

叶施 NO 对 NaCl 胁迫下红砂幼苗叶片和根系中 氮代谢酶及营养物质的影响

贾向阳, 种培芳*, 陆文涛, 田艳丽

(甘肃农业大学 林学院, 兰州 730070)

摘 要: 以当年生红砂(*Reaumuria soongorica*)幼苗为材料, 采用盆栽实验, 考察叶面喷施不同浓度(0、0.01、0.10、0.25、0.50、1.00 mmol · L⁻¹) NO 供体硝普钠(SNP)对 NaCl(300 mmol · L⁻¹)胁迫下红砂根、叶中可溶性蛋白、游离氨基酸和硝态氮含量, 以及谷氨酰胺合成酶(GS)、谷氨酸合酶(GOGAT)、硝酸还原酶(NR)活性的影响, 并采用主成分分析和隶属函数法筛选 NO 对 NaCl 胁迫缓解效应的氮代谢指标和最佳 NO 浓度, 以探讨外源 NO 对 NaCl 胁迫下红砂缓解效应的氮代谢响应机制。结果表明: (1) 在 300 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫处理下, 红砂幼苗根、叶中可溶性蛋白、硝态氮含量以及 GS、GOGAT、NR 活性均比对照显著下降。(2) 外源 NO 能显著提高盐胁迫下红砂叶、根中 GS、GOGAT、NR 活性和硝态氮含量, 增加根中可溶性蛋白和游离氨基酸含量。(3) NR 和 GOGAT 活性可用于评价 NO 对 NaCl 胁迫下红砂幼苗的缓解作用, 外源 NO(SNP)对红砂幼苗在 NaCl 胁迫下的缓解效果强弱表现为 0.25 mmol · L⁻¹ > 0.50 mmol · L⁻¹ > 0.10 mmol · L⁻¹ > 1.00 mmol · L⁻¹ > 0.01 mmol · L⁻¹。研究发现, 300 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫显著抑制了红砂幼苗氮代谢, 外源 NO(SNP)有助于提高盐胁迫下红砂 NR 活性, 加快硝态氮转化为铵态氮, 促进红砂叶片和根中 GS/GOGAT 对转化物的同化, 从而增强红砂幼苗的耐盐性, 并以 0.25 mmol · L⁻¹ SNP 处理时缓解作用最佳; NR 和 GOGAT 活性可作为 NO 缓解盐胁迫的评价指标。

关键词: 红砂; NO; NaCl 胁迫; 氮代谢

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Effect of Foliar-spraying Nitric Oxide on the Nitrogen Metabolism Enzyme Activities and Nutrients in Leaves and Roots of *Reaumuria soongorica* Seedlings under NaCl Stress

JIA Xiangyang, CHONG Peifang*, LU Wentao, TIAN Yanli

(College of Forest of Gansu Agriculture University, Lanzhou 730070, China)

Abstract: The objectives of this experiment were to study the effects of foliar-spraying nitric oxide (NO) on N metabolism enzyme activities and nutrients of *Reaumuria soongorica* seedlings leaves and roots under NaCl stress and to determine the ability of exogenous NO to alleviate NaCl stress in *R. soongorica* seedlings. The current-year *R. soongorica* seedlings were used as test material to measure the activities of glutamine synthetase (GS), glutamate synthetase (GOGAT) and nitrate reductase (NR), the concentrations

收稿日期: 2020-06-14; **修改稿收到日期:** 2020-09-08

基金项目: 国家自然科学基金(41461044); 甘肃农业大学青年导师基金(GAU-QNDS-201714); 甘肃农业大学学科建设专项基金(GAU-XKJS-2018-113); 甘肃省林业科技创新与国际合作资金(GLC2019-418-8); 对发展中国家常规性科技援助项目(KY202002011); 甘肃省科技创新基地与人才计划(17JR7WA018)

作者简介: 贾向阳(1992—), 男, 在读硕士研究生, 主要从事植物生理生态研究。E-mail: 854712098@qq.com

* 通信作者: 种培芳, 博士, 教授, 博士生导师, 主要从事植物生理生态研究。E-mail: zhongpf@gsau.edu.cn

of soluble protein, free amino acid and $\text{NO}_3^- \text{N}$ in roots and leaves by different concentrations of NO (0, 0.01, 0.10, 0.25, 0.50 and 1.00 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ sodium nitroprusside) under 300 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl stress in this pot experiment. Principal component and subordinate function analysis were used to select the best N metabolism indexes and optimal NO concentration for evaluating the ability of NO to alleviate NaCl stress in *R. soongorica* seedlings. The results showed that: (1) GS, GOGAT and NR activities and soluble protein and $\text{NO}_3^- \text{N}$ concentrations all decreased significantly under 300 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl stress. (2) Exogenous NO can significantly increase GS, GOGAT and NR activities and nitrate nitrogen concentrations in *R. soongorica* roots and leaves, and increase soluble protein and free amino acid concentrations in roots. (3) NR and GOGAT activities can be used to evaluate the mitigation effect of NO on *R. soongorica* seedlings under NaCl stress and order of the mitigating effect of exogenous NO on *R. soongorica* seedlings under NaCl stress is 0.25 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP > 0.50 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP > 0.10 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP > 1.00 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP > 0.01 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP by principal component and subordinate function analysis. The study found that 300 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl stress inhibited N metabolism. Exogenous NO helped *R. soongorica* seedlings adapt to NaCl stress by increasing NR activities and promoting $\text{NO}_3^- \text{N}$ transformate to NH_4^+ and by promoting the assimilation of NH_4^+ via the GS/GOGAT cycle in *R. soongorica* roots and leaves. The results showed that 0.25 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP treatment was the most effective for alleviating NaCl stress in *R. soongorica* seedlings. NR and GOGAT activities can be used to evaluate the ability of NO to alleviate NaCl stress in *R. soongorica*.

Key words: *Reaumuria soongorica*; nitric oxide; NaCl stress; N metabolism

氮代谢是植物最基本的生理代谢之一,它直接影响着植物生长发育、品质和产量^[1-2]。植物氮代谢过程中对氮素的固定、吸收、同化和转运等必须在氮代谢酶作用下进行,谷氨酰胺合成酶(glutamine synthetase, GS)、谷氨酸合成酶(glutamate synthetase, GOGAT)和硝酸还原酶(nitrate reductase, NR)等是植物氮代谢的关键酶^[3]。而 NaCl 胁迫会影响植物氮代谢的各个过程,如在盐胁迫下,马铃薯氮素营养受限和氮代谢系统紊乱^[1]。苜蓿氮同化率减弱^[4],南瓜幼苗中 NR 活性被抑制^[2],小麦氮同化物积累降低等^[5]。

一氧化氮(nitric oxide, NO)是动植物体中一种普遍存在的生物活性分子^[6],广泛参与植物对逆境胁迫的应答过程,可减轻苜蓿盐害^[7],缓解极端温度对香蕉的损伤^[8],提高玉米抗旱性^[9]等。研究表明,NO 可以调控盐胁迫下植物抗氧化酶活性,提高有机物质积累^[7],增加植物对钾离子的吸收^[10]等来适应逆境等。植物在逆境条件下自身会通过一氧化氮合酶和硝酸还原酶催化等途径产生 NO。NO 在调控氮代谢增强植物抗逆性方面发挥着不可替代的作用,硝普钠(sodium nitroprusside, SNP)又名亚硝基铁氰化钠,是外源 NO 直接供体,0.5 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 在水中可释放约 2.0 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ NO^[11]。有研究表明,外源 NO 供体 SNP 能够促进 NaCl 胁迫下调控颠茄氮代谢中氮代谢物质吸收来缓解胁迫^[12],诱导钵胁迫下燕麦幼苗中精氨酸的合成使植

物免受伤害^[13],提高 NaCl 胁迫下黄瓜幼苗氮代谢关键酶的活性^[14],增加 Na_2CO_3 胁迫下南瓜幼苗氮素的同化产物^[15]。可见,利用外源 NO 调控植物氮代谢是一种有效的提高植物抗逆性的重要手段。

红砂(*Reaumuria soongorica*)是中国荒漠地区分布最广泛的半灌木之一,主要分布在荒漠和半荒漠山前平原、山地丘陵和戈壁等环境下,是这一地带的优势种和建群种,在盐碱地改良、防风固沙及保护绿洲等方面具有重要的生态价值^[16],同时在草原化荒漠和典型荒漠地区^[17-18]常被牧民作为牲畜的饲料。红砂往往生长在中高水盐的环境中,生态位宽度大,它在富盐生境下的生长状况比在贫盐生境下更好^[19],其建群或共建群落主要分布于总盐量在 0.5%~2.0% 的荒漠地带盐渍化土壤上^[20]。已有研究发现,红砂生长过程中对钠离子吸收具有偏嗜性^[20],在盐胁迫下,红砂一方面可以通过叶片泌盐减轻钠离子过量积累^[21],另一方面能够调控抗氧化酶活性降低膜脂过氧化来降低盐害^[22],而目前有关盐胁迫下红砂在氮代谢方面的研究尚未报道。同时,近年来利用小分子物质增强植物耐盐的机理研究比较广泛,如利用可溶性小分子脯氨酸^[23]对蛋白质的保护作用、植物生长调节剂水杨酸^[24]诱导植物体内相关蛋白合成以及生长素^[25]调控特定基因的表达等外源物质对植物耐盐性影响等。NO 作为一种典型的小分子物质,研究 NO 调控典型荒漠植物红砂耐盐性对于荒漠植物在生态保护方面的应用具

有潜在的实践意义,而当前有关盐胁迫下 NO 对红砂在氮代谢方面具有什么样的调控作用尚不清楚。因此,本研究以硝普钠(SNP)为 NO 供体,考察不同浓度梯度外源 NO 对盐胁迫下红砂氮代谢酶和营养物质的影响,探讨外源 NO 处理红砂对盐胁迫的生理响应机制,以期为 NO 提高荒漠植物耐盐性提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料培养与处理

本实验在甘肃农业大学校园科研基地四周通风顺畅且透光良好的人工遮雨棚内进行。红砂种子 2016 年 10 月采自武威民勤老虎口($102^{\circ}58'E$, $38^{\circ}44'N$)并低温保存在储存室。2018 年 4 月 1 日开始,以 0.03% H_2O_2 对参试红砂种子消毒 30 min,多次用蒸馏水漂洗干净后播撒于预先灭菌(防止病菌和虫害)的培养基质中,培养基质由去杂后的表层土壤、泥炭土和珍珠岩按体积 3:1:1 混合均匀而成。表层土壤采自民勤红砂种源采集地灌木林生长的 0~20 cm 土层,土壤 pH 为 7.85,有机碳含量为 $8.45 g \cdot kg^{-1}$,全氮含量为 $0.46 g \cdot kg^{-1}$,全磷含量为 $0.31 g \cdot kg^{-1}$,全钾含量为 $0.12 g \cdot kg^{-1}$,钠含量为 $0.80 g \cdot kg^{-1}$ 。每盆填装基质 1.300 kg,花盆口径 17 cm、高 15 cm、底径 12 cm,在自然光照下幼苗顶部长至 5~6 枚簇生叶时疏苗,每盆保留 3 株。

在正式试验前,先进行盐胁迫浓度筛选实验。在红砂幼苗长至 2 片叶片时分别浇灌 0、100、200、300 和 $400 mmol \cdot L^{-1}$ NaCl 溶液,处理 30 d 后测量其相对株高和相对生长量, $300 mmol \cdot L^{-1}$ NaCl 处理正好抑制了红砂的生长。据此,确定正式试验盐胁迫浓度为 $300 mmol \cdot L^{-1}$ NaCl。试验设置 7 个处理组合,对照(CK)用 1/2 Hoagland 浇灌,叶面喷施蒸馏水, $T_0 \sim T_5$ 处理均用 1/2 Hoagland 配置的 $300 mmol \cdot L^{-1}$ NaCl 浇灌,叶面分别喷施 0、0.01、0.10、0.25、0.50、1.00 $mmol \cdot L^{-1}$ SNP;每个处理 3 组重复,共 21 盆;遮雨棚内最高日温和最低夜温分别为($30 \sim 38^{\circ}C$)/($20 \sim 22^{\circ}C$),相对湿度约 30%~50%。

当红砂幼苗株高长至 10 cm 左右时,在 2018 年 7 月 2 日开始选择标准苗木用于实验处理。对照和盐溶液用 1/2 Hoagland 营养液配制,为防止盐分冲击,采取每天递增 $50 mmol \cdot L^{-1}$ NaCl 浓度进行浇灌,每天 19:00 浇灌 1 次,每次浇灌量为盆内土壤持水量(20.13%)的 4 倍,约有 3/4 的溶液流出,以保持盆内盐分浓度的恒定^[26]。2018 年 7 月 7 日到达溶液

最终浇灌浓度($300 mmol \cdot L^{-1}$,此时土壤钠离子含量 $21.87 g \cdot kg^{-1}$,全钾含量 $0.16 g \cdot kg^{-1}$)后,对苗木进行叶面喷施提前用蒸馏水配置好的 NO 供体(硝普钠,SNP),每天早晨 7:00 喷施 1 次,每次以液滴刚刚落下为止,对照和单独 NaCl 处理喷施等量蒸馏水,连续处理 30 d 后在 2018 年 8 月 7 日采集红砂植株茎中部的功能叶片和根系部分用液氮速冻后在实验室 $-70^{\circ}C$ 保存用于氮代谢各指标测定。

1.2 测定指标及方法

1.2.1 可溶性蛋白含量 可溶性蛋白含量采用考马斯亮蓝 G-250 法进行测定^[27]。称 0.200 0 g 新鲜植物样品加蒸馏水研磨并定容至 10 mL 容量瓶,取 3 mL 匀浆离心,吸取 0.5 mL 上清液,加 0.5 mL 蒸馏水和 5 mL 考马斯亮蓝 G-250 试剂充分混匀,反应 2 min 后在 595 nm 下测定吸光值。

1.2.2 游离氨基酸含量 游离氨基酸含量采用酸性茚三酮法测定^[27]。称 0.200 0 g 新鲜植物样品加 10 mL 5% 磺基水杨酸放入具塞试管中加盖沸水浴 15 min,取 2.0 mL 过滤液加入 2.0 mL 冰乙酸和 2.0 mL 酸性茚三酮(2.5 g 茚三酮加 60 mL 冰乙酸和 40 mL $2 mol \cdot L^{-1}$ H_3PO_4 在 $70^{\circ}C$ 下溶解,棕色瓶中保存)于试管中沸水浴 30 min,冷却,加 5.0 mL 甲苯,摇匀暗中萃取 2 h,吸取甲苯层,在 520 nm 波长下测定吸光值。

1.2.3 谷氨酰胺合成酶(GS)活性 GS 活性测定参照王小纯等^[28]的方法。称 0.200 0 g 新鲜植物样品加 4.0 mL $100 mmol \cdot L^{-1}$ Tris-HCl(pH 7.6,含 $1 mmol \cdot L^{-1}$ $MgCl_2$, $1 mmol \cdot L^{-1}$ DDT, $10 mmol \cdot L^{-1}$ β -巯基乙醇)冰浴研磨,离心,上清液(粗酶液)用于测定 GS 活性。取 1.00 mL 粗酶液[对照取 $100 mmol \cdot L^{-1}$ Tris-HCl(pH 7.6)溶液],加入 1.6 mL A 液[含 0.6 mL $0.25 mol \cdot L^{-1}$ 咪唑-盐酸缓冲液(pH 7.0),0.4 mL $0.30 mol \cdot L^{-1}$ 谷氨酸钠溶液(pH 7.0),0.4 mL $30 mmol \cdot L^{-1}$ ATP-Na 溶液(pH 7.0),0.2 mL $0.5 mol \cdot L^{-1}$ $MgSO_4$ 溶液], $25^{\circ}C$ 水浴保温 5 min。结束后,加入 0.2 mL 盐酸羟胺($1 mol \cdot L^{-1}$ 盐酸羟胺与 $1 mol \cdot L^{-1}$ HCl 等体积混合)在 $25^{\circ}C$ 水浴下反应 15 min,加入 B 液(10% $FeCl_3$,24%三氯乙酸和 50% HCl 等体积混合)终止反应,离心后取上清液测定 540 nm 波长处的吸光值,以每克样品 15 min 内反应谷氨酸钠的量来表示酶活性。

1.2.4 谷氨酸合酶(GOGAT)活性 GOGAT 活性测定参照王小纯等^[28]的方法。称 0.200 0 g 新鲜

植物样品,粗酶液提取同 GS,反应液包括 1.2 mL A 液(含 0.4 mL 20 mmol · L⁻¹ L-谷氨酰胺,0.5 mL 20 mmol · L⁻¹ α-酮戊二酸,0.1 mL 10 mmol · L⁻¹ KCl,0.2 mL 3 mmol · L⁻¹ NADH),0.3 mL 粗酶液和 1.5 mL 25 mmol · L⁻¹ Tris-HCl 缓冲液(pH 7.6),共计 3.0 mL。反应启动后,用分光光度计测定 340 nm 处每 30 s 吸光值的变化,共 11 次,以每分钟反应混合液减少 1 μmol NADH 为一个酶活性单位。

1.2.5 硝酸还原酶(NR)活性 NR 活性的测定采用磺胺比色法^[27]。称 0.400 0 g 植物样品加 4 mL 提取缓冲液[25 mmol · L⁻¹ Na-PBS(pH 8.7),10 mmol · L⁻¹ 半胱氨酸,1 mol · L⁻¹ EDTA-Na₂]冰浴研磨,离心。取上清液 0.4 mL,加入 1.2 mL 0.1 mol · L⁻¹ 硝酸钾(溶于 pH 7.5 的 0.1 mol · L⁻¹ Na-PBS 溶液)和 0.4 mL 2 mg · L⁻¹ NADH(溶于 pH 7.5 的 0.1 mol · L⁻¹ Na-PBS 溶液),混匀,常温水浴 30 min,对照以 0.1 mol · L⁻¹ Na-PBS(pH 7.5)溶液代替 NADH 溶液。加 1 mL 1%磺胺(1 g 磺胺溶于 100 mL 3 mol · L⁻¹ HCl)和 1 mL 0.02% 萘基乙烯胺,显色 15 min 后离心,取上清液测定 540 nm 波长处的吸光值。

1.2.6 硝态氮含量 硝态氮采用磺基水杨酸法进行测定^[27]。称 0.500 0 g 植物样品加 10 mL 无离子水研磨,沸水浴提取 30 min,冷却过滤后定容至 50 mL 容量瓶中。取提取液 0.10 mL 加 5%水杨酸-硫酸溶液(5 g 水杨酸溶于 100 mL 浓硫酸),混匀后室温静置 20 min,缓慢加入 9.50 mL 8% NaOH 溶液,冷却至室温后,测定 410 nm 波长处的吸光值。

1.3 数据处理与分析

采用 Excel 2003 对数据进行统计,SPSS 19.0 软件对数据进行统计和方差分析,Origin 2017 软件绘图。参考张则宇等^[29]的方法对红砂各个单项指标进行缓解系数计算,以及对 6 个氮代谢指标的缓解系数进行主成分分析和隶属函数计算。

缓解系数 α(%)=(Na+NO 处理/ Na 处理)×100%

2 结果与分析

2.1 NaCl 处理浓度的筛选

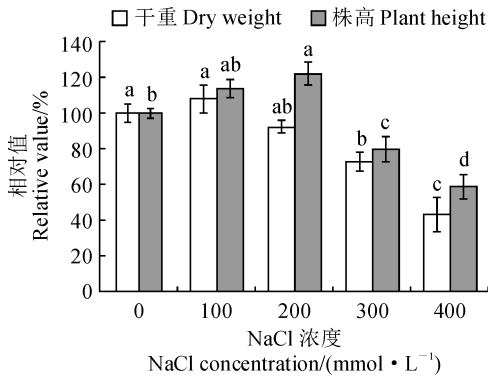
由图 1 可见,100~200 mmol · L⁻¹ NaCl 处理时,红砂幼苗的相对干重和相对株高(图 1)较对照(0 mmol · L⁻¹ NaCl)均未受到显著抑制;在 300 和 400 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下,红砂幼苗的相对干重

和相对株高均比对照显著下降,400 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下降趋势更明显,且与 300 mmol · L⁻¹ NaCl 处理差异显著。因此,本试验 NaCl 胁迫浓度选择为 300 mmol · L⁻¹。

2.2 外源 NO 对 NaCl 胁迫下红砂叶片、根系中可溶性蛋白和游离氨基酸的影响

2.2.1 可溶性蛋白含量 图 2,A 显示,单独 300 mmol · L⁻¹ NaCl 处理(T₀)下,红砂幼苗叶片和根系中可溶性蛋白含量均比对照(CK)显著下降。SNP 和 NaCl 共同作用后,红砂叶片中可溶性蛋白含量随 NO 浓度增加均比 T₀ 处理显著下降,并以 T₃ 处理为最低值,比 T₀ 处理显著下降 30.21%;同时,红砂根系可溶性蛋白含量随 SNP 浓度增加先升后降,并以 T₃ 处理最高,且除 T₁ 处理外均显著高于 T₀ 处理,增幅为 12.08%、54.84%、93.66%、48.36%和 54.80%。可见,在 300 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫下,叶面喷施 0.01~1.00 mmol · L⁻¹ SNP 均明显增加红砂根系中可溶性蛋白含量,而显著降低叶片中可溶性蛋白含量,并均以 0.25 mmol · L⁻¹ SNP 处理效果最佳。

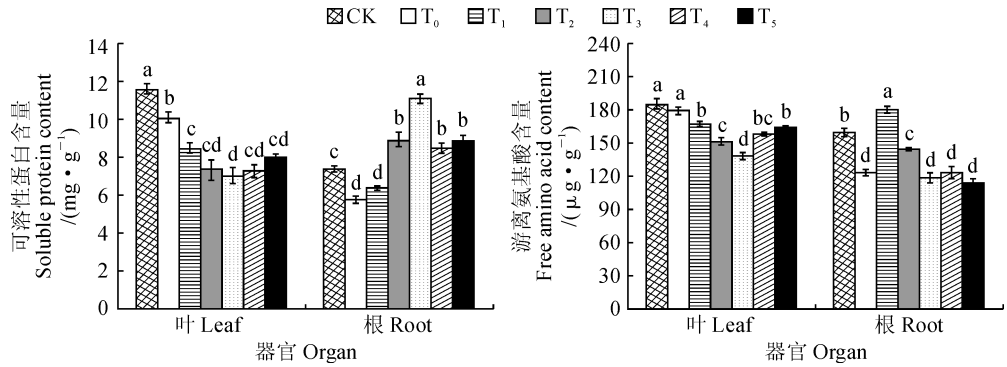
2.2.2 游离氨基酸含量 由图 2,B 可知,在单独 300 mmol · L⁻¹ NaCl 处理(T₀)下,红砂幼苗根系中游离氨基酸含量显著下降,而叶片中游离氨基酸含量变化不显著。在 SNP 和 NaCl 共同作用后,红砂叶片中游离氨基酸含量随 SNP 浓度升高先降后升,但均显著低于 T₀ 处理,并以 T₃ 处理最低;同时,红砂幼苗根系中游离氨基酸含量在 T₁ 和 T₂ 处



不同小写字母表示处理之间在 0.05 水平差异显著 ($P < 0.05$);下同

图 1 不同 NaCl 浓度处理下红砂幼苗相对干重和相对株高的变化

Different normal letters indicate significant difference between treatments at 0.05 level ($P < 0.05$); The same as below
Fig.1 Relative dry weight and relative plant height of *R. soongorica* seedlings under NaCl stress with different concentrations



CK(对照)用 1/2Hoagland 浇灌,叶面喷施蒸馏水,T₀~T₅ 处理均用 1/2Hoagland 配置的 300 mmol · L⁻¹ NaCl 浇灌,

叶面分别喷施 0、0.01、0.10、0.25、0.50、1.00 mmol · L⁻¹ SNP;下同

图 2 外源 NO 对 NaCl 胁迫下红砂叶、根系中可溶性蛋白和游离氨基酸的影响

CK(Control) was watered with 1/2 Hoagland, foliar sprayed with distilled water, while T₀~T₅ treatments were all irrigated with 1/2 Hoagland configured 300 mmol · L⁻¹ NaCl and foliar sprayed 0, 0.01, 0.10, 0.25, 0.50 and 1.00 mmol · L⁻¹ SNP on leaves respectively; The same as below

Fig. 2 Effect of exogenous NO on soluble protein and free amino acid contents in leaves and roots of *R. soongorica* seedlings under salt stress

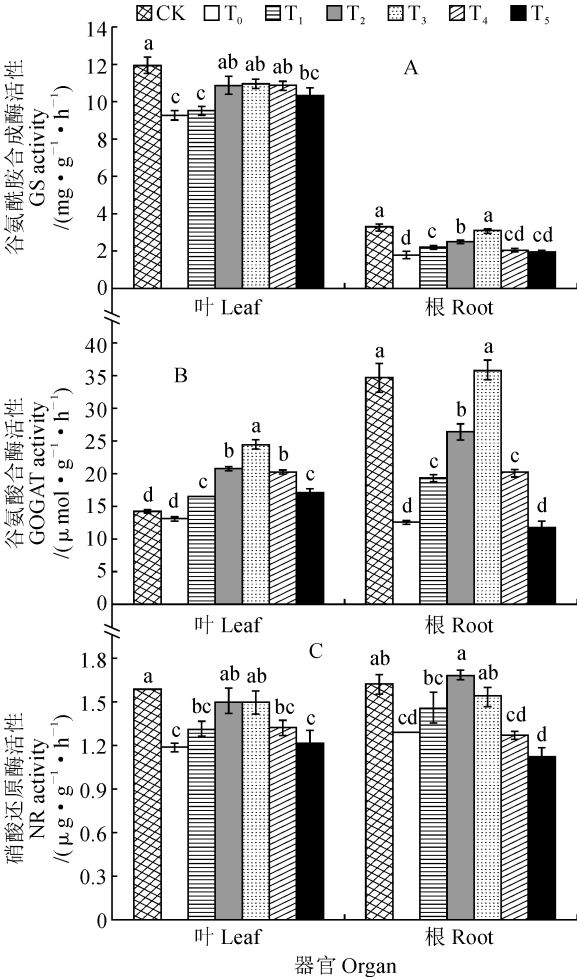


图 3 外源 NO 对 NaCl 胁迫下红砂叶片、根系中谷氨酰胺合成酶、谷氨酸合成酶和硝酸还原酶影响
Fig. 3 Effect of exogenous NO on GS, GOGAT and NR activities in leaves and roots of *R. soongorica* seedlings under salt stress

理下显著高于 T₀ 处理,且 T₂ 处理显著低于 T₁ 处理,而在 T₃~T₅ 处理中下降至 T₀ 水平。可见,在 300 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫下,叶面喷施低浓度 SNP(0.01 和 0.10 mmol · L⁻¹)能显著增加红砂幼苗根系中游离氨基酸含量,而各浓度 SNP 均使叶片中游离氨基酸含量显著降低,并以 0.25 mmol · L⁻¹ SNP 处理效果最明显。

2.3 外源 NO 对 NaCl 胁迫下红砂叶片、根系中氮代谢关键酶活性的影响

2.3.1 谷氨酰胺合成酶活性 由图 3,A 可知,红砂叶片和根系中谷氨酰胺合成酶活性在不同处理下表现出了相似的变化趋势,即在单独 300 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫处理(T₀)下均比相应 CK 显著降低,又在 SNP 和 NaCl 共同作用后均随 SNP 浓度增加先升后降,最大值均出现在 T₃ 处理中,且各叶喷 SNP 处理均不同程度地高于相应 T₀ 处理,其中 T₂~T₄ 处理的叶片谷氨酰胺合成酶活性和 T₁~T₃ 处理的根系谷氨酰胺合成酶活性均与相应 T₀ 处理差异显著。所以,叶施 0.10 和 0.25 mmol · L⁻¹ SNP 均能显著增强 300 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫下红砂幼苗叶片和根系中谷氨酰胺合成酶活性。

2.3.2 谷氨酸合成酶活性 图 3,B 显示,在 300 mmol · L⁻¹ NaCl(T₀)胁迫处理下,红砂幼苗谷氨酸合成酶活性在根系中比 CK 显著下降,而在叶片中变化不显著;在 SNP 和 NaCl 共同作用后,红砂叶片和根系中谷氨酸合成酶活性均随 SNP 浓度增加先升后降,且最大值均出现在 T₃(0.25 mmol · L⁻¹

SNP)处理下,其中除 T₅ 处理根系外,其余处理红砂叶片和根系中谷氨酸合成酶活性均显著高于相应 T₀ 处理,即各浓度外源 SNP 处理大多能显著增强 NaCl 胁迫下红砂叶片和根系中谷氨酸合成酶活性。

2.3.3 硝酸还原酶活性 从图 3,C 来看,红砂叶片和根系中硝酸还原酶活性在不同处理下变化趋势相同,即在 T₀ (300 mmol · L⁻¹ NaCl)处理下均比相应对照显著下降,在 SNP 和 NaCl 共同作用后均随 SNP 浓度增加先升后降,最大值均出现在 T₂ (0.10 mmol · L⁻¹ SNP)处理下,并且均在 T₂ 和 T₃ 处理(0.10 ~ 0.25 mmol · L⁻¹ SNP)下均显著高于相应 T₀ 处理。

2.4 外源 NO 对 NaCl 胁迫下红砂叶片、根系中硝态氮含量的影响

由图 4 可知,红砂叶片和根系中硝态氮含量在不同处理下表现出了相似的变化趋势,即 300 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫处理(T₀)下均比 CK 大幅度显著下降,在 SNP 和 NaCl 共同作用后均随 SNP 浓度增加先升后降,叶片和根系的最高值分别出现在 0.10 和 0.50 mmol · L⁻¹ SNP 处理(T₂ 和 T₄)下,其中除 T₅ 处理叶片外,其余浓度 SNP 处理红砂叶片和根系中硝态氮含量均显著高于相应 T₀ 处理,即 0.01 ~ 1.00 mmol · L⁻¹ 外源 SNP 处理大多能显著提高 NaCl 胁迫下红砂叶片和根系中硝态氮含量。

2.5 外源 NO 对红砂 NaCl 胁迫缓解效应的综合评价

首先,通过计算红砂叶片和根系中氮代谢 6 个指标的缓解系数和缓解系数矩阵(表 1),发现以缓解系数和相关矩阵的数据来评价外源 NO 对 NaCl 胁迫

下红砂的缓解效果存在差异。红砂叶片和根系中单项指标之间关系紧密,说明各单项指标在外源 NO 对红砂 NaCl 胁迫伤害的缓解效果解释存在信息重叠。因此,将红砂叶片和根系中 6 项氮代谢指标进行综合性缓解效果评价,能够更加准确地反映 NO 对 NaCl 胁迫下红砂调控氮代谢的缓解作用,通过缓解系数和相关矩阵分析得出主成分特征值(表 2)和综合指标的系数[Z(x)](表 3)。

由表 2 可知,主成分 1 的贡献率(解释方差)为 68.846%,主成分 2 的贡献率(解释方差)为 21.242%,累积贡献率(累积解释方差)达到 90.088%(> 85.000%),表明前 2 个主成分代表了 6 个原始指标

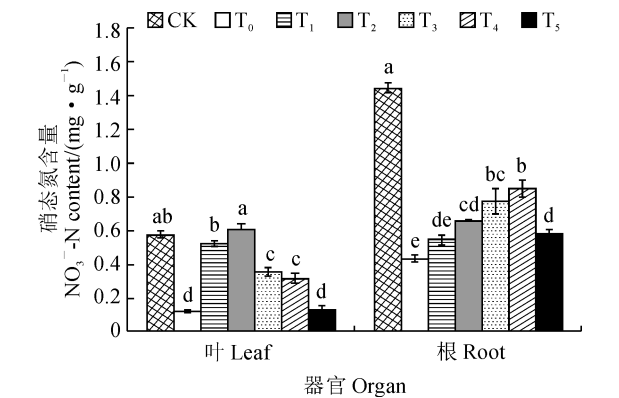


图 4 外源 NO 对 NaCl 胁迫下红砂叶、根系中硝态氮的影响

Fig. 4 Effect of exogenous NO on NO₃⁻ N concentrations in leaves and roots of *R. soongorica* seedlings under salt stress

表 1 不同处理下红砂 N 代谢指标的耐盐系数
Table 1 Salt tolerant coefficient of *R. soongorica* nitrogen metabolism indexes from different treatments

指标 Index		处理 Treatment						
		CK	T ₀	T ₁	T ₂	T ₃	T ₄	T ₅
叶片 Leaf	可溶性蛋白 Soluble protein	1.145	1.000	0.836	0.727	0.698	0.721	0.795
	游离氨基酸 Free amino acid	1.027	1.000	0.928	0.837	0.767	0.879	0.911
	谷氨酸合酶 GOGAT	1.087	1.000	1.267	1.594	1.875	1.540	1.311
	谷氨酰胺合成酶 GS	1.291	1.000	1.030	1.170	1.186	1.173	1.119
	硝酸还原酶 NR	1.337	1.000	1.107	1.264	1.261	1.115	1.025
	硝态氮 NO ₃ ⁻ N	4.649	1.000	4.216	4.919	2.892	2.541	1.081
根系 Root	可溶性蛋白 Soluble protein	1.292	1.000	1.122	1.549	1.937	1.484	1.549
	游离氨基酸 Free amino acid	1.290	1.000	1.458	1.170	0.956	0.994	0.918
	谷氨酸合酶 GOGAT	2.808	1.000	1.572	2.141	2.889	1.632	0.952
	谷氨酰胺合成酶 GS	1.863	1.000	1.247	1.438	1.769	1.152	1.133
	硝酸还原酶 NR	1.258	1.000	1.132	1.305	1.194	0.987	0.868
	硝态氮 NO ₃ ⁻ N	3.349	1.000	1.264	1.519	1.791	1.969	1.349

表 2 红砂幼苗主成分特征值

Table 2 Component eigenvalues of *R. soongorica* seedlings

主成分 Principal component	特征值 Characteristic value(λ)	解释方差 Variance explained/%	累积解释方差 Cumulative variance explained/%
1	8.262	68.846	68.846
2	2.549	21.242	90.088

表 3 红砂幼苗综合指标的系数[Z(x)]

Table 3 Coefficients [Z(x)] of comprehensive indexes of *R. soongorica* seedlings

主成分 Principal component	可溶性蛋白 Soluble protein	游离氨基酸 Free amino acid	谷氨酸合酶 GOGAT	谷氨酰胺合成酶 GS	硝酸还原酶 NR	硝态氮 NO ₃ ⁻ N
Z ₁	−0.185	−0.006	0.333	0.310	0.277	0.238
Z ₂	0.318	−0.079	0.014	−0.080	0.309	0.125

表 4 不同处理下红砂氮代谢指标平均隶属函数值及排序

Table 4 Average subordinate function values and rankings of *R. soongorica* nitrogen metabolism indexes from different treatments

指标 Index		处理 Treatment						
		CK	T ₀	T ₁	T ₂	T ₃	T ₄	T ₅
叶片 Leaf	可溶性蛋白 Soluble protein	0.834	0.888	0.108	0.441	0.823	0.922	0.424
	游离氨基酸 Free amino acid	0.670	0.222	0.928	0.953	0.518	0.712	0.492
	谷氨酰胺合成酶 GS	0.334	0.063	0.035	0.243	0.880	0.301	0.435
	谷氨酸合酶 GOGAT	0.931	0.880	0.231	0.517	0.663	0.611	0.450
	硝酸还原酶 NR	0.128	0.042	0.052	0.494	0.874	0.840	0.658
	硝态氮 NO ₃ ⁻ N	0.844	0.070	0.316	0.560	0.881	0.924	0.501
根系 Root	可溶性蛋白 Soluble protein	0.670	0.222	0.928	0.953	0.518	0.712	0.492
	游离氨基酸 Free amino acid	0.931	0.880	0.231	0.517	0.663	0.611	0.450
	谷氨酰胺合成酶 GS	0.128	0.042	0.052	0.494	0.874	0.840	0.658
	谷氨酸合酶 GOGAT	0.334	0.063	0.035	0.243	0.880	0.301	0.435
	硝酸还原酶 NR	0.844	0.070	0.316	0.560	0.881	0.924	0.501
	硝态氮 NO ₃ ⁻ N	0.955	0.073	0.119	0.283	0.575	0.767	0.500
平均隶属函数值 Mean subordinate function value		0.742	0.256	0.322	0.589	0.777	0.721	0.481
排序 Order		2	7	6	4	1	3	5

90.088%的信息,可用这 2 个主成分评价 NO 对 NaCl 胁迫下红砂幼苗的缓解作用。

由表 3 可知,在 Z₁ 中系数较大的指标主要是谷氨酸合酶(0.333)、谷氨酰胺合成酶(0.310)和硝酸还原酶(0.277)的活性,Z₂ 中系数较大的指标主要是可溶性蛋白含量(0.318)和硝酸还原酶活性(0.309),并且与缓解性呈正相关。因此,进一步对 2 个主成分综合指标的相关系数分析可知谷氨酸合酶和硝酸还原酶活性可作为 NO 对 NaCl 胁迫下红砂幼苗缓解效应的评价指标。

其次,以红砂叶片和根系中 6 项氮代谢指标为依据,计算各个指标的平均隶属函数值,并进行外源

NO 对红砂氮代谢关键指标在 NaCl 胁迫下的缓解综合评价(表 4)。结果显示,外源 NO 对红砂在 NaCl 胁迫下的缓解效果强弱顺序依次为 T₃(0.25 mmol·L⁻¹ SNP)> T₄(0.50 mmol·L⁻¹ SNP)> T₂(0.10 mmol·L⁻¹ SNP)> T₅(1.00 mmol·L⁻¹ SNP)> T₁(0.01 mmol·L⁻¹ SNP)。

3 讨 论

盐胁迫下植物的一些关键生理过程会受到渗透胁迫的影响,植物体内一些小分子有机溶质的积累在一定程度上有利于缓解植物的盐害^[14-15]。可溶性蛋白是植物氮代谢的中间产物,植物氮代谢的活

跃程度在一定程度上与可溶性蛋白相关。氨基酸是植物氮化物的主要存在和运输形式,与器官中蛋白质的合成和降解紧密联系在一起^[30]。张燕等^[31]研究发现盐胁迫下野生草地早熟禾游离氨基酸含量升高,可溶性蛋白含量下降,而谢楠等^[32]和刘建新等^[33]对黑麦草和燕麦等研究发现盐胁迫下植株游离脯氨酸和可溶性蛋白含量均下降。本研究中,盐胁迫下红砂叶片和根系中可溶性蛋白和游离氨基酸含量均不同程度降低,这与谢楠等^[32]的研究结果相一致,这主要是因为植物间的耐盐性不同所致,低耐盐性植物在一定盐胁迫下可溶性蛋白会降解生成游离氨基酸,在高盐胁迫下植物会遭受氮素物质来源的限制而面临氮素营养匮乏。同时,本研究中外源 NO 施用后红砂叶片中可溶性蛋白和游离氨基酸含量均低于 NaCl 胁迫处理,根系中可溶性蛋白含量在 $0.10 \sim 1.00 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 处理下显著提高,游离氨基酸含量仅在 $0.01 \sim 0.10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 处理下显著提高,并且随 NO 浓度升高逐渐下降。说明外源 NO 施用降低了红砂叶片中氮代谢的活跃程度,而提高了根系中氮代谢的活跃程度,适量的外源 NO 施用有利于红砂根系对小分子渗透调节物质的调控来改变细胞渗透压,减缓盐胁迫对红砂造成的伤害^[7]。

植物自身氮素获取的主要途径通常来自于对土壤氮素的吸收,土壤中的氮素主要分为有机态氮和无机态氮,无机态氮中的硝态氮(NO_3^- -N)和铵态氮(NH_4^+ -N)是植物从中吸收的 2 种主要氮素形态。有研究表明,盐胁迫会降低植物的 NO_3^- -N 含量^[11],但魏翠果等^[1]发现马铃薯中 NO_3^- -N 含量会随着盐浓度增加先升后降。本研究发现, $300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫下红砂叶片和根系中 NO_3^- -N 含量均显著降低,叶面施用外源 NO 能够提高红砂叶片和根系中 NO_3^- -N 含量,这与代欢欢等对颠茄(*Atropa belladonna*)的相关研究结果相一致^[12],说明盐胁迫抑制了红砂对 NO_3^- -N 的吸收。由于 NO_3^- -N 是氧化态,植物所利用的氮素为还原态, NO_3^- -N 被植物吸收后只有转化为还原态的 NH_4^+ -N 才能被植物体进一步以有机态氮的形式利用。硝酸还原酶(NR)是植物氮代谢的起始酶,其活性常用来评价植物氮代谢水平的高低^[14]。有研究表明,植物内 NO_3^- -N 含量与 NR 活性呈正比,在外源 NO_3^- -N 肥添加下植物体内 NO_3^- -N 含量升高,促使硝酸还原酶活性增强,进而缓解盐胁迫对植物的伤害^[30]。本研究

中,红砂叶片和根系中 NR 活性在 $300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫下显著降低,外源 NO 可显著提高 NR 活性,这说明施用外源 NO 能够促进红砂对 NO_3^- -N 的初步同化作用,增加氮代谢活跃程度。

盐胁迫下植物体内 NH_4^+ -N 累积,这在一定程度上降低了植物氮素磷酸化形成谷氨酸,使植物氮素利用效率降低^[3]。 NH_4^+ -N 大量积累会对植物产生毒害作用,植物必须迅速同化 NH_4^+ -N 才能避免这种不利状况。盐胁迫下植物体碳供应往往会出现枯竭,植物叶片中叶绿体超微结构受损、矿质营养元素缺乏等都会导致 NH_4^+ -N 累积^[34]。这也说明了植物具有在盐胁迫下加强对 NO_3^- -N 产物 NH_4^+ 的进一步转化所造成的伤害的调节机制。谷氨酰胺合成酶(GS)和谷氨酸合成酶(GOGAT)常共同作用,GS/GOGAT 循环途径是植物同化铵态氮的主要途径, NH_4^+ -N 经 GS 催化形成谷氨酰胺,再经 GOGAT 作用产生谷氨酸,一分子谷氨酸会作为 GS 的催化底物,另一分子谷氨酸作为合成蛋白质、核酸等含氮化合物的底物^[3]。本研究中,盐胁迫限制了红砂叶片和根系中 GS/GOGAT 循环,降低了 2 种酶活性,外源 NO 施用可以显著提高红砂叶片和根系中 2 种酶活性,说明外源 NO 能够解除盐胁迫对红砂 GS/GOGAT 循环的限制作用,可能减轻了 NH_4^+ -N 积累,增强了 NH_4^+ -N 的同化过程^[12],这在一定程度上有助于提高红砂在盐胁迫下的氮素营养积累来增加植物的耐盐性。可能原因是 NO 作为一种重要的信号物质,参与了盐胁迫下荒漠植物红砂对逆境的信号传导,提高了 NR 活性和 GS/GOGAT 循环,增加了 NO_3^- -N 的吸收与同化环节,最终有助于氮素的营养积累,降低盐胁迫对植物造成的氮素营养匮乏。

植物耐盐性的评定是一个综合性过程,用单一氮代谢指标难以全面准确地反映氮代谢过程中植物耐盐性的强弱。利用主成分分析将多个指标精简为少数几个指标来解释原始指标里所包含的信息进行综合评价会更客观、结果更可靠。在植物氮代谢中, NR 常作为重点研究指标^[14],本研究通过主成分分析得出 NR 和 GOGAT 是 NO 对 NaCl 胁迫下红砂氮代谢缓解效应的适宜评价指标,说明 NO 对盐胁迫下红砂硝态氮的转化和对转化产物的同化是其调节红砂氮代谢的主要过程。同时,本研究进一步通过隶属函数分析发现,NO 在 NaCl 胁迫下调控红砂氮代谢对植物的缓解效应强弱的浓度梯度,其中以叶片喷施 $0.25 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 调控作用最佳。

综上所述,盐胁迫使红砂氮代谢紊乱,适量施用外源 NO 可以缓解盐胁迫对红砂氮代谢的抑制作用,提高氮代谢相关酶活性,促进无机氮的同化过程。通过综合评价分析发现,NR 和 GOGAT 活性

可作为 NO 对 NaCl 胁迫缓解效应的评价指标,其中以叶面喷施 0.25 mmol · L⁻¹ SNP 对氮代谢的调控作用最佳。

参考文献:

[1] 魏翠果,张婷婷,蒙美莲,等. 钙对 NaCl 胁迫下马铃薯脱毒苗氮代谢的影响[J]. 植物生理学报,2013,**49**(10): 1 041-1 046.
WEI C G, ZHANG T T, MENG M L, *et al.* Effects of calcium on nitrogen metabolism of potato virus-free seedlings under NaCl stress[J]. *Plant Physiology Journal*, 2013, **49**(10): 1 041-1 046.

[2] 王丽萍,孙 锦,郭世荣,等. 白籽南瓜嫁接对不同盐胁迫下黄瓜幼苗氮代谢和蛋白表达的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2012,**18**(3): 689-698.
WANG L P, SUN J, GUO S R, *et al.* Effects of graft with pumpkin rootstock on nitrogen metabolism and protein expression in the cucumber seedlings under iso-osmotic Ca(NO₃)₂ or NaCl stress [J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2012,**18**(3): 689-698.

[3] 莫良玉,吴良欢,陶勤南. 高等植物 GS/GOGAT 循环研究进展[J]. 植物营养与肥料学报,2001,**7**(2): 223-231.
MO L Y, WU L H, TAO Q N. Research advances on GS/GOGAT cycle in higher plants[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2001,**7**(2): 223-231.

[4] 周万海,师尚礼,寇江涛. 盐胁迫下外源 NO 对苜蓿幼苗生长及氮代谢的影响[J]. 应用生态学报,2012,**23**(11): 3 003-3 008.
ZHOU W H, SHI S L, KOU J T, *et al.* Effects of exogenous nitric oxide on the growth and nitrogen metabolism of alfalfa seedlings under salt stress[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012,**23**(11): 3 003-3 008.

[5] 王志强,王春丽,王同朝,等. 钙离子对盐胁迫小麦幼苗氮代谢的影响[J]. 生态学报,2009,**29**(8): 4 339-4 345.
WANG Z Q, WANG C L, WANG T C, *et al.* Effects of Ca²⁺ on nitrogen metabolism in wheat seedlings exposed to salt stress[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, **29**(8): 4 339-4 345.

[6] SIDDIQUI M H, ALAMRI S A, AL-KHAISHANY M Y, *et al.* Exogenous application of nitric oxide and spermidine reduces the negative effects of salt stress on tomato[J]. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 2017, **58**(6): 537-547.

[7] 刘文瑜,杨宏伟,魏小红,等. 外源 NO 调控盐胁迫下藜苜蓿种子萌发生理特性及抗氧化酶的研究[J]. 草业学报,2015,**24**(2): 85-95.
LIU W Y, YANG H W, WEI X H, *et al.* Effects of exogenous nitric oxide on seed germination, physiological characteristics and active oxygen metabolism of *Medicago truncatula* under NaCl stress[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2015, **24**(2): 85-95.

[8] 汤红玲,李 江,陈惠萍. 外源一氧化氮对香蕉幼苗抗冷性的影响[J]. 西北植物学报,2010,**30**(10): 2 028-2 033.
TANG H L, LI J, CHEN H P. Effects of exogenous nitric oxide on chilling-resistance of banana seedlings[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*, 2010, **30**(10): 2 028-2 033.

[9] 邵瑞鑫,李蕾蕾,郑会芳,等. 外源一氧化氮对干旱胁迫下玉米幼苗光合作用的影响[J]. 中国农业科学,2016,**49**(2): 251-259.
SHAO R X, LI L L, ZHENG H F, *et al.* Effects of exogenous nitric oxide on photosynthesis of maize seedlings under drought stress[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2016, **49**(2): 251-259.

[10] 张艳艳,刘 俊,刘友良. 一氧化氮缓解盐胁迫对玉米生长的抑制作用[J]. 植物生理与分子生物学报,2004,(4): 455-459.
ZHANG Y Y, LIU J, LIU Y L. Nitric oxide alleviates growth inhibition of maize seedlings under NaCl stress[J]. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*. 2004, (4): 455-459.

[11] MASSIMO D, YI J X, RICHARD A D, *et al.* Nitric oxide functions as a signal in plant disease resistance[J]. *Nature*. 1998,**394**(6 693): 585-588.

[12] 代欢欢,杨 怡,山雨思,等. 盐胁迫下外源 NO 对颠茄氮代谢及次生代谢调控的研究[J]. 中国中药杂志,2020,**45**(2): 321-330.
DAI H H, YANG Y, SHAN Y S, *et al.* Nitrogen metabolism and secondary metabolism regulation of *Atropa belladonna* by exogenous NO under NaCl stress[J]. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 2020, **45**(2): 321-330.

[13] 刘建新,王金成,刘秀丽. 钼胁迫下燕麦幼苗精氨酸代谢对外源 NO 的响应[J]. 中国稀土学报,2018,**36**(2): 236-246.
LIU J X, WANG J C, LIU X L. Effect of exogenous nitric oxide on arginine metabolism in oat seedlings under lanthanum stress[J]. *Journal of the Chinese Society of Rare Earths*, 2018, **36**(2): 236-246.

[14] 樊怀福,郭世荣,杜长霞,等. 外源 NO 对 NaCl 胁迫下黄瓜幼苗氮化合物和硝酸还原酶活性的影响[J]. 西北植物学报,2006,**26**(10): 2 063-2 068.
FAN H F, GUO S R, DU C X, *et al.* Effects of exogenous NO on NO₃⁻-N, NH₄⁺-N and soluble protein contents and NR activities in cucumber seedlings under NaCl stress[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*, 2006, **26**(10): 2 063-2 068.

[15] 吴旭红,罗贵强,冯晶旻. 外源一氧化氮对 Na₂CO₃ 胁迫下南瓜幼苗碳氮代谢的影响[J]. 干旱地区农业研究,2017,**35**(3): 151-158.
WU X H, LUO G Q, FENG J M. Effects of exogenous nitric oxide on the growth and carbon and nitrogen metabolism of pumpkin seedlings under Na₂CO₃ stress [J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2017, **35**(3): 151-158.

- [16] 张林静,岳明,张远东,等. 新疆阜康绿洲荒漠过渡带植物群落物种多样性特征[J]. 地理科学,2003,**23**(3): 329-333.
ZHANG L J, YUE M, ZHANG Y D, *et al.* Characteristics of plant community species diversity of oasis desert ecotone in Fukang, Xinjiang[J]. *Scientia Geographica Sinica*, 2003,**23**(3): 329-333.
- [17] 陈默君,贾慎修. 中国饲用植物[M]. 北京:中国农业出版社,2002: 510-513.
- [18] 刘桂香,任志弼. 阿拉善荒漠区几种主要植物饲用价值的探讨[J]. 中国草地,1990,5: 31-34.
LIU G X, REN Z B. Discussion on feeding value of several main plants of Alashan desert region[J]. *Grassland of China*, 1990,5: 31-34.
- [19] 赵昕,杨小菊,石勇,等. 盐胁迫下荒漠共生植物红砂与珍珠的根茎叶中离子吸收与分配特征[J]. 生态学报,2014,**34**(4): 963-972.
ZHAO X, YANG X J, SHI Y, *et al.* Ion absorption and distribution of symbiotic *Reaumuria soongorica* and *Salsola passerina* seedlings under NaCl stress[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014,**34**(4): 963-972.
- [20] 鄧亚栋,滕德雄,吕光辉. 干旱荒漠区植物生态位对水盐的响应[J]. 生态学报,2019,**39**(8): 2 899-2 910.
QIE Y D, TENG D D, LU G H. Response of plant niche to soil moisture and salinity in an arid desert area of Xinjiang, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019,**39**(8): 2 899-2 910.
- [21] 周航宇,包爱科,杜宝强,等. 荒漠植物红砂响应高浓度 NaCl 的生理机制[J]. 草业科学,2012,**29**(1): 71-75.
ZHOU H Y, BAO A K, DU B Q, *et al.* The physiological mechanisms underlying how eremophyte *Reaumuria soongorica* responses to severe NaCl stress[J]. *Pratacultural Science*, 2012,**29**(1): 71-75.
- [22] 谭会娟,李新荣,刘玉冰,等. 盐胁迫下红砂愈伤组织的抗氧化能力与耐盐性研究[J]. 中国沙漠,2013,**33**(2): 549-553.
TAN H J, LI X R, LIU Y B, *et al.* Study on the antioxidative ability and salt tolerance of *Reaumuria soongorica* callus under salt stress[J]. *Journal of Desert Research*, 2013,**33**(2): 549-553.
- [23] SAKR M T, EL-SARKASSY N M, FULLER M P. Osmoregulators proline and glycine betaine counteract salinity stress in canola[J]. *Agronomy for Sustainable Development*, 2012,**32**(3): 747-754.
- [24] NAZAR R, IQBAL N, SYEED S, *et al.* Salicylic acid alleviates decreases in photosynthesis under salt stress by enhancing nitrogen and sulfur assimilation and antioxidant metabolism differentially in two mungbean cultivars[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2011,**168**(8): 807-815.
- [25] 刘拴成,曹兴明,穆俊祥,等. 外源激素对盐胁迫下番茄种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 种子,2016,**35**(12): 94-98.
LIU S C, CAO X M, MU J X, *et al.* Effects of exogenous hormones on seed germination and seedling growth of tomato under salt stress[J]. *Seed*, 2016,**35**(12): 94-98.
- [26] 李妍. 盐胁迫对中华补血草生长和保护酶活性的影响[J]. 种子,2007,**26**(12): 76-79.
LI Y. Effects of salt stress on the growth and the protective enzyme activities of *Limonium sinense* Kuntze[J]. *Seed*, 2007,**26**(12): 76-79.
- [27] 李合生. 植物生理生化实验原理与技术[M]. 北京:高等教育出版社,2000: 123-127,182-185,192-194.
- [28] 王小纯,熊淑萍,马新明,等. 不同形态氮素对专用性小麦花后氮代谢关键酶活性及籽粒蛋白质含量的影响[J]. 生态学报,2005,**25**(4): 802-807.
WANG X C, XIONG S P, MA X M, *et al.* Effects of different nitrogen forms on key enzyme activity involved in nitrogen metabolism and grain protein content in speciality wheat cultivars[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2005,**25**(4): 802-807.
- [29] 张则宇,李雪,王焱,等. 59 份苜蓿种质材料苗期耐盐性评价及耐盐指标筛选[J]. 草地学报,2020,**28**(1): 112-121.
ZHANG Z Y, LI X, WANG Y, *et al.* Salt tolerance evaluation and salt tolerance index screening of 59 alfalfa germplasm materials at seedling stage[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2020,**28**(1): 112-121.
- [30] 宋建民,田纪春,赵世杰. 植物光合碳和氮代谢之间的关系及其调节[J]. 植物生理学报,1998,**34**(3): 230-238.
SONG J M, TIAN J C, ZHAO S J. Relationship between photosynthetic carbon and nitrogen metabolism in plants and its regulation[J]. *Plant Physiology Journal*, 1998,**34**(3): 230-238.
- [31] 张燕,朱慧森,白永超,等. 3 个居群野生草地早熟禾耐盐性比较研究[J]. 草地学报,2018,**26**(5): 1 215-1 222.
ZHANG Y, ZHU H S, BAI Y C, *et al.* Study on salt tolerance of three local kentucky bluegrass accessories[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2018,**26**(5): 1 215-1 222.
- [32] 谢楠,赵海明,李源,等. 饲用黑麦、小黑麦品种苗期耐盐性评价及盐胁迫下的生理响应[J]. 草地学报,2016,**24**(1): 84-92.
XIE N, ZHAO H M, LI Y, *et al.* Salt tolerance evaluation and physiological responses of forage rye and triticale at seedling growth stages. [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2016,**24**(1): 84-92.
- [33] 刘建新,王金成,王瑞娟,等. 外源过氧化氢提高燕麦耐盐性的生理机制[J]. 草业学报,2016,**25**(2): 216-222.
LIU J X, WANG J C, WANG R J, *et al.* The physiological mechanisms through which exogenous H₂O₂ increases the resistance of *Avena nuda* to salt stress[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2016,**25**(2): 216-222.
- [34] BITTSÁNSZKY A, PILINSZKY K, GYULAI G, *et al.* Overcoming ammonium toxicity[J]. *Plant Science*, 2015,**231**: 184-190.

(编辑:裴阿卫)