



盐胁迫对木奶果苗抗逆生理学影响

吴丰年, 傅家威, 陈颖, 黄佳佳, 苏绮婷, 郑嘉琪, 陈滋凯, 朱慧, 郑玉忠, 黄剑坚

引用本文:

吴丰年, 傅家威, 陈颖, 等. 盐胁迫对木奶果苗抗逆生理学影响[J]. *热带亚热带植物学报*, 2025, 33(2): 207–212.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4864>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

优质牧草旋扭山绿豆对低温胁迫的生理响应及其耐寒性快速鉴定

Physiological Response of High Quality Forage *Desmodium intortum* to Low Temperature Stress and Rapid Identification of Its Cold Tolerance

热带亚热带植物学报. 2019, 27(6): 649–658 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4046>

混合中性盐胁迫对金盏菊幼苗生长及光合生理的影响

Effects of Mixed Neutral Salt Stress on Growth and Photosynthetic Physiology of *Calendula officinalis* Seedlings

热带亚热带植物学报. 2018, 26(4): 391–398 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3863>

7种木莲属植物抗寒性评价及其生理机制

Evaluation of Cold Resistance and Physiological Mechanism of Seven *Manglietia* Species

热带亚热带植物学报. 2021, 29(5): 519–529 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4349>

遮阴对四季桂生理生态特性的影响

Effect of Shading on Physiological and Ecological Characteristics of *Osmanthus fragrans*

热带亚热带植物学报. 2017, 25(1): 57–64 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3634>

5-氨基乙酞丙酸对喜树幼苗盐害缓解的生理机制研究

Study on Physiological Mechanism of Alleviating Effect of 5-Aminolevulinic Acid on *Camptotheca acuminata* Seedlings under Salt Stress

热带亚热带植物学报. 2019, 27(2): 164–170 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3916>

向下翻页, 浏览PDF全文

盐胁迫对木奶果苗抗逆生理学影响

吴丰年, 傅家威, 陈颖, 黄佳佳, 苏绮婷, 郑嘉琪, 陈滋凯, 朱慧, 郑玉忠, 黄剑坚*

(韩山师范学院生命科学与食品工程学院, 广东 潮州 521041)

摘要: 为了解盐胁迫对木奶果生长的影响, 研究了不同土壤盐浓度(0.05%、0.1%、0.15%和 0.2%)对木奶果(*Baccaurea ramiflora*) 幼苗抗逆生理机制的影响。结果表明, 盐胁迫激发了木奶果幼苗的适应性, 尤其是在低盐浓度(0.05%)下, 可溶性糖含量和过氧化物酶活性显著增加。盐浓度达到 0.1%时, 可溶性蛋白含量显著增加; 0.15%的盐浓度下, 丙二醛含量显著上升; 而游离脯氨酸和类黄酮含量在 0.2%盐浓度下才表现出显著累积。盐处理的初期阶段(第 1 周), 过氧化物酶活性迅速响应, 其他指标在 2 周后显著变化。随处理时间的延长, 部分指标如游离脯氨酸和可溶性蛋白含量及过氧化物酶活性呈先升后降的趋势。这对木奶果耐盐性育种和耐盐作物开发具有重要意义。

关键词: 盐胁迫; 木奶果; 渗透调节物质; 活性氧防御酶

doi: 10.11926/jtsb.4864

CSTR:32235.14.jtsb.4864

Effect of Salt Stress on Anti-adversity Physiology of *Baccaurea ramiflora* Seedlings

WU Fengnian, FU Jiawei, CHEN Ying, HUANG Jiajia, SU Qiting, ZHENG Jiaqi, CHEN Zikai, ZHU Hui, ZHENG Yuzhong, HUANG Jianjian*

(School of Life Science and Food Engineering, Hanshan Normal University, Chaozhou 521041, Guangdong, China)

Abstract: In order to understand the effects of salt stress on the growth of *Baccaurea ramiflora* seedlings, the physiological mechanism of stress resistance were studied treated with different soil salt concentrations (0.05%, 0.1%, 0.15% and 0.2%). The results showed that salt stress stimulated the adaptability of *B. ramiflora* seedlings, especially at low salt concentration (0.05%), soluble sugar content and peroxidase activity increased significantly. When the salt concentration reached 0.1%, the soluble protein content increased significantly. The content of malondialdehyde increased significantly at 0.15% salt concentration. The content of free proline and flavonoids showed significant accumulation at 0.2% salt concentration. In the initial phase (1st week) of salt treatment, peroxidase activity responded rapidly, and other indicators changed significantly after 2 weeks. Some indexes, such as free proline and soluble protein contents and peroxidase activity, increased at first and then decreased with the treatment time. So, it was of great significance for breeding salt-tolerance of *B. ramiflora* and developing salt-tolerant crops.

Key words: Salt stress; *Baccaurea ramiflora*; Osmotic regulation substance; Active oxygen defense enzyme

木奶果(*Baccaurea ramiflora*), 亦称三丫果、木荔枝、木赖果等, 为多年生常绿乔木, 主要分布在

马来西亚、泰国、越南、老挝及中国南部等地的中低海拔山谷和山坡^[1]。木奶果果实具有独特的酸甜

收稿日期: 2023-10-26

接受日期: 2024-01-24

基金项目: 广东省粤东药食资源功能物质与治未病研究重点实验室项目(2021B1212040015); 韩山师范学院校级项目(QD202122, QD202123); 潮州市科技专项(202201TG03)资助

This work was supported by the Project of Key Laboratory of Functional Substances and Treatment of Disease in Medicine and Food Resources, Guangdong Province (Grant No. 2021B1212040015), Project of Hanshan Normal College (Grant No. QD202122, QD202123), the Special Project for Science and Technology in Chaozhou City (Grant No. 202201TG03).

作者简介: 吴丰年(1986年生), 男, 博士, 主要从事植物保护学及植物生理学研究。E-mail: fengnian.wu@hstc.edu.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: 20190010@hstc.edu.cn

口感和丰富的药用价值,其优雅的树型使其成为园林景观设计中优选[2]。木奶果对环境适应能力强,对生长条件的依赖性较小[3-4],但据《中国植物志》[5],我国尚未开展木奶果的大规模人工栽培。

土壤盐碱化已成为当今世界最为严峻的环境挑战之一,受到人口增长等多重因素驱动,人类对广阔土地的持续开发和利用不断催生新的次生盐渍化现象,这一过程不断加剧了土壤盐碱化的趋势[6-7]。在此背景下,深入探究木奶果在盐胁迫环境下的生理响应,对推动其在沿海地区和在盐分含量较高的内陆地区种植,具有极为重要的意义。本研究旨在全面评估盐胁迫对木奶果幼苗的抗逆生理效应,其目的在于研发适宜盐碱土壤的木奶果种植技术,提升其在土壤盐碱化区域的生产力与经济效益,还为其耐盐植物品种的选育工作提供坚实的科学基础和理论支撑。

已有研究指出,土壤的高盐分会破坏植物细胞内外的离子平衡和水分平衡,导致活性氧的过量产生和积累,给细胞造成损伤并加速细胞死亡[8]。在盐胁迫的情况下,植物叶片的丙二醛含量能够间接反映细胞膜的损伤程度,其含量与细胞膜受损的程度成正比。此外,植物还能通过积累渗透调节物质(如可溶性糖、可溶性蛋白、游离脯氨酸)来稳定质膜和酶的结构,提高其抗逆性能[9-10],或者是通过提高抗氧化酶(如过氧化物酶)的活性来清除过量的活性氧,减少对植物的损害,并通过产生次生代谢物(如类黄酮)来增强其防御能力[11-12]。

尽管国内关于木奶果的研究已涉及野生种质资源的收集评价、繁育技术、医疗保健价值开发等方面,但关于木奶果耐盐机理的研究仍相对缺乏,有待进一步深入探讨。因此,本研究拟综合考察不同盐分浓度条件下木奶果苗的一系列生理和生化指标,以期深化对其耐盐性的理解,旨在通过评估细胞膜稳定性、渗透调节物质积累、抗氧化防御酶活性以及次生代谢物的合成等关键抗逆性指标,阐明木奶果苗的耐盐表现及其生理基础,为木奶果的大规模栽培提供理论和实践指导,推动这一珍贵种质资源在更广泛地区的应用。

1 材料和方法

1.1 植物材料

本试验于广东省潮州市韩山师范学院(23°39'

31" N, 116°39'43" E, 海拔 20 m)温室中进行,该地区属亚热带海洋性季风气候,试验期间温度为 14 °C~25 °C,相对湿度为 75%~90%。供试植物材料为白皮木奶果(*Baccaurea ramiflora*)盆栽苗,株高约为 60~65 cm。花盆底径为 18 cm、口径 36.5 cm、高 22 cm,底部带排水孔。

1.2 土壤盐处理

试验前统一将木奶果苗置于同一环境进行盆栽适应,盆栽底部放置塑料托盘,以便把渗出的处理液再倒回盆中,防止盐分流失。加盐前 5 d 实行控水,以利盐水在干燥土壤中扩散。参考柯裕州等[13]的方法,选取 25 株长势相对一致的木奶果幼苗,平均分成 5 组进行盐(NaCl)处理,设置 0% (清水对照)、0.05%、0.1%、0.15%和 0.2%梯度。所对应的盐浓度通过质量百分比进行配置,对盆栽内的土壤称重,以土壤盐分百分比计算所施 NaCl 质量,即氯化钠浓度=NaCl 质量/盆土干质量×100%。将盐溶于 500 mL 水中,一次性缓慢渗入。所有植株在后续试验统一管理,每隔 2 d 补水 1 次(每次 300 mL)。

1.3 指标测定

参考前人[14-25]方法测定抗逆性指标,丙二醛含量采用硫代巴比妥酸显色法、游离脯氨酸含量采用酸性茚三酮比色法、可溶性蛋白质含量采用考马斯亮蓝 G-250 染色法、可溶性糖含量采用蒽酮比色法、过氧化物酶活性采用愈创木酚比色法,类黄酮含量采用铝离子显色法检测。分别在盐处理前和处理后 7、14 和 21 d,每株苗选取 3 个方位采集 3 片叶片,混合后检测。

1.4 数据统计

采用 Tukey's studentized (HSD) range test 多重比较($P<0.05$)对相同盐浓度下不同时间的各指标数据进行分析,采用正态分布和方差齐性分布进行验证数据。采用 SAS v.9.0 和 SPSS v26.0 软件对数据进行统计分析,用 Origin v.2022 绘制图片。

2 结果和分析

2.1 对细胞膜完整性的影响

对照、0.05%和 0.1%盐处理幼苗 3 周,叶片中的丙二醛含量无显著变化;0.15%盐处理 3 周,丙二醛含量显著提高($F=5.732, P=0.0073$);当浓度为 0.2%处理 2 周即可显著提高($F=5.396, P=0.0093$) (图 1)。

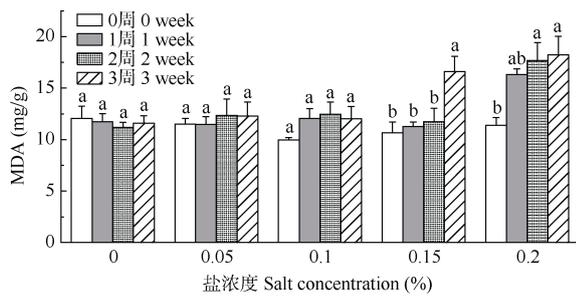


图1 盐胁迫下木奶果苗叶片丙二醛含量(MDA)的变化。柱上不同字母表示差异显著(Tukey's法)($P<0.05$)。下同

Fig. 1 Changes in malondialdehyde (MDA) content in leaves of *Baccaurea ramiflora* seedlings under salt stress. Different letters upon column indicate significant difference at 0.05 level by Tukey's studentized range test. The same below

2.2 对渗透调节物质的影响

由图2可见,对照和盐浓度低于0.15%的处理,叶片中的游离脯氨酸含量在3周内无显著变化;当盐浓度为0.2%时,游离脯氨酸含量在处理2周后显著提高,3周后显著降低($F=8.283, P=0.0015$)。

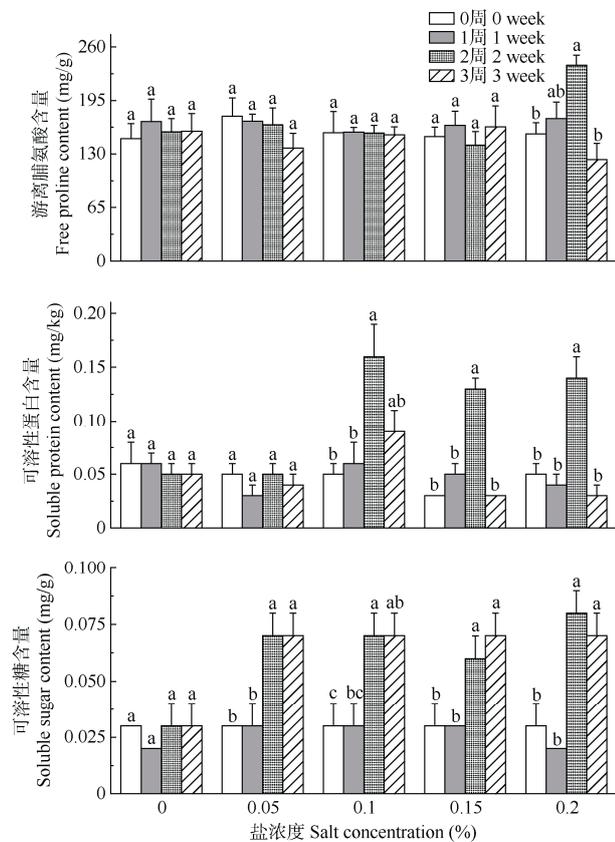


图2 盐胁迫下木奶果幼苗渗透调节物质含量的变化
Fig. 2 Changes in osmotic regulation substance contents of *Baccaurea ramiflora* seedlings

可溶性蛋白含量在对照和盐浓度为0.1%的处理下,3周内无显著变化;当盐浓度高于0.1%,可溶性蛋白含量在处理2周开始显著提高($F=4.984, P=0.0125$);当盐浓度为0.15%和0.2%,处理后3周的可溶性蛋白显著下降到原先水平(0.15%: $F=28.888, P<0.0001$; 0.2%: $F=19.039, P<0.0001$)。

对照的可溶性糖含量在3周内无显著变化,当盐浓度高于0.05%,处理后2周开始显著提高,并在3周后仍然保持在较高水平(盐浓度0.05%: $F=9.905, P=0.0006$; 0.1%: $F=6.944, P=0.0033$; 0.15%: $F=8.67, P=0.0012$; 0.2%: $F=9.096, P=0.001$)。

3种渗透性调节物质对盐浓度的敏感性不同,可溶性糖含量在0.05%盐处理2周后显著提高,可溶性蛋白含量在盐浓度0.1%、游离脯氨酸含量在盐浓度0.2%处理2周才显著提高。

2.3 不同盐处理对活性氧防御酶的影响

过氧化物酶活性在对照中3周内无显著性变化;当盐浓度高于0.05%,随着时间推移,各浓度处理下的过氧化物酶活性均表现为显著提高再降低的现象,且均在处理后1周达到峰值(盐浓度0.05%: $F=11.901, P=0.0002$; 0.1%: $F=30.796, P<0.0001$; 0.15%: $F=120.251, P<0.0001$; 0.2%: $F=40.307, P<0.0001$)(图3)。

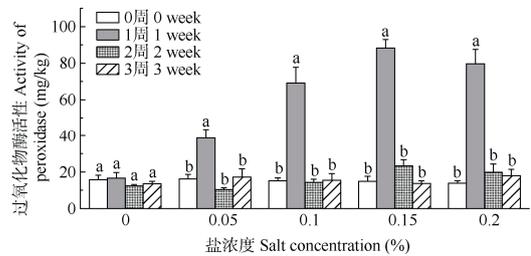


图3 盐胁迫下木奶果幼苗过氧化物酶活性的变化
Fig. 3 Changes in peroxidase activity in *Baccaurea ramiflora* seedlings

2.4 对次生代谢物的影响

对照和盐浓度小于0.15%,叶片的类黄酮含量3周内无显著变化;0.2%盐处理后3周,类黄酮含量显著提高($F=5.121, P=0.0113$)(图4)。

3 讨论和结论

本研究深入探讨了木奶果苗在盐胁迫下的生理反应,细胞膜完整性的变化和丙二醛含量显著增加反映了植株受到的氧化损伤加剧,并揭示了损伤的严重性^[14-15,26]。本研究结果表明,木奶果苗在较

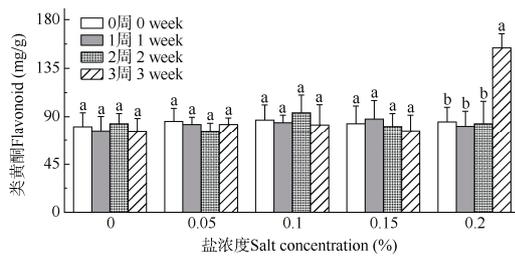


图 4 盐胁迫下木奶果幼苗类黄酮含量的变化

Fig. 4 Changes in flavonoid content of *Baccaurea ramiflora* seedlings

低盐浓度处理后的 3 周内仍能保持一定的耐盐性, 随着盐浓度的增加和作用时间的延长, 细胞膜遭受了不同程度的损害。这主要由于盐胁迫导致活性氧代谢失衡, 破坏了植物细胞膜结构的完整性, 从而导致丙二醛含量增加^[27]。同时, 幼苗抗活性氧系统对活性氧的清除存在一定限度, 导致胁迫后期的丙二醛含量高于胁迫前期和中期。这种随盐浓度升高而增加丙二醛含量的趋势, 与东部黑核桃(*Juglans nigra*)^[28]和伽师瓜(*Cucurbitaceae melo*)^[29]幼苗响应盐胁迫的生理变化的研究结果相类似。

游离脯氨酸、可溶性蛋白以及可溶性糖的含量变化被认为是盐胁迫研究领域的关键生理指标, 它们在植物体内的积累对于调节细胞渗透压及缓解盐胁迫带来的不利影响至关重要^[16-18]。本研究揭示了木奶果幼苗在经历不同盐浓度和不同处理时间后, 这些渗透调节物质的含量均有显著提高。这表明木奶果苗能够通过增强这些物质的合成来对抗盐胁迫对细胞的损害, 这与对红树植物秋茄(*Kandelia candel*)、星星草(*Puccinellia tenuiflora*)和盐芥(*Thellungiella halophila*)等耐盐植物的研究结果^[30-32]一致。木奶果苗在低盐($\leq 0.1\%$)的短期处理下, 能够快速积累可溶性糖和可溶性蛋白以应对盐胁迫, 而游离脯氨酸的积累表现在高盐浓度(0.2%)处理 2 周后, 这表明木奶果苗在初期的盐胁迫主要通过增加可溶性糖和可溶性蛋白的含量来降低细胞渗透势, 以维持正常的生理活动, 而游离脯氨酸在这一过程中可能并非主要的渗透调节物。这与对秋茄耐盐性的研究发现相符合^[30,33]。本研究还表明, 随着盐胁迫时间的延长, 游离脯氨酸和可溶性蛋白的含量呈现出先上升后下降的趋势, 这与油沙豆(*Cyperus esculentus*)在盐胁迫下的生理响应相似^[34], 这可能表明, 长期的高盐胁迫下, 木奶果苗的渗透调节机制遭到破坏, 植株无法通过持续增加渗透调节物质的合成来维持细胞的渗透平衡。

除了渗透调节以外, 抗氧化酶系统作为植物重要的抗逆机制, 对清除盐碱胁迫造成的活性氧起到关键作用^[35]。本研究表明, 不同盐浓度均可引起氧化物酶活性的升高, 并在盐处理 1 周后达到峰值, 随后恢复到处理前水平。这表明, 抗氧化酶系统抗逆机制在盐胁迫初期具有较好的效应, 胁迫初期氧化物酶活性上升的原因主要通过过氧化氢酶协调清除超氧化物歧化酶转化活性氧后生成的 H_2O_2 , 中和盐胁迫引起的活性氧^[11,19]。然而, 随着盐胁迫时间的延长, 产生了大量的活性氧, 细胞内保护酶系统受到破坏, 导致酶活性降低, 这一机制也在其他研究中得到证实^[30,34,36-37]。

类黄酮作为一类强效的抗氧化剂, 能够清除植物内的氧自由基, 减少逆境胁迫对植物细胞的损害。类黄酮化合物含量在高盐浓度下的增加, 可能有助于抵御盐胁迫引起的氧化损伤^[20], 进一步揭示了植物防御系统的复杂性。本研究结果表明, 只有在高盐浓度(0.2%)下, 木奶果才调动类黄酮合成系统抵抗盐胁迫对植株产生的氧化胁迫。这与秋茄^[38]和银杏(*Ginkgo biloba*)^[39]类似, 推测主要是通过上调盐胁迫相关转录因子和盐胁迫信号通路中的关键基因以提高有效的耐盐性^[39]。

综合评估揭示了木奶果苗在盐胁迫下所采取适应性策略, 其生理反应并非孤立发生, 而是相互协作, 形成了一个精细的调节网络。这些指标之间的交互作用与变化, 共同构筑了一个错综复杂又高度协调的生物响应系统。这种在逆境中的复杂适应性也是其他植物生存策略中常见的现象^[40-42]。据此推断, 木奶果苗的耐盐性可能依赖于一系列精细的细胞层面调节过程, 涉及抗氧化防御增强、渗透保护物质的积累, 以及次生代谢物的精确调控等。

本研究揭示木奶果苗在盐胁迫下通过增强细胞膜稳定、提升渗透调节和激活抗氧化系统等多方面生理机制来适应环境, 特别是在盐浓度达到 0.2% 时表现最为明显。这些策略形成了复杂的应对网络, 帮助植株在一定程度上抵御盐胁迫, 这对理解植物适应策略及耐盐育种提供基础支撑。

参考文献

- [1] HUANG H T, HUANG J J, CHEN J, et al. Growth, physiological and biochemical response of *Baccaurea ramiflora* Lour. seedlings to different shading environments [J]. *Chin J Ecol*, 2020, 39(5): 1538-1547. [黄河腾, 黄剑坚, 陈杰, 等. 不同遮阴环境下木奶果幼苗生

- 长与生理生化的响应 [J]. 生态学杂志, 2020, 39(5): 1538–1547. doi: 10.13292/j.1000-4890.202005.015.]
- [2] LI Q Q, LIU X L, YANG J J, et al. Nutritional components of *Baccaurea ramiflora* and the processing technology research of *B. ramiflora* wine [J]. *Sci Technol Cereals Oils Foods*, 2022, 30(4): 136–142. [黎秋杞, 刘小莉, 杨婧娟, 等. 木奶果的营养成分及果酒制备工艺研究 [J]. *粮油食品科技*, 2022, 30(4): 136–142. doi: 10.16210/j.cnki.1007-7561.2022.04.018.]
- [3] WANG H J, XING Y Q, LIN S, et al. Research and application of *Baccaurea* fruit resources [J]. *Mod Agric Sci Technol*, 2013(21): 122–123. [王海杰, 邢诒强, 林盛, 等. 木奶果资源的研究应用 [J]. *现代农业科技*, 2013(21): 122–123. doi: 10.3969/j.issn.1007-5739.2013.21.075.]
- [4] LUO H C, HUANG J J, CHEN J. Advances in development and utilization of wild *Baccaurea ramiflora* [J]. *Trop For*, 2017, 45(4): 50–52. [罗浩城, 黄剑坚, 陈杰. 野生木奶果的开发利用研究进展 [J]. *热带林业*, 2017, 45(4): 50–52. doi: 10.3969/j.issn.1672-0938.2017.04.016.]
- [5] *Delectis Florae Reipublicae Popularis Sinicae, Agendae Academiae Sinicae Editta. Florae Reipublicae Popularis Sinicae, Tomus 2* [M]. Beijing: Science Press, 1994. [中国科学院中国植物志编委会. 中国植物志, 第2卷 [M]. 北京: 科学出版社, 1994.]
- [6] DAI G X, PENG K Q, PI C H. The effects of calcium on salt-tolerance in plant [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 2003, 19(3): 97–101. [戴高兴, 彭克勤, 皮灿辉. 钙对植物耐盐性的影响 [J]. *中国农学通报*, 2003, 19(3): 97–101. doi: 10.3969/j.issn.1000-6850.2003.03.029.]
- [7] YU H W, LI Y. Research progress on salt tolerance of plant [J]. *J Beijing Univ (Nat Sci)*, 2004, 5(3): 257–263. [于海武, 李莹. 植物耐盐性研究进展 [J]. *北华大学学报(自然科学版)*, 2004, 5(3): 257–263. doi: 10.3969/j.issn.1009-4822.2004.03.023.]
- [8] XU T, ZHANG K Y, GU C H. Effects of salt stress on several physiological and biochemical indexes of *Heimia myrtifolia* [J/OL]. *Mol Plant Breed*, [2022-04-26]. [徐涛, 张柯岩, 顾翠花. 盐胁迫对黄薇若干生理生化指标的影响 [J/OL]. *分子植物育种*, [2022-04-26]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220425.1310.008.html>.]
- [9] LIU W, SUN Z, YAO S Y, et al. Response of *Toona sinensis* to different neutral salt stress and recovery period [J]. *J Agric Sci*, 2022, 43(2): 13–17. [刘薇, 孙桢, 姚苏焱, 等. 红芽香椿脂质过氧化及渗透调节特征对不同中性盐胁迫及恢复期的响应 [J]. *农业科学研究*, 2022, 43(2): 13–17. doi: 10.13907/j.cnki.nykxyj.2022.02.012.]
- [10] YAN M, WANG Y, BAO J K, et al. Effects of mixed saline-alkali stress on osmotic regulation substances and antioxidant enzymes activities of *Ziziphus jujube* cv. Junzao [J]. *Shandong Agric Sci*, 2022, 54(5): 37–43. [闫敏, 王艳, 鲍荆凯, 等. 混合盐碱胁迫对骏枣渗透调节物质和抗氧化酶活性的影响 [J]. *山东农业科学*, 2022, 54(5): 37–43. doi: 10.14083/j.issn.1001-4942.2022.05.006.]
- [11] TIAN G Z, LI H F, QIU W F. Advances on research of plant peroxidases [J]. *J Wuhan Bot Res*, 2001, 19(4): 332–344. [田国忠, 李怀方, 裘维蕃. 植物过氧化物酶研究进展 [J]. *武汉植物学研究*, 2001, 19(4): 332–344. doi: 10.3969/j.issn.2095-0837.2001.04.009.]
- [12] ARIGA T, KOSHIYAMA I, FUKUSHIMA D. Antioxidative properties of procyanidins B-1 and B-3 from Azuki Beans in aqueous systems [J]. *Agric Biol Chem*, 1988, 52(11): 2717–2722. doi: 10.1080/00021369.1988.10869144.
- [13] KE Y Z, ZHOU J X, ZHANG X D, et al. Effects of salt stress on photosynthetic characteristics of mulberry seedlings [J]. *Sci Silv Sin*, 2009, 45(8): 61–66. [柯裕州, 周金星, 张旭东, 等. 盐胁迫对桑树幼苗光合生理生态特性的影响 [J]. *林业科学*, 2009, 45(8): 61–66. doi: 10.3321/j.issn:1001-7488.2009.08.011.]
- [14] YI L, YAO L J, LI S H, et al. Structural changes in ‘Newhall’ navel oranges infected with *Candidatus Liberibacter asiaticus* [J]. *J Fruit Sci*, 2018, 35(7): 853–858. [易龙, 姚林建, 李双花, 等. 柑橘黄龙病菌感染对‘纽荷尔’脐橙组织结构的影响 [J]. *果树学报*, 2018, 35(7): 853–858. doi: 10.13925/j.cnki.gsxb.20180027.]
- [15] YUAN M. Study on the physiology and biochemistry and mechanism of different organs of sarcodactylis infected HLB [D]. Guangzhou: Guangdong Pharmaceutical University, 2020. [袁蒙. 黄龙病感染对广佛手不同器官生理生化的影响及其机制初探 [D]. 广州: 广东药科大学, 2020.]
- [16] GALLEGO S M, BENAVIDES M P, TOMARO M L. Effect of heavy metal ion excess on sunflower leaves: Evidence for involvement of oxidative stress [J]. *Plant Sci*, 1996, 121(2): 151–159. doi: 10.1016/S0168-9452(96)04528-1.
- [17] PAN X, QIU Q, LI J Y, et al. Changes in osmosis-regulating substances of three tree species seedlings under drought stress [J]. *J S China Agric Univ*, 2012, 33(4): 519–523. [潘昕, 邱权, 李吉跃, 等. 干旱胁迫下华南地区3种苗木渗透调节物质的动态变化 [J]. *华南农业大学学报*, 2012, 33(4): 519–523. doi: 10.7671/j.issn.1001-411X.2012.04.018.]
- [18] MA Q X, HE J B. Biochemical studies on wheat varieties with different resistance to *Bipolaris sorokiniana* [J]. *J Henan Agric Univ*, 1992, 26(1): 38–43. [马奇祥, 何家泌. 不同抗性小麦品种感染根腐叶斑病前后生化特性的研究 [J]. *河南农业大学学报*, 1992, 26(1): 38–43. doi: 10.16445/j.cnki.1000-2340.1992.01.006.]
- [19] MEHDY M C. Active oxygen species in plant defense against pathogens [J]. *Plant Physiol*, 1994, 105(2): 467–472. doi: 10.1104/pp.105.2.467.
- [20] NAKABAYASHI R, YONEKURA-SAKAKIBARA K, URANO K, et al. Enhancement of oxidative and drought tolerance in *Arabidopsis* by over accumulation of antioxidant flavonoids [J]. *Plant J*, 2014, 77(3): 367–379. doi: 10.1111/tpj.12388.
- [21] CHEN J X, WANG X F. *Experimental Instruction in Plant Physiology* [M]. 2nd ed. Guangzhou: South China University of Technology Press, 2006. [陈建勋, 王晓峰. *植物生理学试验指导* [M]. 第2版. 广州: 华南理工大学出版社, 2006.]
- [22] SHI H T. *Experimental Guidance of Plant Stress Physiology* [M].

- Beijing: Science Press, 2016. [施海涛. 植物逆境生理学实验指导 [M]. 北京: 科学出版社, 2016.]
- [23] ZHAO Y P, ZHAO X Y. Optimization of classical measuring method of soluble sugar in plant [J]. *J Anhui Agric Sci*, 2018, 46(4): 184–185. [赵轶鹏, 赵新勇. 植物体可溶性糖测定方法的优化 [J]. 安徽农业科学, 2018, 46(4): 184–185. doi: 10.13989/j.cnki.0517-6611.2018.04.056.]
- [24] LI L, HE G Z. *Experimental Instruction in Plant Physiology* [M]. Beijing: Higher Education Press, 2021. [李玲, 何国振. 植物生理学实验指导 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2021.]
- [25] ZHANG Y, LI H W, ZHANG Y C, et al. Study on extraction methods of flavonoids from hawthorn fruits and their determination [J]. *J Harbin Med Univ*, 2001, 35(3): 183–184. [张妍, 李厚伟, 张永春, 等. 山楂中总黄酮几种提取分离方法的考察及含量测定 [J]. 哈尔滨医科大学学报, 2001, 35(3): 183–184. doi: 10.3969/j.issn.1000-1905.2001.03.010.]
- [26] PAN R Z, WANG X J, LI N H. *Plant Physiology* [M]. 7th ed. Beijing: Higher Education Press, 2012. [潘瑞焱, 王小菁, 李娘辉. 植物生理学 [M]. 第 7 版. 北京: 高等教育出版社, 2012.]
- [27] WANG Z H, DAI L F, ZHAO W, et al. Effects of salt stress on main osmotic adjustment substance in root and shoot of maize [J]. *J Henan Agric Sci*, 2013, 42(6): 21–23. [王征宏, 戴凌峰, 赵威, 等. 盐胁迫对玉米根、芽主要渗透调节物质的影响 [J]. 河南农业科学, 2013, 42(6): 21–23. doi: 10.15933/j.cnki.1004-3268.2013.06.018.]
- [28] TANG J L, JI X Y, ZHENG X, et al. Dynamic responses of physiology, biochemistry and structure of vegetative organs of *Juglans nigra* to salt stress [J]. *J Fruit Sci*, 2024, 41(2): 294–313. [唐佳莉, 姬新颖, 郑旭, 等. 盐胁迫下东部黑核桃生理生化与营养器官结构的动态响应 [J]. 果树学报, 2024, 41(2): 294–313. doi: 10.13925/j.cnki.gsxb.20230390.]
- [29] XIE Z M, SONG G, MA L F, et al. Physiological characteristics and salt tolerance evaluation of Jiashi melon seedling's response to salt stress [J]. *China Cucurbits Veg*, 2023, 36(10): 42–51. [谢志明, 宋刚, 马刘峰, 等. 伽师瓜幼苗响应盐胁迫的生理特性及耐盐性评价 [J]. 中国瓜菜, 2023, 36(10): 42–51. doi: 10.16861/j.cnki.zggc.20231009.002.]
- [30] XING J H, PAN D Z, TAN F L, et al. Effects of NaCl stress on the osmotic substance contents in *Kandelia candel* roots [J]. *Ecol Environ Sci*, 2017, 26(11): 1865–1871. [邢建宏, 潘德灼, 谭芳林, 等. NaCl 胁迫对秋茄根系渗透调节物质含量的影响 [J]. 生态环境学报, 2017, 26(11): 1865–1871. doi: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2017.11.006.]
- [31] YU J J, CHEN S X, ZHAO Q, et al. Physiological and proteomic analysis of salinity tolerance in *Puccinellia tenuiflora* [J]. *J Proteome Res*, 2011, 10(9): 3852–3870. doi: 10.1021/pr101102p.
- [32] WANG X C, CHANG L L, WANG B C, et al. Comparative proteomics of *Thellungiella halophila* leaves from plants subjected to salinity reveals the importance of chloroplastic starch and soluble sugars in halophyte salt tolerance [J]. *Mol Cell Proteom*, 2013, 12(8): 2174–2195. doi: 10.1074/mcp.M112.022475.
- [33] 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.
- [34] ZHANG L L, YU M H, DING G D, et al. Effects of salt and alkali stress on the growth and physiological characteristics of *Cyperus esculentus* [J]. *Sci Soil Water Conserv*, 2022, 20(2): 65–71. [张琳琳, 于明含, 丁国栋, 等. 盐碱胁迫对油沙豆生长和生理特性的影响 [J]. 中国水土保持科学(中英文), 2022, 20(2): 65–71. doi: 10.16843/j.sswc.2022.02.009.]
- [35] WANG Q Z, LIU Q, GAO Y N, et al. Review on the mechanisms of the response to salinity-alkalinity stress in plants [J]. *Acta Ecol Sin*, 2017, 37(16): 5565–5577. [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. doi: 10.5846/stxb201605160941.]
- [36] LIU Z X, ZHANG H X, YANG S, et al. Effects of NaCl stress on growth and photosynthetic characteristics of *Elaeagnus angustifolia* seedlings [J]. *Sci Silv Sin*, 2014, 50(1): 32–40. [刘正祥, 张华新, 杨升, 等. NaCl 胁迫对沙枣幼苗生长和光合特性的影响 [J]. 林业科学, 2014, 50(1): 32–40. doi: 10.11707/j.1001-7488.20140106.]
- [37] LI Y, CAI Y N, REN A Q, et al. Effects of saline-alkali stress on growth and physiological characteristics of *Acer truncatum* seedlings [J]. *J NE For Univ*, 2022, 50(8): 5–14. [李悦, 蔡亚南, 任安琪, 等. 盐碱胁迫对元宝枫幼苗生长和生理特性的影响 [J]. 东北林业大学学报, 2022, 50(8): 5–14. doi: 10.13759/j.cnki.dlxb.2022.08.002.]
- [38] SONG X M, LÜ X J, QIU Z M, et al. Flavonoid metabolism and antioxidant activity in response to salt stress in mangrove *Kandelia candel* [J]. *Acta Bot Boreali-Occident Sin*, 2016, 36(12): 2461–2468. [宋晓枫, 吕晓杰, 邱智敏, 等. 红树植物秋茄类黄酮代谢及其抗氧化活性对高盐胁迫的响应 [J]. 西北植物学报, 2016, 36(12): 2461–2468. doi: 10.7606/j.issn.1000-4025.2016.12.2461.]
- [39] XU N T. The effects of salt on seedling development and flavonoid biosynthesis in *Ginkgo biloba* [D]. Yangzhou: Yangzhou University, 2021. [徐宁焱. 盐胁迫对银杏幼苗生长及叶片类黄酮合成的影响 [D]. 扬州: 扬州大学, 2021. doi: 10.27441/d.cnki.gyzdu.2021.001853.]
- [40] YAN S P, CHONG P F, ZHAO M, et al. Physiological response and proteomics analysis of *Reaumuria soongorica* under salt stress [J]. *Sci Rep*, 2022, 12(1): 2539. doi: 10.1038/s41598-022-06502-2.
- [41] NEFISSI OUERTANI R, ARASAPPAN D, RUHLMAN T A, et al. Effects of salt stress on transcriptional and physiological responses in barley leaves with contrasting salt tolerance [J]. *Int J Mol Sci*, 2022, 23(9): 5006. doi: 10.3390/ijms23095006.
- [42] WU F N, LIU L H, FOX E G P, et al. Physiological variables influenced by '*Candidatus Liberibacter asiaticus*' infection in two *Citrus* species [J]. *Plant Dis*, 2023, 107(6): 1769–1776. doi: 10.1094/PDIS-08-22-1747-RE.