 and 400 mmol L⁻¹ NaCl for the same days, but increased significantly under 600 mmol L⁻¹ NaCl. MDA content remained stable under 200 and 400 mmol L⁻¹ NaCl compared to control (0 mmol L⁻¹ NaCl), while increased remarkably under 600 mmol L⁻¹ NaCl. The activities of SOD, POD, CAT, APX, and GR increased at first and then decreased with increment of NaCl concentration treated for the same days. The activities of these enzymes were significantly higher than those in control treated for 3 and 5 days, but they were significantly lower than those in control treated with 600 mmol L⁻¹ NaCl for 7 days. The contents of AsA and GSH were significantly higher than those in control. Therefore, it was suggested that *Kandelia candel* roots could improve the resistance to salt stress through strong antioxidant system to scavenging active oxygen.

Key words: *Kandelia candel*; Root; NaCl stress; Antioxidant system

盐分是影响植物生长与分布的重要环境因子之一。盐胁迫下, 植物细胞内离子平衡被破坏, 各条

代谢途径产生大量的活性氧(ROS), 对细胞膜脂和蛋白质等生物大分子造成损伤, 最终使膜的完整性受

收稿日期: 2017-08-16

接受日期: 2017-10-26

基金项目: 林业公益性行业科研专项经费(201504415); 福建省自然科学基金项目(2014J01137); 福建农林大学科技创新专项基金(CXZX2017141)资助
This work was supported by the Forestry Scientific Research Projects in Public Interest of China (Grant No. 201504415), the Natural Science Foundation of Fujian Province, China (Grant No. 2014J01137), and the Science and Technology Innovation Project of Fujian Agriculture and Forestry University (Grant No. CXZX2017141).

作者简介: 邢建宏(1979-), 男, 副教授, 博士研究生, 研究方向: 植物生理与分子生物学。E-mail: jianhong_xing@126.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: weichen909@163.com

到破坏,导致一系列生理代谢紊乱^[1]。在遭受盐胁迫时,植物常常通过抗氧化系统中的酶类和非酶类抗氧化物质之间的协同作用来抵御盐胁迫引起的氧化胁迫^[2]。耐盐植物长期生活在高浓度盐环境中,在进化中形成了较强的抗氧化能力以有效清除 ROS 的伤害,对盐胁迫环境有较强的适应能力。红树植物是生长于热带亚热带海岸潮间带的典型木本耐盐植物,具有较强的耐盐性^[3]。因此研究红树植物抗氧化系统在抵御盐胁迫中的作用具有重要意义。

目前,关于抗氧化系统在红树植物耐盐中的作用已有一些研究报道。拉关木(*Laguncularia racemosa*)和无瓣海桑(*Sonneratia apetala*)在盐胁迫下体内多种抗氧化酶活性均随盐浓度的升高而增加,但耐盐性更强的拉关木增加幅度更高^[4]。在盐胁迫下,桐花树(*Aegiceras corniculatum*)^[5]和海滨木槿(*Hibiscus hamabo*)^[6]叶片中过氧化氢(H₂O₂)含量和抗坏血酸过氧化物酶(APX)、谷胱甘肽过氧化物酶(GPX)、谷胱甘肽还原酶(GR)、超氧化物歧化酶(SOD)等抗氧化酶活性均升高,而丙二醛(MDA)含量却没有变化,表明抗氧化酶通过及时清除 ROS 减轻其对膜脂的伤害。秋茄(*Kandelia candel*)是福建乃至全国最普遍的一种红树植物,是红树植物人工造林的主要物种。盐分是影响秋茄幼苗成活的主要因素之一^[7]。目前,关于盐胁迫引起秋茄根系抗氧化系统的研究较少^[8-9],缺乏从抗氧化酶和抗氧化剂两个方面的综合研究。根是植物逆境反应中最为敏感的部位,已有研究表明,根系在短期(1~7 d)胁迫下就会表现显著的生理响应^[10]。本文以秋茄幼苗为供试材料,通过测定不同浓度、不同时间 NaCl 处理的根系活性氧含量、抗氧化酶活性和抗氧化物含量等生理生化指标的变化,探索秋茄根系抗氧化系统在耐盐中的生理响应,揭示其耐盐特性,为提高红树植物秋茄育苗成活率和扩大红树植物分布提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料和处理

供试的秋茄胚轴采自福建省漳州市漳江口红树林自然保护区。挑选大小与成熟度相近、无损伤和病虫害、生活力强的胚轴植于 45 cm×35 cm×25 cm 的塑料盆中并加入 Hogland 营养液沙培,每盆种植 20 棵,每天傍晚用自来水补充散失的水分。每 3 d 更换 1 次营养液。待植株长至 4 叶后,用含

有不同浓度 NaCl [0 (对照)、200、400、600 mmol L⁻¹] 的 Hoagland 营养液浇灌秋茄幼苗,每天傍晚补充损失的水分。分别在处理 1、3、5 和 7 d 后采集秋茄幼苗根系,每个处理取 20 株苗,自来水清洗 2 次,再用蒸馏水洗涤 2 次,剪取全部根系,滤纸吸干表面水分并混匀,按每份 2 g 左右用锡箔纸包裹置液氮冷冻,后放 -80℃ 冰箱保存,进行各项指标的测定。

1.2 试验方法

超氧阴离子(O₂⁻)含量(nmol g⁻¹ FW)、H₂O₂ 含量(μmol g⁻¹ FW)、MDA 含量(μmol g⁻¹ FW)、还原型谷胱甘肽(GSH)含量(μg g⁻¹ FW)、SOD 活性(U g⁻¹ FW)、过氧化物酶(POD)活性(U g⁻¹ FW)、过氧化氢酶(CAT)活性(U g⁻¹ FW)、APX 活性(U g⁻¹ FW)参照李合生^[11]和李玲^[12]的方法测定。以抑制氮蓝四唑(NBT)光化还原的 50% 时所需的酶量作为 1 个 SOD 酶活性单位;以每分钟内 A_{470 nm} 变化 0.01 为 1 个 POD 酶活性单位;以 1 min 内 A_{240 nm} 减少 0.01 的酶量作为 1 个 CAT 酶活性单位;以 1 min 减少 0.01 为 1 个 APX 酶活性单位。参考 Halliwell^[13]方法测定 GR 活性(U g⁻¹ FW),以 1 min 内变化 0.01 为 1 个酶活性单位。采用 Law 等^[14]方法测定抗坏血酸(AsA)含量(μg g⁻¹ FW)。

1.3 数据统计分析与作图

所有生理生化指标测定均设 3 次重复。数据采用 SPSS 19.0 软件进行方差分析,应用最小显著差法(LSD)进行多重比较。应用 Microsoft Excel 2007 软件进行图表绘制。

2 结果和分析

2.1 ROS 和 MDA 含量的变化

大量研究表明,盐胁迫会使植物体内自由基大量积累,引起膜脂过氧化,从而破坏细胞的完整性及其功能,最终使植物受害^[15]。NaCl 胁迫对秋茄根系中 ROS (O₂⁻ 和 H₂O₂) 和 MDA 含量均有影响(图 1),随 NaCl 浓度的增大,O₂⁻ 含量总体呈升高趋势。与对照相比,低浓度(200 mmol L⁻¹ NaCl)胁迫处理的 O₂⁻ 含量无显著变化,而中浓度(400 mmol L⁻¹ NaCl)和高浓度(600 mmol L⁻¹ NaCl)处理的均明显高于对照,且随处理时间的延长而增加,以高浓度胁迫处理 7 d 的含量达最大值(是对照的 5.43 倍)。

H_2O_2 是生物体内活性氧的另一种存在形式,也常作为植物受到环境胁迫的一个标志^[16]。秋茄根系中 H_2O_2 含量的变化趋势与 $O_2^{\cdot-}$ 类似,且以高浓度胁迫处理 7 d 的含量达到最大值,高于对照的 127.5%。这表明中低浓度或短时间(1、3、5 d)胁迫下,秋茄根系内 ROS 含量处于较低水平,而高浓度胁迫下,秋茄根系细胞内 ROS 大量积累。

MDA 含量是衡量逆境下植物细胞膜脂过氧化程度的常用指标^[17]。秋茄根系中 MDA 含量随 NaCl 浓度的增加总体呈上升趋势。除了中浓度处理 1 d 外,低浓度和中浓度胁迫短时间处理的 MDA 含量

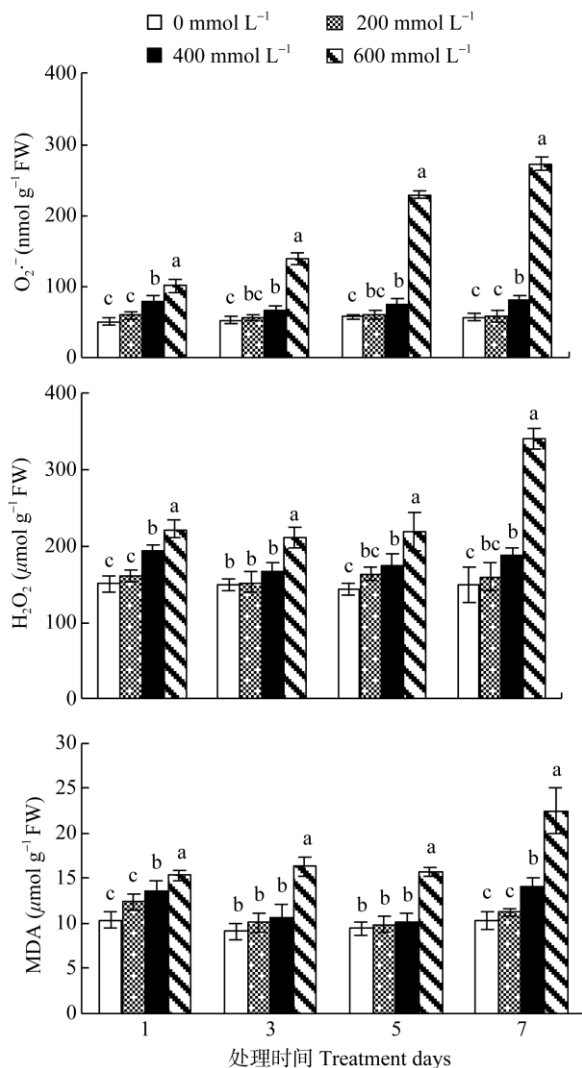


图1 NaCl 胁迫对秋茄根系中 ROS 与 MDA 含量的影响。同一时间下柱子上不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。下图同。

Fig. 1 Effect of NaCl stress on ROS and MDA contents in *Kandelia candel* roots. Different letters upon column at the same time indicate significant difference at 0.05 level. The same is the following figures.

与对照均不存在显著变化;而高浓度胁迫处理的 MDA 含量均显著高于对照,处理 7 d 的 MDA 含量是对照的 2.18 倍。这表明,中低浓度或短时间盐胁迫对秋茄根系膜脂过氧化伤害较小,而高浓度胁迫给根系细胞膜脂带来严重的过氧化伤害。

2.2 抗氧化酶活性的变化

盐胁迫对秋茄根系中抗氧化酶的活性产生影响(图 2),与对照相比,胁迫处理 1 d,随 NaCl 浓度的增加,SOD 活性下降,中浓度和高浓度处理的 SOD 活性分别下降了 27.9% 和 42.0%,差异显著;胁迫处理 3 和 5 d,SOD 活性随 NaCl 浓度的增加而显著升高;胁迫处理 7 d,随着 NaCl 浓度的增加,SOD 的活性先升高后下降,即低浓度和中浓度处理的 SOD 活性显著升高,而高浓度处理的活性显著降低。SOD 是细胞中将 $O_2^{\cdot-}$ 转化为 H_2O_2 的主要酶类,其活性与组织中 $O_2^{\cdot-}$ 的含量有一定的相关性。盐胁迫下秋茄根系中 SOD 活性变化特征与 $O_2^{\cdot-}$ 含量的变化趋势基本吻合。

从图 2 可以看出,相比于对照,低浓度胁迫处理 1 d 的 POD 活性无明显差异,而中浓度和高浓度处理的活性显著下降了 18.0% 和 15.0%;胁迫处理 3、5 和 7 d 的 POD 活性随着 NaCl 浓度的增加呈先升高后降低的趋势,均显著高于对照,即中浓度胁迫处理的 POD 活性最高。虽然高浓度胁迫处理也使 POD 活性提高,但低于中浓度胁迫处理,这不利于有效地清除高浓度胁迫所导致的 ROS 大量累积。

从图 2 可以看出,与对照相比,胁迫处理 1 d 的 CAT 活性随着 NaCl 浓度的升高而降低;胁迫处理 3、5 和 7 d 的 CAT 活性变化趋势与 POD 的类似,也是随着 NaCl 浓度的升高呈先升高后降低的趋势,即中浓度胁迫处理的 CAT 活性最高。但值得注意的是,高浓度胁迫处理 7 d 的 CAT 活性显著降低。这表明 CAT 活性受盐度的影响较大,在高浓度盐胁迫下其活性随处理时间的延长而持续降低。

2.3 对 AsA-GSH 循环的影响

AsA-GSH 循环是植物体内清除 ROS 的重要代谢途径,包括 APX、GR 等抗氧化酶和 AsA、GSH 等抗氧化剂^[18]。与对照相比(图 3),胁迫处理 1 d,随 NaCl 浓度的增加,APX 活性呈下降趋势;胁迫处理 3、5 d,APX 活性随 NaCl 浓度的增加呈先升高

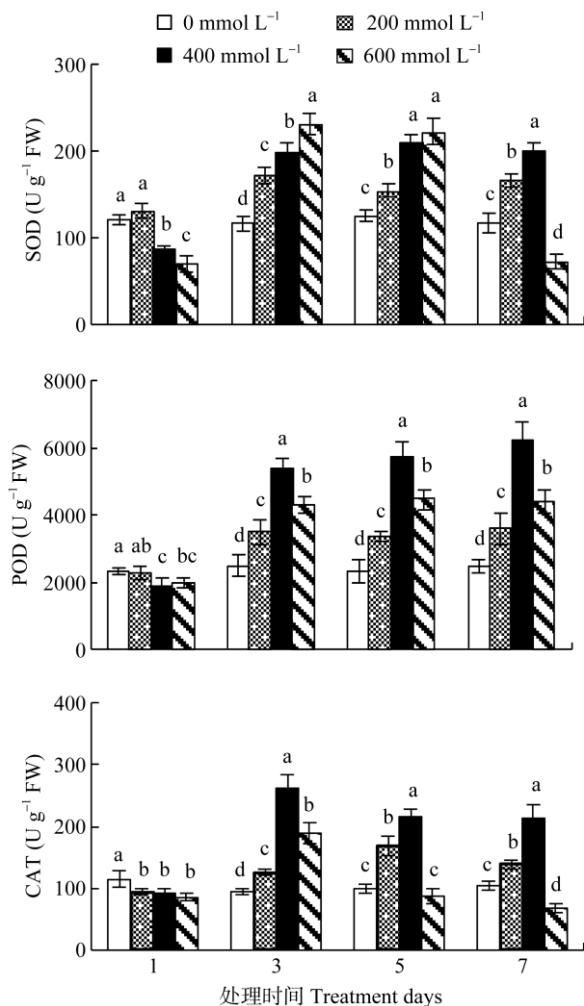


图 2 NaCl 胁迫对秋茄根系中抗氧化酶活性的影响

Fig. 2 Effect of NaCl stress on antioxidant enzyme activities in *Kandelia candel* roots

后降低的趋势；胁迫处理 7 d 的 APX 活性变化趋势与处理 1 d 的相同。低浓度胁迫处理不同时间的 APX 活性与对照间无显著差异；当 NaCl 浓度为 400 mmol L⁻¹ 时，APX 活性随处理时间的延长表现出先升后降的变化趋势，处理 3 d 的活性最高(是对照的 2.17 倍)；高浓度胁迫处理的 APX 活性也表现为先升后降的变化趋势，但与中浓度胁迫处理不同的是，除处理 3 d 时升高外，其余处理时间均低于对照。这表明 APX 活性对 NaCl 浓度较为敏感，随 NaCl 浓度的升高，其活性迅速下降，当高浓度胁迫处理 7 d 的活性降至最低。

从图 3 可以看出，与对照相比，胁迫处理 1 d 的 GR 活性随 NaCl 浓度的增加先变化不大然后降低；胁迫处理 3、5、7 d，GR 活性随着 NaCl 浓度的增加均表现出先升后降的变化趋势，而且中

低浓度胁迫处理的 GR 活性均显著高于对照，以 400 mmol L⁻¹ NaCl 浓度处理 5 d 的最高，为对照的 2.12 倍，但高浓度胁迫处理 7 d 时 GR 活性下降了 112.1%，表明中低浓度胁迫处理可激活 GR 的活性，但是高浓度胁迫处理会抑制 GR 的活性。

AsA 含量总体上随着 NaCl 浓度的升高而增加(图 3)。与低浓度和高浓度胁迫处理相比，中浓度胁迫处理下的 AsA 含量比对照增加的幅度最大，尤其是在胁迫处理 5 d 的 AsA 含量达到峰值(是对照的 2.78 倍)；低浓度胁迫处理的 AsA 含量随处理时间的延长而不断升高，而高浓度胁迫处理的则相反。这些结果表明，AsA 在低浓度胁迫下可以诱导合成，且在较长时间内其含量可以维持在较高的水平，但长时间高浓度胁迫不利于 AsA 的合成。GSH 是 AsA-GSH 循环中另一个重要的抗氧化剂，可以直接与 ROS 自由基反应以清除 ROS^[18]。在低浓度和中浓度胁迫处理下，GSH 含量随处理时间的延长呈上升趋势(图 3)，且都显著高于对照；而高浓度胁迫的 GSH 含量随着处理时间的延长呈下降趋势，处理 7 d 的 GSH 含量与对照无显著差异。这说明，当 NaCl 大于 400 mmol L⁻¹ 时，随着胁迫时间的延长，秋茄根系中 GSH 的产生不断减少，不利于生长。

3 讨论

众所周知，盐胁迫打破了植物体内 ROS 产生和清除的动态平衡，导致 ROS 大量积累，超过了植物的耐受阈值，破坏细胞膜脂、蛋白、核酸等大分子物质，最终造成细胞功能紊乱而引起伤害^[19]。MDA 是活性氧对细胞膜脂过氧化伤害的最终产物之一，其含量变化可以反映出组织受氧化胁迫的伤害程度。大量研究表明，在盐胁迫条件下，植物膜透性和 MDA 含量均随盐浓度的增加而提高^[20-21]。秋茄幼苗在中低浓度(200 和 400 mmol L⁻¹ NaCl)短期胁迫下，根系内 ROS (O₂⁻ 和 H₂O₂) 含量虽有增加但仍处于较低水平，MDA 含量变化不显著，脂膜未受到明显的过氧化伤害，而高浓度(600 mmol L⁻¹ NaCl)胁迫处理，ROS 大量积累，MDA 含量也显著升高，表明秋茄根系细胞脂膜受到严重的过氧化伤害。我们前期研究表明，秋茄幼苗用 500 mmol L⁻¹ NaCl 处理 60 d 后仍然存活，而且 200 mmol L⁻¹ NaCl 促进秋茄幼苗的生长^[22]，这与林鹏^[23]等的研究结果相一致。这表明秋茄幼苗根系中存在一套功能较强

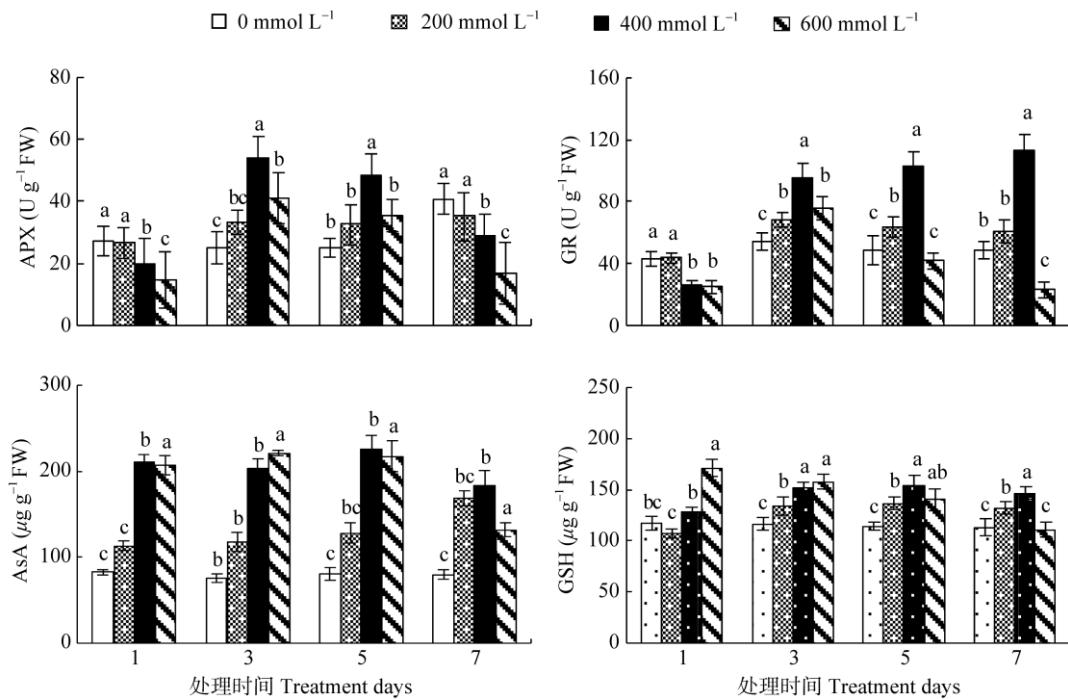


图 3 NaCl 胁迫对秋茄根系中 AsA-GSH 循环的影响

Fig. 3 Effect of NaCl stress on AsA-GSH cycle in *Kandelia candel* roots

的抗氧化系统,可以清除过多的 ROS 从而减轻 ROS 对机体的伤害。

植物体内的抗氧化系统含有多种抗氧化酶,可以保护细胞膜结构的完整性,稳定膜的透性。已有研究表明,盐生植物在遭受盐胁迫时,SOD、POD 和 CAT 等抗氧化酶的活性明显增强^[6,24]。SOD 属于金属酶类,是生物体中普遍存在的一种抗氧化酶,在抗氧化酶体系中处在核心地位。SOD 可以通过歧化反应将 O₂⁻ 转变为 H₂O₂ 和 O₂^[25]。CAT 是植物体中数量较多、分布较广的一类抗氧化酶,可以催化 H₂O₂ 生成 H₂O,其活性受 H₂O₂ 诱导^[26]。POD 主要催化 H₂O₂ 生成 H₂O,也可催化有机过氧化物和无机物的氧化分解^[27]。一般情况下,植物体可以通过这 3 种抗氧化酶的协同作用有效地清除过多的 ROS 以抵抗 ROS 带来的伤害。秋茄根系 SOD、POD 和 CAT 等抗氧化酶在 NaCl 胁迫下产生明显响应。这 3 种酶活性在胁迫处理 1 d 时未发生明显变化或低于对照,可能因为胁迫时间较短,其活性尚未被完全激活^[28]。然而,随着处理时间的延长,这 3 种酶活性总体上随 NaCl 浓度的升高而呈现先增强后减

弱的变化趋势,这是因为秋茄根系中的各种抗盐代谢途径大量启动,需要这 3 种酶参与反应以减轻盐伤害。从表型来看,在 600 mmol L⁻¹ NaCl 浓度处理下,1 d 后接近 1/3 植株的叶片出现萎蔫,且早晚可恢复,根系颜色正常;3 d 后全部植株的叶片出现萎蔫,且不能恢复,大约 2/5 植株的根尖变黑;7 d 后茎和叶全部萎蔫,且不可恢复,所有植株根系均有不同程度的变黑,于是我们推测 600 mmol L⁻¹ NaCl 浓度已经达到或超过秋茄根系所能忍受的盐度上限。这 3 种抗氧化酶的活性随处理时间的延长而显著降低,这与高浓度盐胁迫下的植株表型变化相一致,也与 Wang 等^[29]的研究结果相似。

AsA-GSH 循环是植物抗氧化系统的重要组成部分。植物体内产生的 H₂O₂ 会被 AsA-GSH 循环中的重要抗氧化剂 AsA 和 GSH 所直接清除^[29]。APX 以 AsA 为底物,可将 H₂O₂ 转变成 H₂O,以达到清除的目的,而且 GSH 可以直接与 ROS 自由基反应转变为 GSSG,GSSG 可以在 GR 的催化反应下被 NADPH 还原为 GSH,进入下一轮循环,这样可以实现对自由基的持续清除,以提高抗逆性。有研究

表明, 酸枣(*Ziziphus acidojujuba*)实生苗在 NaCl 胁迫下, 根和叶片中 AsA 和 GSH 含量显著增加, APX 活性随 NaCl 浓度的增加而逐渐下降, GR 活性在根中变化不明显, 而在叶片中随 NaCl 浓度的增加而升高^[18,30]。NaCl 胁迫处理引起盐生植物黄花补血草(*Limonium aureum*)幼苗叶片中 GR 活性的增强, 50 mmol L⁻¹ NaCl 胁迫处理的 AsA 和 GSH 含量均显著增加, 而 150 mmol L⁻¹ NaCl 胁迫处理的 AsA 含量仍继续增加, 但 GSH 含量却明显下降^[31]; 在 NaCl 胁迫处理下, 葡萄(*Vitis vinifera*)叶片中 AsA 与 GSH 含量显著下降, 而 APX、GR 等的活性却显著升高^[32]。与前人的研究类似, 本研究也表明, NaCl 胁迫处理不同时间, 秋茄根系中 AsA 和 GSH 含量总体上均显著高于对照, 而 APX 和 GR 活性整体上表现出先升高后降低的变化趋势, 中低浓度胁迫处理下的活性均显著高于对照, 这说明秋茄根系可以通过 AsA-GSH 循环系统中 AsA 和 GSH 的循环来清除 ROS, 从而提高耐盐能力。

综上所述, 秋茄根系在中低浓度胁迫(200 和 400 mmol L⁻¹ NaCl)处理下可以通过提高抗氧化系统活性来提升 ROS 的清除效率, 维持细胞内 ROS 的动态平衡, 避免 NaCl 胁迫对细胞的伤害。虽然高浓度(600 mmol L⁻¹ NaCl)胁迫造成秋茄根系 ROS 的急剧增加, 但是在短时间(少于 5 d)内, 秋茄可以通过自身较强的抗氧化系统减轻 ROS 造成的伤害。因此, 本研究认为红树植物秋茄幼苗可以在中低浓度下正常生长, 并能抵御短时间的高浓度胁迫。本文所设置的 0、200、400、600 mmol L⁻¹ NaCl 相当于海水的 0‰、11.6‰、23.4‰、35.1‰ 的盐度, 这与谭芳林等^[7]的盐度设计相类似, 研究结果也可以作为指导秋茄幼苗滩涂种植的实验参考依据。

参考文献

- [1] ZHU J K. Plant salt tolerance [J]. Trends Plant Sci, 2001, 6(2): 66-71. doi: 10.1016/S1360-1385(00)01838-0.
- [2] DEINLEIN U, STEPHAN A B, HORIE T, et al. Plant salt-tolerance mechanisms [J]. Trends Plant Sci, 2014, 19(6): 371-379. doi: 10.1016/j.tplants.2014.02.001.
- [3] LIN P. Mangrove Ecosystem in China [M]. Beijing: Science Press, 1997: 297-316.
- 林鹏. 中国红树林生态系 [M]. 北京: 科学出版社, 1997: 297-316.
- [4] CHEN J, LI N Y, LIU Q, et al. Antioxidant defense and photosynthesis for non-indigenous mangrove species *Sonneratia apetala* and *Laguncularia racemosa* under NaCl stress [J]. Chin J Plant Ecol, 2013, 37(5): 443-453. doi: 10.3724/SP.J.1258.2013.00046.
- 陈坚, 李妮亚, 刘强, 等. NaCl 处理下两种引进红树的光合及抗氧化防御能力 [J]. 植物生态学报, 2013, 37(5): 443-453. doi: 10.3724/SP.J.1258.2013.00046.
- [5] PARIDA A K, DAS A B, SANADA Y, et al. Effects of salinity on biochemical components of the mangrove, *Aegiceras corniculatum* [J]. Aquat Bot, 2004, 80(2): 77-87. doi: 10.1016/j.aquabot.2004.07.005.
- [6] BO P F, SUN X L, SUN T H, et al. Antioxidative system and osmotic regulation in seedlings of annual *Hibiscus hamabo* Sieb. et Zucc. under salt stress [J]. Acta Bot Boreali-Occid Sin, 2008, 28(1): 113-118. doi: 10.3321/j.issn:1000-4025.2008.01.021.
- 薄鹏飞, 孙秀玲, 孙同虎, 等. NaCl 胁迫对海滨木槿抗氧化系统和渗透调节的影响 [J]. 西北植物学报, 2008, 28(1): 113-118. doi: 10.3321/j.issn:1000-4025.2008.01.021.
- [7] TAN F L, YOU H M, HUANG L, et al. Physiological adaptability of *Kandelia candel* seedlings to salt-water stress [J]. Chin J Trop Crops, 2014, 35(11): 2179-2184. doi: 10.3969/j.issn.1000-2561.2014.11.014.
- 谭芳林, 游惠明, 黄丽, 等. 秋茄幼苗对盐度-淹水双胁迫的生理适应 [J]. 热带作物学报, 2014, 35(11): 2179-2184. doi: 10.3969/j.issn.1000-2561.2014.11.014.
- [8] MA J H, ZHENG H L, ZHANG C G, et al. Effects of salinity on protein, H₂O₂ content and lipid peroxidation in *Kandelia candel* and *Aegiceras coniculatum* seedlings [J]. J Xiamen Univ (Nat Sci), 2002, 41(3): 354-358. doi: 10.3321/j.issn:0438-0479.2002.03.020.
- 马建华, 郑海雷, 张春光, 等. 盐度对秋茄和桐花树幼苗蛋白质、H₂O₂ 及脂质过氧化作用的影响 [J]. 厦门大学学报(自然科学版), 2002, 41(3): 354-358. doi: 10.3321/j.issn:0438-0479.2002.03.020.
- [9] HUANG W, LIN X F, LI G Y, et al. Effect of salinity on some physiological characteristics of *Kandelia candel* [J]. Nat Sci J Hainan Univ, 2002, 20(4): 328-331. doi: 10.3969/j.issn.1004-1729.2002.04.009.
- 黄薇, 林栖凤, 李冠一, 等. 盐分对红树植物秋茄某些生理特性的影响 [J]. 海南大学学报(自然科学版), 2002, 20(4): 328-331. doi: 10.3969/j.issn.1004-1729.2002.04.009.

- [10] ROZEMA J, SCHAT H. Salt tolerance of halophytes, research questions reviewed in the perspective of saline agriculture [J]. *Environ Exp Bot*, 2013, 92: 83–95. doi: 10.1016/j.envexpbot.2012.08.004
- [11] LI H S. Principles and Techniques of Plant Physiological Biochemical Experiment [M]. Beijing: Higher Education Press, 2000: 164–168.
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: 164–168.
- [12] LI L. Experiment Guidance in Plant Physiology Module [M]. Beijing: Science Press, 2009: 80–85.
李玲. 植物生理学模块实验指导 [M]. 北京: 科学出版社, 2009: 80–85.
- [13] HALLIWELL B, FOYER C H. Properties and physiological function of a glutathione reductase purified from spinach leaves by affinity chromatography [J]. *Planta*, 1978, 139(1): 9–17. doi: 10.1007/BF00390803.
- [14] LAW M Y, CHARLES S A, HALLIWELL B. Glutathione and ascorbic acid in spinach (*Spinacia oleracea*) chloroplasts: The effect of hydrogen peroxide and of paraquat [J]. *Biochem J*, 1983, 210(3): 899–903. doi: 10.1042/bj2100899.
- [15] BLOKHINA O, VIROLAINEN E, FAGERSTEDT K V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: A review [J]. *Ann Bot*, 2003, 91(2): 179–194. doi: 10.1093/aob/mcf118.
- [16] MITTLER R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance [J]. *Trends Plant Sci*, 2002, 7(9): 405–410. doi: 10.1016/S1360-1385(02)02312-9.
- [17] WANG Y X, SUN G R, WANG J B, et al. Relationships among MDA content, plasma membrane permeability and the chlorophyll fluorescence parameters of *Puccinellia tenuiflora* seedlings under NaCl stress [J]. *Acta Ecol Sin*, 2006, 26(1): 122–129.
汪月霞, 孙国荣, 王建波, 等. NaCl 胁迫下星星草幼苗 MDA 含量与膜透性及叶绿素荧光参数之间的关系 [J]. *生态学报*, 2006, 26(1): 122–129.
- [18] LÜ X M, YANG Y F, LU X Y, et al. Effects of CaCl₂ on the AsA-GSH cycle of sour jujube seedlings under NaCl stress [J]. *Acta Hort Sin*, 2017, 44(5): 953–962. doi: 10.16420/j.issn.0513-353x.2016-0786.
吕新民, 杨怡帆, 鲁晓燕, 等. CaCl₂ 对 NaCl 胁迫下酸枣苗 AsA-GSH 循环的影响 [J]. *园艺学报*, 2017, 44(5): 953–962. doi: 10.16420/j.issn.0513-353x.2016-0786.
- [19] WANG X F, GAO W Q, LIU J F, et al. Plant defensive strategies and environment-driven mechanisms [J]. *Chin J Ecol*, 2015, 34(12): 3542–3552.
王小菲, 高文强, 刘建锋, 等. 植物防御策略及其环境驱动机制 [J]. *生态学杂志*, 2015, 34(12): 3542–3552.
- [20] HU L X, LI H Y, PANG H C, et al. Responses of antioxidant gene, protein and enzymes to salinity stress in two genotypes of perennial ryegrass (*Lolium perenne*) differing in salt tolerance [J]. *J Plant Physiol*, 2012, 169(2): 146–156. doi: 10.1016/j.jplph.2011.08.020.
- [21] YANG Y L, SHI R X, WEI X L, et al. Effect of salinity on antioxidant enzymes in calli of the halophyte *Nitraria tangutorum* Bobr [J]. *Plant Cell Tiss Org Cult*, 2010, 102(3): 387–395. doi: 10.1007/s11240-010-9745-1.
- [22] WANG L X, PAN D Z, LV X J, et al. A multilevel investigation to discover why *Kandelia candel* thrives in high salinity [J]. *Plant Cell Environ*, 2016, 39(11): 2486–2497. doi: 10.1111/pce.12804.
- [23] LIN P, WANG W Q. Changes in the caloric values of *Kandelia candel* seedlings under salt stress [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 1999, 23(5): 466–470.
林鹏, 王文卿. 盐胁迫下红树植物秋茄 (*Kandelia candel*) 热值变化的研究 [J]. *植物生态学报*, 1999, 23(5): 466–470.
- [24] SA R N, CHEN G L. Effect of exogenous spermidine on antioxidant enzyme system in leaves of *Nitraria sibirica* Pall. seedlings under salt stress [J]. *Acta Bot Boreali-Occid Sin*, 2013, 33(2): 352–356. doi: 10.3969/j.issn.1000-4025.2013.02.022.
萨日娜, 陈贵林. 外源亚精胺对盐胁迫下白刺幼苗叶片抗氧化酶系统的影响 [J]. *西北植物学报*, 2013, 33(2): 352–356. doi: 10.3969/j.issn.1000-4025.2013.02.022.
- [25] AGARWAL S, PANDEY V. Antioxidant enzyme responses to NaCl stress in *Cassia angustifolia* [J]. *Biol Plant*, 2004, 48(4): 555–560. doi: 10.1023/B:BIOP.0000047152.07878.e7.
- [26] NOCTOR G, FOYER C H. Ascorbate and glutathione: Keeping active oxygen under control [J]. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1998, 49: 249–279. doi: 10.1146/annurev.arplant.49.1.249.
- [27] DUNFORD H B, STILLMAN J S. On the function and mechanism of action of peroxidases [J]. *Coord Chem Rev*, 1976, 19(3): 187–251. doi: 10.1016/S0010-8545(00)80316-1.
- [28] WANG W Q, LIN P. Study on the membrane lipid peroxidation of the

- leaves of *Kandelia candel* seedlings to long-term and short-term salinity [J]. *Acta Oceanol Sin*, 2000, 22(3): 49–54. doi: 10.3321/j.issn:0253-4193.2000.03.007.
- 王文卿, 林鹏. 不同盐胁迫时间下秋茄幼苗叶片膜脂过氧化作用的研究 [J]. *海洋学报*, 2000, 22(3): 49–54. doi: 10.3321/j.issn:0253-4193.2000.03.007.
- [29] WANG L, PAN D, LI J, et al. Proteomic analysis of changes in the *Kandelia candel* chloroplast proteins reveals pathways associated with salt tolerance [J]. *Plant Sci*, 2015, 231: 159–172. doi: 10.1016/j.plantsci.2014.11.013.
- [30] SORKHEH K, SHIRAN B, ROUHI V, et al. Salt stress induction of some key antioxidant enzymes and metabolites in eight Iranian wild almond species [J]. *Acta Physiol Plant*, 2012, 34(1): 203–213. doi: 10.1007/s11738-011-0819-4.
- [31] LÜ X M, YANG Y F, LU X Y, et al. Effects of NaCl stress on the AsA-GSH cycle in sour jujube seedlings [J]. *Plant Physiol J*, 2016, 52(5): 736–744. doi: 10.13592/j.cnki.ppj.2015.0706.
- 吕新民, 杨怡帆, 鲁晓燕, 等. NaCl 胁迫对酸枣幼苗 AsA-GSH 循环的影响 [J]. *植物生理学报*, 2016, 52(5): 736–744. doi: 10.13592/j.cnki.ppj.2015.0706.
- [32] YANG Y L, MA T, LÜ L R, et al. Effects of salinity stress on ascorbate-glutathione cycle in the leaves of *Limonium aureum* (L.) Hill seedlings [J]. *J NW Norm Univ (Nat Sci)*, 2016, 52(3): 84–89. doi: 10.16783/j.cnki.nwnuz.2016.03.016.
- 杨颖丽, 马婷, 吕丽荣, 等. 盐胁迫对黄花补血草幼苗叶片抗坏血酸-谷胱甘肽循环的影响 [J]. *西北师范大学学报(自然科学版)*, 2016, 52(3): 84–89. doi: 10.16783/j.cnki.nwnuz.2016.03.016.
- [33] ZHAO B L, LIU P, WANG W J, et al. Effects of 5-aminolevulinic acid on the AsA-GSH cycle in grape leaves under salt stress [J]. *Plant Physiol J*, 2015, 51(3): 385–390. doi: 10.13592/j.cnki.ppj.2015.0082.
- 赵宝龙, 刘鹏, 王文静, 等. 5-氨基乙酰丙酸(ALA)对盐胁迫下葡萄叶片中 AsA-GSH 循环的影响 [J]. *植物生理学报*, 2015, 51(3): 385–390. doi: 10.13592/j.cnki.ppj.2015.0082.