

引用格式: 王国帅, 赵嘉诺, 魏昊泰, 等. 硅对盐胁迫下西葫芦幼苗水分代谢及光合特性的影响[J]. 西北植物学报, 2024, 44(5): 0681-0690.
[WANG G S, ZHAO J N, WEI H T, et al. Effects of silicon on water metabolism and photosynthetic characteristics of *Cucurbita pepo* L. seedlings under salt stress[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2024, 44(5): 0681-0690.] DOI: 10.7606/j.issn.1000-4025.20230692

硅对盐胁迫下西葫芦幼苗水分代谢及光合特性的影响

王国帅¹, 赵嘉诺¹, 魏昊泰¹, 王 鹏¹, 罗石磊¹, 张国斌^{1,2*}

(1 甘肃农业大学 园艺学院, 兰州 730070; 2 省部共建干旱生境作物学国家重点实验室, 兰州 730070)

摘要 【目的】探究外源硅对盐胁迫下西葫芦幼苗水分代谢及光合作用的保护机制, 可为西葫芦抗盐栽培提供理论参考。【方法】以西葫芦品种‘寒绿 7042’为试材, 通过水培试验, 共设置对照、硅处理(0.3 mmol/L Na₂SiO₃·9H₂O)、盐胁迫(150 mmol/L NaCl)、盐胁迫+硅等 4 个处理, 处理 10 d 后测定幼苗的根系形态和活力, 叶片含水量、水势、光合气体交换参数、叶绿素含量、叶绿素荧光参数及根系质膜水通道蛋白基因的表达等指标。【结果】盐胁迫显著抑制了西葫芦幼苗根系的生长, 降低了根系活力、叶片含水量、叶片水势和蒸腾作用, 还破坏了植株的光合系统, 导致净光合速率、气孔导度、叶绿素含量和 PS II 光化学效率显著降低。外源硅显著改善了盐胁迫下西葫芦幼苗的根系形态, 提高了根系活力, 并通过促进根系质膜水通道蛋白基因 PIP1; 2、PIP1; 3、PIP1; 5、PIP1; 7、PIP2; 1、PIP2; 4、PIP2; 6、PIP2; 8、PIP2; 9 和 PIP2; 12 的表达改善植株体内的水分状况, 提高叶片含水量和水势, 增强蒸腾作用; 外源硅还通过提高叶片气孔导度、叶绿素含量、净光合速率、PS II 最大光化学效率、PS II 实际光化学效率、光化学淬灭系数, 降低胞间 CO₂ 浓度和非光化学淬灭系数来增强盐胁迫下幼苗的光合作用。【结论】盐胁迫下添加 0.3 mmol/L 的硅可以有效改善西葫芦幼苗的水分代谢和光合作用状况, 从而提高西葫芦幼苗抗盐胁迫能力。

关键词 西葫芦; 硅; 盐胁迫; 水分代谢; 光合特性

中图分类号 Q945; S642.6 文献标志码 A

Effects of silicon on water metabolism and photosynthetic characteristics of *Cucurbita pepo* L. seedlings under salt stress

WANG Guoshuai¹, ZHAO Jianuo¹, WEI Haotai¹,
WANG Peng¹, LUO Shilei¹, ZHANG Guobin^{1,2*}

(1 College of Horticulture, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China; 2 The State Key Laboratory of Crop Sciences for Arid Habitats Jointly Established by the Provincial Government and the Ministry of China, Lanzhou 730070, China)

Abstract [Objective] This study aims to explore the protective mechanism of exogenous silicon on water metabolism and photosynthesis of *Cucurbita pepo* L. seedlings under salt stress, and to provide theoretical reference for salt resistance of *C. pepo* L. [Methods] Using “Hanlu 7042” *C. pepo* L. variety as the test

收稿日期: 2023-10-31; 修改稿收到日期: 2024-02-06

基金项目: 甘肃省教育厅产业支撑引导项目(2021CYZC-45); 甘肃省科技厅技术创新引导计划项目(22CX8NA045); 干旱生境作物学国家重点实验室主任基金项目(GHSJ-2020-Z3)

作者简介: 王国帅(1999—), 男, 在读硕士研究生, 主要从事设施蔬菜栽培与品质调控研究。E-mail: 1456367673@qq.com

* 通信作者: 张国斌, 副教授, 主要从事设施蔬菜栽培与品质调控研究。E-mail: zhanggb@gsau.edu.cn

material and hydroponic experiment, four treatments were set: Control, silicon treatment (0.3 mmol/L $\text{Na}_2\text{SiO}_3 \cdot 9\text{H}_2\text{O}$), salt stress (150 mmol/L NaCl), salt stress+silicon treatment (0.3 mmol/L $\text{Na}_2\text{SiO}_3 \cdot 9\text{H}_2\text{O}$ +150 mmol/L NaCl). After 10 days of treatment, root morphology and activity, leaf water content and water potential, photosynthetic parameters, chlorophyll content, chlorophyll fluorescence parameters, and expression of aquaporin genes were determined. [Results] Salt stress inhibited the growth of *C. pepo* L. seedling roots, and decreased root activity, leaf water content, and leaf water potential and transpiration. Salt stress also affected the photosynthetic system, net photosynthetic rate, stomatal conductance, chlorophyll content, and PS II photochemical efficiency. Exogenous silicon improved the root morphology and activity of *C. pepo* L. seedlings under salt stress, also improved plant water status, and leaf water content, leaf water potential, and transpiration by promoting the expression of genes *PIP1;2*, *PIP1;3*, *PIP1;5*, *PIP1;7*, *PIP2;1*, *PIP2;4*, *PIP2;6*, and *PIP2;8*, *PIP2;9* and *PIP2;12*. The exogenous silicon also increased the stomatal conductance, chlorophyll content, net photosynthetic rate, PS II maximum photochemical efficiency, PS II actual photochemical efficiency, and photochemical quenching coefficient, decreased intercellular carbon dioxide concentration and non-photochemical quenching coefficient, enhanced the photosynthesis of seedlings under salt stress. [Conclusion] 0.3 mmol/L silicon could improve the water metabolism and photosynthesis of *C. pepo* L. seedlings under salt stress, and thus enhance the ability of *C. pepo* L. seedlings to resist salt stress.

Key words *Cucurbita pepo* L.; silicon; salt stress; water metabolism; photosynthetic characteristics

土壤盐渍化正成为全世界农业日益关注的问题,全球大约 $5.3 \times 10^8 \text{ hm}^2$ 的耕地受到盐胁迫的影响,严重制约着作物的产量和品质^[1]。研究表明盐胁迫降低了根系活力和和水通道相关基因的表达,造成水分代谢紊乱,破坏水分平衡,导致植株水分亏缺,同时,还破坏叶绿体结构,降低光合机构活性,致使光合作用效率下降^[2]。硅(Si)是仅次于氧的第二大元素,地球表面覆盖着 27.7% 的硅^[3]。在 pH 值低于 9 时,硅以不带电荷的单体硅酸的形式被植物吸收,是广泛认可的植物所需有益元素^[4-5]。研究发现,补充硅对植物有多种益处,如硅可以促进盐胁迫下大麦根和芽的生长^[6],提高盐胁迫下番茄、黄瓜、菠菜和大豆的根表面积和根体积,通过促进盐胁迫下根系质膜水通道蛋白相关基因的表达增强植物根系吸水能力,叶片含水量、水分利用率、叶绿素含量和光合速率也随施硅而增加^[5,7-10];同时,硅还可以增强西葫芦的耐盐性和对白粉病的抗性^[11]。

西葫芦(*Cucurbita pepo* L.)是全球范围内重要的经济作物,其含有生物碱类、黄酮类、棕榈酸、油酸和亚油酸等植物成分,具有保护肝脏、抑制良性前列腺增生、降糖、抗氧化、抗癌、抗菌、抗炎、抗糖尿病和抗溃疡等作用^[12]。西葫芦虽被列为中等耐盐作物,但土壤中高浓度的盐严重影响其产量和品质^[13]。盐胁迫下西葫芦的光合速率、气孔导度、蒸腾速率、叶绿素含量和水分利用率显著下降,光合作用和水分代谢受到抑制^[14]。另外,盐胁迫还会造成西葫芦叶绿体、过氧化物酶体和线粒体等细胞器中活性氧(ROS)

的增加,破坏植株的代谢过程,从而破坏植株的抗氧化防御能力,造成植株的氧化损伤^[15-16]。

添加外源硅已被证明是缓解植物盐胁迫伤害的有效方法^[17]。前人关于外源硅对西葫芦耐盐性影响的研究多集中在生长状况和氧化损伤方面^[11],而对西葫芦在盐胁迫下水分代谢和光合作用影响的研究鲜有报道。因此,研究以西葫芦品种‘寒绿 7042’为试验材料,分析 0.3 mmol/L 硅处理对盐胁迫下西葫芦幼苗的根系形态、水分状况、水通道蛋白相关基因表达及光合作用等指标的影响,初步探索外源硅对西葫芦幼苗盐胁迫的缓解能力,阐述其在盐胁迫下对西葫芦幼苗水分代谢和光合作用的保护机制,为西葫芦抗盐栽培提供理论参考。

1 材料和方法

1.1 材料培养和处理

供试材料为西葫芦品种‘寒绿 7042’,种子由山东省青州市华盛农业集团股份有限公司生产。试验在甘肃农业大学园艺学院育苗室中进行,种子露白后挑选一致的饱满种子播入穴盘中。待幼苗长至两叶一心时,移至容量为 1 L 的水培器皿中。采用山崎营养液进行培养,每隔 2 d 换 1 次营养液,昼温 25~30 °C,夜温 15~18 °C,光照 300 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,昼夜各 12 h。水培 10 d 后,在营养液中添加 150 mmol/L NaCl(西葫芦幼苗的半致死浓度),为避免盐冲击,每间隔 12 h 添加 50 mmol/L 的 NaCl 直至 150 mmol/L。待西葫芦幼苗出现胁迫症状后,添加

0.3 mmol/L 的 $\text{Si}(\text{Na}_2\text{SiO}_3 \cdot 9\text{H}_2\text{O})$ 进行缓解。试验共设置 CK、Si(0.3 mmol/L Si)、Na(150 mmol/L NaCl)、Na + Si(150 mmol/L NaCl + 0.3 mmol/L Si) 4 个处理,每个处理 20 株幼苗,重复 3 次,处理 10 d 后进行各指标的测定。

1.2 测定指标与方法

1.2.1 植株根系生长和形态指标

取处理 10 d 的西葫芦幼苗根系,将其与茎分离洗净,用蒸馏水浸没于透明根盘中,使用 Epson A3 Transparency Unit 根系扫描仪(EU-88, Japan)扫描根系图片,利用 WinRHIZO Pro LA2400(1500045s, Canada)测定分析根长、根表面、根体积、根尖数和分叉数。每处理 5 次重复。

1.2.2 根系活力

参考 Yamagami 等^[18]氯化三苯基四唑氮(TTC)法测定根系活力。吸取 0.4% TTC 溶液 0.25 mL,加入少许 $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_4$ 粉末,摇匀产生红色后用乙酸乙酯定容至 10 mL,分别取此液的 0.25, 0.50, 1.00, 1.50, 2.00 mL 置 10 mL 容量瓶中,以空白为参照,在 485 nm 波长下比色,绘制标准曲线。称取根样 0.5 g,放入培养皿中,加入 4 g/L TTC 溶液和酸缓冲液的等量混合液 10 mL。黑暗条件下 37 °C 振荡 1 h,加入 1 mol/L 硫酸 2 mL,终止反应。将根取出,加入 3 mL 乙酸乙酯磨碎,以提出三苯甲(TTF)。将提取液移入试管,用乙酸乙酯冲洗残渣 3 次,最后定容至 10 mL,在 485 nm 波长下比色,以空白为参照,记录吸光度值,查标准曲线,计算四唑氮还原强度。每处理 5 次重复。

1.2.3 叶片含水量及水势

根据秦曼丽等^[19]的方法略作调整。取处理 10 d 的西葫芦幼苗生长点下第 3 片完全展开的功能叶,迅速称取其鲜质量(W_1),然后将其浸泡在 4 °C 蒸馏水中 4~6 h,取出后吸干叶片表面水分后称其饱和叶片质量(W_2)。称取饱和叶片质量后再将此叶片浸没于黑暗条件下 65% 葡萄糖溶液中 4~6 h,并放入摇床,浸泡结束后用蒸馏水快速清洗叶片,吸干表面残留水分,称取叶片在葡萄糖溶液浸泡后的质量(W_3)。叶片称量后转入干燥铝盒放进烘箱中,80 °C 下烘干至恒重,称取叶片干质量(W_4)。最后依据公式(1)~(4)分别计算叶片自由水含量(C_{FW} , g/g)、总含水量(C_{TW} , g/g)、束缚水含量(C_{BW} , g/g)、相对含水量(C_{RW} , %)。每处理 5 次重复。

$$C_{\text{FW}} = (W_1 - W_3) / W_4 \quad (1)$$

$$C_{\text{TW}} = (W_1 - W_4) / W_4 \quad (2)$$

$$C_{\text{BW}} = C_{\text{TW}} - C_{\text{FW}} \quad (3)$$

$$C_{\text{RW}} = (W_1 - W_4) / (W_2 - W_4) \times 100\% \quad (4)$$

同时,用托普云农公司生产的 TP-PW-II 型号的自动植物水势仪器测定西葫芦幼苗生长点下第 3 片完全展开的真叶水势,用橡皮泥塞紧叶片边缘与水势仪空隙处,读取叶片水势值(MPa)并记录。每处理 5 次重复。

1.2.4 光合气体交换参数及叶绿素含量

用 Ciras-2 型便携式光合仪测定光合气体交换参数。测定前,植株在培养环境下进行光适应 30 min 后,选择植株生长点下第 3 片完全展开的真叶放入叶室进行测定。测定指标包括:叶片净光合速率(P_n)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、气孔导度(G_s)以及蒸腾速率(T_r)。测定时采用 LED 红蓝光源,光量子通量密度为 300 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,每处理 5 次重复。

参考邱念伟等^[20]的方法将西葫芦第 3 片真叶剪碎,取 0.1 g 样品放入 20 mL 有刻度的试管中。然后将 2 mL 二甲基亚砜(DMSO)添加到试管中,并将植物材料浸入 DMSO 中塞紧试管放入 65 °C 培养箱中避光,待所有叶片变成白色或透明,取出试管室温冷却,加入 8 mL 80% 丙酮稀释 DMSO,充分混合,然后通过分光光度法测定 663.6 nm 和 646.6 nm 处的吸光度并计算叶绿素含量。每处理 5 次重复。

1.2.5 叶绿素荧光参数

处理完成后取西葫芦幼苗顶端往下第 3 片功能叶,测定前将待检测叶片黑暗处理 30 min 后,剪切放入 FMS-2 便携调制式荧光仪(WALZ 公司, England)测定 PSII 最大光化学效率(F_v/F_m)、PSII 实际光化学效率(Φ_{PSII})、光化学淬灭系数(qP)、非光化学淬灭系数(NPQ)。每处理 5 次重复。

1.2.6 根系水通道蛋白(AQP)基因表达水平

使用 TIANGEN 离心柱型 RNA 提取试剂盒提取西葫芦幼苗根和叶片总 RNA,根据 FastKing RT Kit 第一链合成试剂盒的说明书进行反转录,定量 PCR 所用试剂均购自天根公司(TIANGEN, 北京)。基因表达量用实时荧光定量 PCR(QuantStudioTM5)系统测定。从 NCBI 中查找水通道蛋白相关基因序列,内参基因 *Efla* 引物序列参考文献[21];引物由生工(上海)生物工程有限公司进行合成,相关信息见表 1。基因的相对表达量以目的基因与内参基因 *Efla* 的比值表示,计算方法为 $2^{-\Delta\Delta C_T}$ 法。各处理 6 次重复。

表 1 试验所用引物信息
Table 1 Primer information in the test

基因 Gene	上游引物 Forward primer(5'→3')	下游引物 Reverse primer (5'→3')
<i>Efla</i>	GAGATGAACAAGAGGTCAATCAAGTATGC	GAAATACCAGCCTCAAAACCACCAGT
<i>PIP1;2</i>	AGCCGCCATCATCTACAACAAC	GGATCACAACCTTGGTGGTACAGAG
<i>PIP1;3</i>	CAAGACGACGGCAAGGACTATAAG	GCTCTGTAGAAGGACCATGAAGTG
<i>PIP1;5</i>	GCTGCCATCATCTACAACAACGAG	GCTGCCAATCCTGCTCCAATG
<i>PIP1;7</i>	AGAGGTGACAGAGGAGGGACAG	GAGGAAGAGGAGAGTGGCGATG
<i>PIP2;1</i>	ACGGCAAGGACTACCAAGACC	AGGAAGAGGAGAGTAGCGATGAAC
<i>PIP2;4</i>	CTGTGGGTTGGTTAAGGCTTTCC	GGCGGAGAAGACGGTGTAGAC
<i>PIP2;6</i>	TTCGTACCAAGGACTACCAAGAC	GCCAATGACAGTGAGAACAGTGAC
<i>PIP2;8</i>	AAGAGGTGATGGAAGAAGGACAATC	GAAGAGGAGAGTGGCGATGAAC
<i>PIP2;9</i>	TACGGTGGCGGTGCGAAC	GGCGGAGAAGACGGTGTAGAC
<i>PIP2;12</i>	TTGTGGGTGTGCGTTAGTGAAG	CCGTCAGCGAGCGAATTGG

1.3 数据处理

采用 Excel 2021 进行数据整理, IBM SPSS Statistics 25 对所有数据进行单因素方差分析(ANOVA), 显著性检验水平为 0.05, 用 Origin 2022 作图。

2 结果与分析

2.1 硅处理对盐胁迫下西葫芦幼苗根系形态的影响

如表 2 所示, 与 CK 相比, 西葫芦幼苗总根长、根表面积、根体积、根尖数和根分叉数在单独硅(Si)处理下均不同程度升高, 但均未达到显著水平, 在单独盐胁迫(Na 处理)下均显著降低, 降低幅度分别为 54.77%、41.98%、65.42%、65.80% 和 40.16% ($P < 0.05$)。在盐胁迫下添加外源 Si 处理(Na+Si)后, 幼苗总根长、根表面积、根体积、根尖数和根分叉

数均比 Na 处理显著升高, 升高幅度分别为 16.39%、32.01%、43.09%、34.66% 和 41.20%, 但仍均显著低于对照。可见, 外源硅有效减轻了盐胁迫对西葫芦幼苗根系生长的抑制。

2.2 硅处理对盐胁迫下西葫芦幼苗根系活力及叶片水势的影响

图 1 显示, 在 Si 处理后, 西葫芦幼苗根系活力比对照显著升高 27.82%, 其幼苗水势未受到显著影响; 在 Na 处理下, 西葫芦幼苗根系活力比对照显著下降 45.06%, 其幼苗水势比对照显著下降 48.05%; 与 Na 处理相比, Na+Si 处理西葫芦幼苗根系活力显著升高 32.17%, 叶片水势显著上升 21.36%, 但仍与对照存在显著差异 ($P < 0.05$)。以上结果说明盐胁迫下添加外源硅可以显著提高西葫芦幼苗根系活力和叶片水势, 缓解盐胁迫影响。

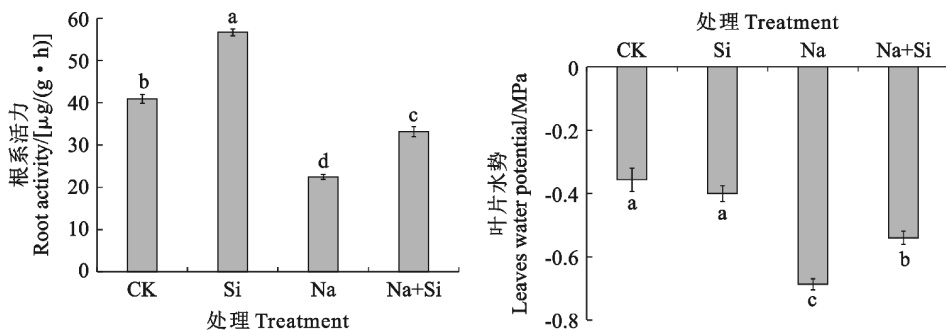
表 2 硅处理对盐胁迫下西葫芦幼苗根系形态的影响

Table 2 Effects of silicon treatment on root configuration of *C. pepo* L. seedlings under salt stress

处理 Treatment	总根长 Total root length /cm	根表面积 Root surface area /cm ²	根总体积 Root volume /cm ³	根尖数 Number of root tips	根分叉数 Number of root forks
CK	567.32±12.65a	107.13±4.05a	2.69±0.34a	2188.33±253.93a	6262.25±232.09a
Si	575.57±22.44a	111.28±7.44a	2.76±0.24a	2336.00±196.02a	6804.33±373.84a
Na	425.75±16.60c	62.15±3.32c	1.03±0.08c	1169.33±54.14c	3076.67±282.67c
Na+Si	509.17±17.45b	91.41±3.48b	1.81±0.24b	1789.66±51.06b	5247.33±101.67b

注: CK, 对照; Si, 0.3 mmol/L Si; Na, 150 mmol/L NaCl; Na+Si, 150 mmol/L NaCl+0.3 mmol/L Si。同列不同小写字母表示不同处理间在 0.05 水平存在显著差异。下同。

Note: CK, control. Si, 0.3 mmol/L Si. Na, 150 mmol/L NaCl. Na+Si, 150 mmol/L NaCl+0.3 mmol/L Si. Different lowercase letters in the same column indicate significant differences at the level of 0.05 among different treatments. The same as below.



不同小写字母表示处理间在 0.05 水平存在显著性差异。下同。

图 1 硅处理对盐胁迫下西葫芦幼苗根系活力及叶片水势的影响

Different lowercase letters indicate significant differences among treatments at 0.05 level. The same as below.

Fig. 1 Effects of silicon treatment on root activity and leaf water potential of *C. pepo* L. seedlings under salt stress

2.3 硅处理对盐胁迫下西葫芦幼苗叶片含水量的影响

如表 3 所示,与 CK 相比,西葫芦幼苗叶片自由水含量、束缚水、总含水量和相对含水量在 Si 处理下均无显著变化,在 Na 处理下均显著降低,降幅分别为 41.77%、14.71%、20.76% 和 9.59%。与 Na 处理相比,Na+Si 处理西葫芦幼苗叶片自由水、总含水量和相对含水量分别显著上升 18.55%、13.31% 和 8.41%,而束缚水含量升高幅度不显著,且束缚水含量和相对含水量已与对照无显著差异。以上结果说明添加 Si 可以明显缓解盐胁迫导致的西葫芦幼苗失水。

2.4 硅处理对盐胁迫下西葫芦幼苗叶绿素及光合参数的影响

由图 2 可知,同 CK 相比,西葫芦幼苗叶片中叶绿素 a、b 和总叶绿素含量及叶绿素 a/b 在 Si 处理下均无显著变化,在 Na 处理下均显著降低,降幅分别为 52.80%、36.32%、46.74%、25.54%。与 Na 处理相比,Na+Si 处理西葫芦幼苗叶片中叶绿素 a、b 和总叶绿素含量以及叶绿素 a/b 均显著升高,增幅分别为 40.93%、14.94%、31.77%、30.14%,但叶绿素含量仍显著低于对照。说明盐胁迫下添加外源硅显著提高了西葫芦幼苗叶片的叶绿素含量及叶绿素 a/b。

表 3 硅处理对盐胁迫下西葫芦幼苗叶片含水量的影响

Table 3 Effects of silicon treatment on leaf water content of *C. pepo* L. seedlings under salt stress

处理 Treatment	自由水含量 $C_{FW}/(\text{g}/\text{g})$	束缚水含量 $C_{BW}/(\text{g}/\text{g})$	总含水量 $C_{TW}/(\text{g}/\text{g})$	相对含水量 $C_{RW}/\%$
CK	2.25±0.04a	2.04±0.05ab	4.19±0.07a	87.14±3.04a
Si	2.28±0.12a	2.17±0.06a	4.46±0.12a	89.02±0.90a
Na	1.58±0.06c	1.74±0.03c	3.32±0.03c	78.78±0.88b
Na+Si	1.94±0.05b	1.89±0.05bc	3.83±0.10b	86.01±1.04a

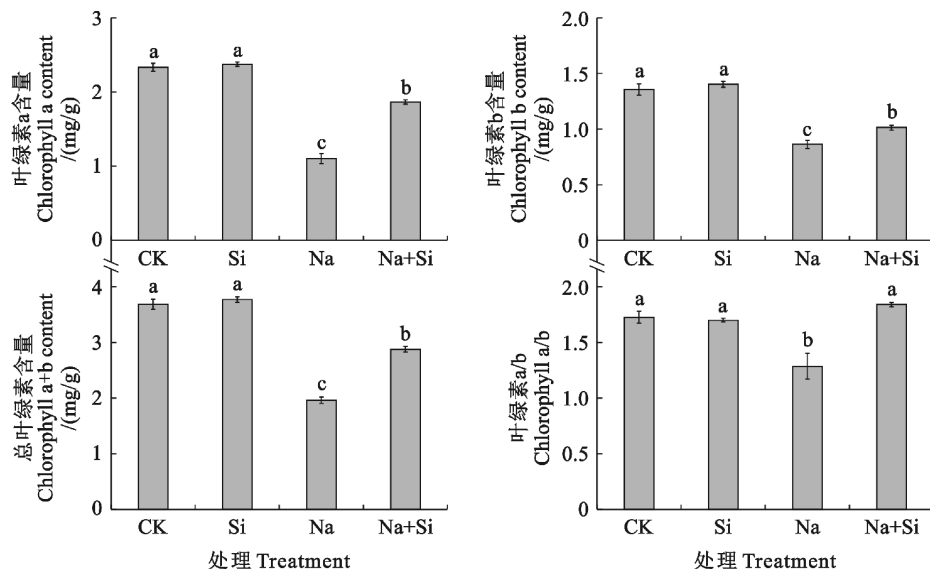


图 2 硅处理对盐胁迫下西葫芦幼苗叶绿素的影响

Fig. 2 Effects of silicon treatment on chlorophyll of *C. pepo* L. seedlings under salt stress

同时,与 CK 相比,西葫芦幼苗叶片的光合气体交换参数在 Si 处理下均无显著变化,而在 Na 处理下叶片 P_n 、 T_r 和 G_s 分别显著下降 42.65%、54.19%、33.03%, C_i 则显著增加 57.55%;与 Na 处理相比,Na+Si 处理西葫芦幼苗叶片的 P_n 、 T_r 和 G_s 分别显著升高 34.08%、37.06%和 25.34%,而 C_i 显著降低 40.91%,但它们与对照仍差异显著(表 4)。可见,添加外源 Si 可以显著缓解盐胁迫对西葫芦幼苗光合作用的抑制。

另外,与 CK 相比,西葫芦幼苗叶片 PS II 最大光

化学效率(F_v/F_m)、PSII 实际光化学效率(Φ_{PSII})、光化学淬灭系数(q_P)和非光化学淬灭系数(NPQ)在 Si 处理后无显著变化,而在 Na 处理后 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、 q_P 分别显著降低 11.39%、31.81%和 25.84%,NPQ 则显著升高 47.16%;与 Na 处理相比,Na+Si 处理西葫芦幼苗叶片 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、 q_P 分别显著上升了 10.25%、11.76%和 16.45%,NPQ 显著降低 18.86%,但仍与对照差异显著(表 5)。可见,外源添加 Si 可以有效改善盐胁迫下西葫芦幼苗的叶绿素荧光参数。

表 4 硅处理对盐胁迫下西葫芦幼苗光合气体交换参数的影响

Table 4 Effects of silicon treatment on photosynthetic gas exchange parameters of *C. pepo* L. seedlings under salt stress

处理 Treatment	净光合速率 $P_n/[\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$	蒸腾速率 $T_r/[\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$	气孔导度 $G_s/[\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$	胞间 CO_2 浓度 $C_i/(\mu\text{mol}/\text{mol})$
CK	10.76±0.12a	3.93±0.03a	409.66±2.40a	248.33±9.40c
Si	10.50±0.11a	4.06±0.13a	418.73±1.73a	234.00±2.08c
Na	6.17±0.18c	1.80±0.10c	274.33±1.15c	585.00±6.11a
Na+Si	9.36±0.12b	2.86±0.18b	367.45±1.20b	345.66±22.45b

表 5 硅处理对盐胁迫下西葫芦幼苗叶绿素荧光参数的影响

Table 5 Effects of silicon treatment on chlorophyll fluorescence parameters of *C. pepo* L. seedlings under salt stress

处理 Treatment	PSII 最大光化学效率 F_v/F_m	PSII 实际光化学效率 Φ_{PSII}	光化学淬灭系数 q_P	非光化学淬灭系数 NPQ
CK	0.80±0.01a	0.66±0.01a	0.89±0.01a	0.28±0.01c
Si	0.84±0.02a	0.68±0.02a	0.92±0.02a	0.26±0.02c
Na	0.70±0.02c	0.45±0.05c	0.66±0.01c	0.53±0.02a
Na+Si	0.78±0.03b	0.51±0.04b	0.79±0.01b	0.43±0.01b

2.5 硅处理对盐胁迫下西葫芦幼苗根系 AQP 基因表达的影响

在处理 1 d 时(图 3, A, B),与 CK 相比, Si 处理西葫芦幼苗根系 10 个 AQP 基因中 $PIP1;2$ 、 $PIP1;3$ 和 $PIP2;12$ 的相对表达量无显著变化,其余基因相对表达量均显著下调,下调幅度处于 26.38%($PIP2;4$)~81.94%($PIP2;8$)之间,而 Na 处理幼苗中 $PIP1;3$ 和 $PIP1;7$ 基因相对表达量略有上升,其余基因的表达量均显著上调,上调幅度在 15.33%($PIP2;9$)~80.80%($PIP2;12$)之间;与 Na 处理相比,Na+Si 处理西葫芦幼苗中 $PIP1;5$ 、 $PIP1;7$ 和 $PIP2;9$ 基因表达量无明显变化,其余基因表达量均显著上调,上调幅度在 23.11%($PIP2;4$)~53.45%($PIP2;8$)之间。

在处理 10 d 时(图 3, C, D),与 CK 相比, Si 处理西葫芦幼苗中 $PIP2;1$ 、 $PIP2;6$ 和 $PIP2;12$ 基

因相对表达量虽有上调但不显著,其余表达量均显著上调,上调幅度在 35.10%($PIP1;3$)~84.17%($PIP2;9$)之间,而 Na 处理幼苗中 $PIP2;1$ 基因表达量虽上调但不显著, $PIP1;3$ 基因表达量显著下调了 53.10%,其余基因表达量均显著上调,上调幅度以 $PIP1;2$ 较低(35.75%),其余均在 53.97%($PIP1;7$)~88.24%($PIP2;12$)之间;与 Na 处理相比,Na+Si 处理西葫芦幼苗中 $PIP1;3$ 基因表达量显著上调 51.44%,其余基因表达量均显著下调,下调幅度以 $PIP2;1$ 、 $PIP2;4$ 较小(45.15%、50.18%), $PIP2;6$ 、 $PIP2;12$ 较大(89.33%、87.19%)。以上结果说明硅促进了盐胁迫下根系质膜水通道蛋白基因 $PIP1;3$ 的表达,而对 $PIP1;2$ 、 $PIP2;1$ 、 $PIP2;4$ 、 $PIP2;6$ 、 $PIP2;8$ 和 $PIP2;12$ 表达的促进作用仅表现在胁迫早期。

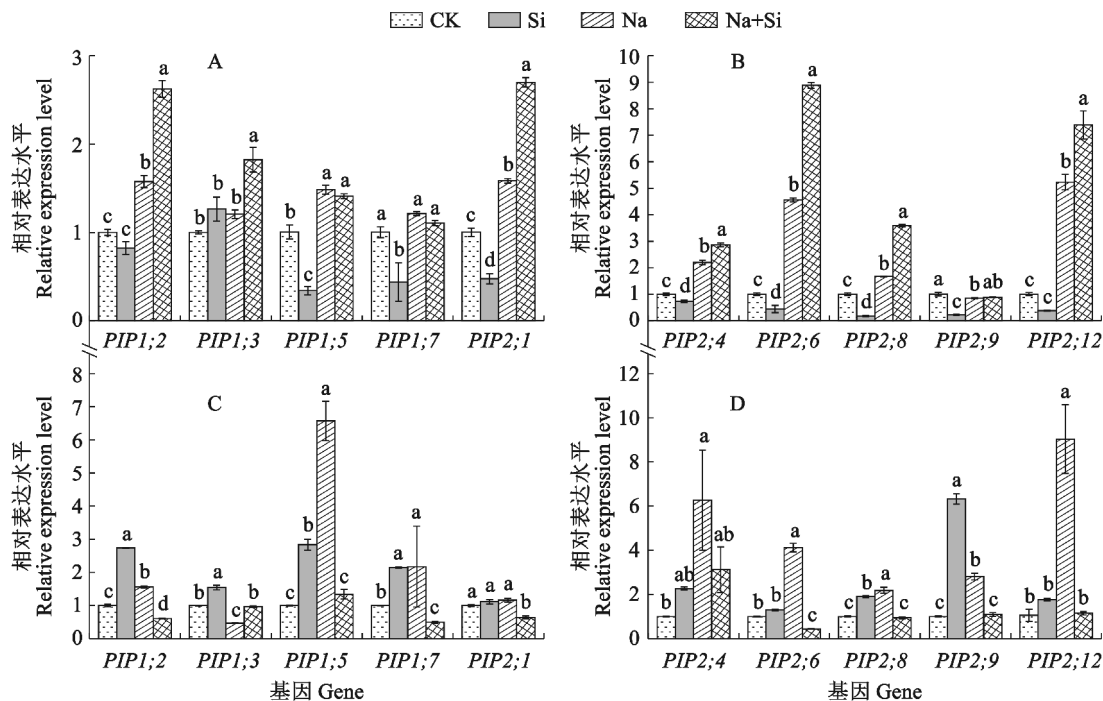


图3 硅处理对盐胁迫1 d(A、B)和10 d(C、D)西葫芦幼苗根系AQP基因表达的影响

Fig. 3 Effects of silicon treatment on AQP expression in 1 d (A, B) and 10 d (C, D) roots of *C. pepo* L. seedlings under salt stress

3 讨论

根在植物生长发育中起着关键作用,是最先感知胁迫的组织^[22]。前人研究发现,在盐胁迫下施硅能促进了番茄^[23]、大麦^[24]和水稻^[25]根系的生长,植株总根长、根表面积、根体积和根直径显著增加。硅还促进了盐胁迫下2个品种硬粒小麦‘Behrang’和‘Yavaros’根长增加,但对‘Behrang’的缓解效果比‘Yavaros’更加明显^[26],说明硅对盐胁迫下植物根系形态的改善效果在不同植物品种间可能不同。根系活力是反映植物水分吸收、生长情况、营养状况的重要指标,较高的根系活力能够提高根系从土壤中吸收水分的能力,而低根系活力会抑制根系对水分的吸收^[27]。盐胁迫不仅降低了拟南芥^[28]、水稻^[29]、油菜^[30]和黄瓜^[5]的根系活力,还抑制了它们种子的发芽率、芽的生长和根系的伸长,而施硅后这些状况均得到改善。本研究发现,盐胁迫下西葫芦幼苗总根长、根系表面积、根体积、根尖数、分叉数和根系活力显著降低,外源施加硅处理则缓解了这种降低趋势,这与前人研究结果基本一致。由此推测,硅通过改善盐胁迫下西葫芦幼苗的根系形态及提高根系活力来适应盐胁迫,尤其是根系表面积的增加和根系活力的提高,促进了根系对水分和矿质元素的吸收,从而改善了植株根系生长状况。

早期的研究表明,硅通过在叶片表面沉积降低蒸腾速率,从而减少蒸腾造成的水分损失,保持植物组织相对较高的含水量^[31]。然而,硅的应用并不总是导致植物蒸腾减少,施硅还可以提高盐胁迫下水稻^[32]、黄瓜^[5]、秋葵^[33]和番茄^[34]叶片的蒸腾速率。因此,硅对叶片蒸腾作用的影响可能因植物种类的不同而存在差异。植物叶片中的自由水含量、束缚水含量、总含水量和相对含水量对胁迫环境非常敏感,可反映胁迫条件下植物体内的水分状况^[19]。前人研究发现,硅能使水稻^[35]和高粱^[36]叶片角质层变厚,降低气孔导度,减少表皮层水分流失,从而维持叶片的水势。盐胁迫下,施硅减缓了小麦^[37]、罗勒^[38]、甜椒^[2]和玉米^[39]叶片相对含水量的降低,减轻了盐胁迫对植株的伤害。本研究中,施硅显著提高了盐胁迫下西葫芦幼苗叶片的蒸腾速率和叶片水势,可能原因是施硅后改善了盐胁迫下植株根系吸水能力,有利于维持整个植株的水分平衡,改善了植株体内的水分状况,从而降低盐胁迫的伤害。

植物生长和产量在很大程度上取决于光合作用^[40]。轻度盐胁迫导致植株气孔关闭,降低二氧化碳供应,降低净光合速率,而重度盐胁迫则主要是由于非气孔因素(例如破坏叶绿素、降低叶面积或降低卡尔文循环中光合酶的活性)降低叶片光合作用效率^[41]。研究发现,施硅降低了盐胁迫下秋葵^[33]和

番茄^[34]叶片的胞间二氧化碳浓度,提高了净光合速率和蒸腾速率,盐胁迫下气孔导度水平不足的问题也通过补充硅得到很大程度改善;盐胁迫下施硅增加了金合欢叶片叶绿素 a、b 和总叶绿素的含量,光合作用得到加强^[42],此外,番茄^[7]、大豆^[43]、石竹^[44]、玉米^[39]及小麦^[37]上的相关研究也表现出相同结果。本研究中,盐胁迫下西葫芦叶片净光合速率和气孔导度降低,而胞间二氧化碳浓度升高,说明盐胁迫通过非气孔因素降低了西葫芦叶片的光合效率,这与茶树^[45]上的研究一致。而添加硅后西葫芦幼苗叶片的叶绿素含量、净光合速率、气孔导度和蒸腾速率提高,胞间二氧化碳浓度降低,并增加了西葫芦幼苗叶片中叶绿素的含量,说明硅可以维护盐胁迫下植株叶片光合机构和叶绿素分子结构的完整性,减缓叶绿素降解,促进气孔开放和叶片蒸腾,有效缓解盐胁迫对西葫芦幼苗叶片造成的非气孔限制,从而提高盐胁迫下叶片的光合活性。

外源硅可通过改善盐胁迫下黄瓜^[5]、芦荟^[46]和番茄^[47]叶片水分状况和气孔关闭,提高了 PS II 最大光化学效率(F_v/F_m)、光化学淬灭系数(q_p)和 PS II 实际光化学效率(Φ_{PSII}),降低了非光化学淬灭系数(NPQ)。本研究中,盐胁迫降低了西葫芦幼苗叶片的 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 和 q_p ,提高了 NPQ,而添加硅后西葫芦叶片的 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 和 q_p 提高, NPQ 降低,这与以上研究结果基本一致,表明盐胁迫下添加硅有助于提高西葫芦幼苗叶片 PS II 反应中心的开放度和活性,增强光合电子传递速率和光能转化为化学能效率,缓解盐胁迫对植物光合作用的抑制。

质膜内在水通道蛋白(PIP)在整个植物发育和应对非生物胁迫方面发挥重要作用,是植物在抵御非生物胁迫中连接水分关系和光合作用途径的纽带^[48-49]。盐胁迫下荷荷巴 *ScPIP1* 过表达转基因株系比野生型表现出更好的生长、更高的发芽率和更长的根,较之野生型更能耐受盐胁迫^[48]。硅通过上调盐胁迫下黄瓜 *CsPIP1;2*、*CsPIP2;1*、*CsPIP2;4*、*CsPIP2;5* 基因的表达促进根系吸水,提高植株耐盐性^[5]。在南瓜上发现 *cmPIP1;4* 基因的过表达不仅改善了盐胁迫下植株体内的水分状况,同时提高了叶片的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度和 PS II

最大光化学效率,降低了胞间二氧化碳浓度,增强了光合作用^[50]。本研究发现 10 个根系质膜水通道蛋白基因表达与盐胁迫时间有关,硅对西葫芦幼苗根系质膜水通道蛋白基因 *PIP1;2*、*PIP1;5*、*PIP1;7*、*PIP2;1*、*PIP2;4*、*PIP2;6*、*PIP2;8*、*PIP2;9* 和 *PIP2;12* 表达的促进作用仅表现在盐胁迫初期,而对 *PIP1;3* 表达的促进作用则贯穿整个盐胁迫期间,这与李焕丽^[8]的研究结果类似。由此说明,外源硅对盐胁迫下西葫芦幼苗根系质膜水通道蛋白基因表达的促进作用具有时间效应,只有 *PIP1;3* 在整个盐胁迫期间始终高表达,在提高质膜水通道蛋白含量或活性方面发挥了主要作用,促进了根系水分吸收,从而改善西葫芦幼苗水分状况。

Siddiqui 等^[14]发现外源硅的施用通过提高净光合速率、气孔导度和叶绿素含量减轻盐胁迫对西葫芦光合作用的抑制,本研究结果与之基本一致,但 Siddiqui 等的研究没有涉及硅对盐胁迫下西葫芦水分代谢的影响。本研究在此基础上进一步发现,硅通过提高盐胁迫下西葫芦幼苗的叶片含水量、叶片水势、蒸腾作用,促进根系质膜水通道蛋白相关基因的表达,改善西葫芦幼苗的水分关系,进一步证明外源硅可以缓解盐胁迫对西葫芦的不利影响。

4 结 论

(1)盐胁迫下添加 0.3 mmol/L 的硅可以改善西葫芦幼苗根系形态,提高根系活力、叶片含水量、叶片水势和蒸腾作用改善植株体内的水分状况,维持水分平衡。

(2)盐胁迫下添加 0.3 mmol/L 的硅可以提高西葫芦幼苗净光合速率、气孔导度、叶绿素含量、PS II 最大光化学效率、PS II 实际光化学效率和光化学淬灭系数,降低胞间 CO₂ 浓度和非光化学淬灭系数,从而提高叶片的光合活性,缓解盐胁迫对光合作用的抑制。

(3)西葫芦根系质膜水通道蛋白基因的表达与幼苗水分状况和光合机制改善呈正相关性,硅通过调控盐胁迫下幼苗根系质膜水通道蛋白基因的表达,从而更好地维持水分代谢和光合特性,缓解盐胁迫对西葫芦幼苗生长的抑制。

参考文献:

- [1] RIOS J J, MARTÍNEZ-BALLESTA M C, RUIZ J M, *et al.* Silicon-mediated improvement in plant salinity tolerance: The role of aquaporins [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 948
- [2] ABDELAAL K A A, MAZROU Y S A, HAFEZ Y M. Silicon foliar application mitigates salt stress in sweet pepper plants by enhancing water status, photosynthesis, antioxidant enzyme activity and fruit yield[J]. *Plants*, 2020, 9(6): 733.
- [3] RIZWAN M, ALI S, IBRAHIM M, *et al.* Mechanisms of silicon-mediated alleviation of drought and salt stress in plants: A review[J]. *Environmental Science and Pollution Research International*, 2015, 22(20): 15416-15431.
- [4] MANIVANNAN A, AHN Y K. Silicon regulates potential genes involved in major physiological processes in plants to combat stress[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1346.
- [5] ZHU Y X, XU X B, HU Y H, *et al.* Silicon improves salt tolerance by increasing root water uptake in *Cucumis sativus* L. [J]. *Plant Cell Reports*, 2015, 34(9): 1629-1646.
- [6] AKHTER M S, NOREEN S, UMMARA U, *et al.* Silicon-induced mitigation of NaCl stress in barley (*Hordeum vulgare* L.), associated with enhanced enzymatic and non-enzymatic antioxidant activities[J]. *Plants*, 2022, 11(18): 2379.
- [7] HAGHIGHI M, PESSARAKLI M. Influence of silicon and nano-silicon on salinity tolerance of cherry tomatoes (*Solanum lycopersicum* L.) at early growth stage[J]. *Scientia Horticulturae*, 2013, 161: 111-117.
- [8] 李换丽. 硅对番茄幼苗抗盐性的影响及机理初探[D]. 陕西杨凌:西北农林科技大学, 2015.
- [9] EDITORS T P O. Retraction: Silicon fertilization counteracts salinity-induced damages associated with changes in physio-biochemical modulations in spinach[J]. *PLoS One*, 2022, 17(9): e0274205.
- [10] CHUNG Y S, KIM K S, HAMAYUN M, *et al.* Silicon confers soybean resistance to salinity stress through regulation of reactive oxygen and reactive nitrogen species[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 10: 1725.
- [11] SAVVAS D, GIOTIS D, CHATZIEUSTRATIOU E, *et al.* Silicon supply in soilless cultivations of zucchini alleviates stress induced by salinity and powdery mildew infections[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2009, 65(1): 11-17.
- [12] RATNAM N, VANDANA, NAJIBULLAH M, *et al.* A review on *Cucurbita pepo*[J]. *International Journal of Pharmacognosy and Phytochemical Research*, 2017, 9(9): 1190-1194.
- [13] ELSAYED A I, RAFUDEEN M S, AHMAD GANIE S, *et al.* Seed priming with cypress leaf extract enhances photosynthesis and antioxidative defense in zucchini seedlings under salt stress[J]. *Scientia Horticulturae*, 2022, 293: 110707.
- [14] SIDDIQUI M H, AL-WHAIBI M H, FAISAL M, *et al.* Nano-silicon dioxide mitigates the adverse effects of salt stress on *Cucurbita pepo* L. [J]. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 2014, 33(11): 2429-2437.
- [15] RADY M M, MOSSA A T H, YOUSSEF A M A, *et al.* Exploring the reinforcing effect of nano-potassium on the antioxidant defense system reflecting the increased yield and quality of salt-stressed squash plants[J]. *Scientia Horticulturae*, 2023, 308: 111609.
- [16] SEVENGOR S, YASAR F, KUSVURAN S, *et al.* The effect of salt stress on growth, chlorophyll content, lipid peroxidation and antioxidative enzymes of pumpkin seedling[J]. *African Journal of Agricultural Research*, 2011, 6(21): 4920-4924.
- [17] ZHU Y, GONG H. Beneficial effects of silicon on salt and drought tolerance in plants[J]. *Agronomy for Sustainable Development*, 2014, 34: 455-72.
- [18] YAMAGAMI M, YANAI M. Effect of rice plant root TTC-reducing activity on the chemical form of iodine in cultivated soil solutions[J]. *Radiation Protection Dosimetry*, 2022, 198(13/15): 1189-1195.
- [19] 秦曼丽, 朱永兴, 刘续立, 等. 外源壳聚糖对干旱胁迫下生姜幼苗光合特性及水分代谢的影响[J]. 中国瓜菜, 2022, 35(9): 48-56.
- QIN M L, ZHU Y X, LIU X L, *et al.* Exogenous chitosan affects photosynthetic characteristics and water metabolism of ginger seedling under drought stress [J]. *China Cucurbits and Vegetables*, 2022, 35(9): 48-56.
- [20] 邱念伟, 王修顺, 杨发斌, 等. 叶绿素的快速提取与精密测定[J]. 植物学报, 2016, 51(5): 667-678.
- QIU N W, WANG X S, YANG F B, *et al.* Fast extraction and precise determination of chlorophyll[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2016, 51(5): 667-678.
- [21] NEJAD-ALIMORADI F, NASIBI F, MANOOCHEHRI KALANTARI K, *et al.* Spermine pre-treatment improves some physiochemical parameters and sodium transporter gene expression of pumpkin seedlings under salt stress[J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2018, 65(2): 222-228.
- [22] GALVAN-AMPUDIA C S, TESTERINK C. Salt stress signals shape the plant root[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2011, 14(3): 296-302.
- [23] LI H L, ZHU Y X, HU Y H, *et al.* Beneficial effects of silicon in alleviating salinity stress of tomato seedlings grown under sand culture[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2015, 37(4): 71.
- [24] KNIPFER T, DANJOU M, VIONNE C, *et al.* Salt stress reduces root water uptake in barley (*Hordeum vulgare* L.) through modification of the transcellular transport path[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2021, 44(2): 458-475.
- [25] BADAWEY S A, ZAYED B A, BASSIOUNI S M A, *et al.* Influence of nano silicon and nano selenium on root characters, growth, ion selectivity, yield, and yield components of rice (*Oryza sativa* L.) under salinity conditions[J]. *Plants*, 2021, 10(8): 1657.
- [26] BIJANZADEH E, EGAN T P. Silicon priming benefits germination, ion balance, and root structure in salt-stressed du-

- rum wheat (*Triticum durum* Desf.)[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2018, 41(20): 2560-2571.
- [27] 胥生荣. 干旱区土壤环境调控对枸杞水分吸收利用的影响[D]. 兰州:甘肃农业大学, 2020.
- [28] WANG Y N, LI K X, LI X. Auxin redistribution modulates plastic development of root system architecture under salt stress in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2009, 166(15): 1637-1645.
- [29] BAL H B, NAYAK L, DAS S, *et al.* Isolation of ACC deaminase producing PGPR from rice rhizosphere and evaluating their plant growth promoting activity under salt stress[J]. *Plant and Soil*, 2013, 366(1): 93-105.
- [30] AHMAD Z, KHALIQ A, AHMAD WARAICH E, *et al.* Exogenously applied silicon and zinc mitigates salt stress by improving leaf pigments and antioxidant activities in canola cultivars[J]. *Silicon*, 2023, 15(12): 5435-5444.
- [31] ABDEL-HALIEH M E F, HEGAZY H S, HASSAN N S, *et al.* Effect of silica ions and nano silica on rice plants under salinity stress[J]. *Ecological Engineering*, 2017, 99: 282-289.
- [32] SOMADDAR U, DEY H C, MIM S K, *et al.* Assessing silicon-mediated growth performances in contrasting rice cultivars under salt stress[J]. *Plants*, 2022, 11(14): 1831.
- [33] ABBAS T, BALAL R M, SHAHID M A, *et al.* Silicon-induced alleviation of NaCl toxicity in okra (*Abelmoschus esculentus*) is associated with enhanced photosynthesis, osmoprotectants and antioxidant metabolism[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2015, 37(2): 6.
- [34] MUNEEER S, PARK Y G, MANIVANNAN A, *et al.* Physiological and proteomic analysis in chloroplasts of *Solanum lycopersicum* L. under silicon efficiency and salinity stress[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2014, 15(12): 21803-21824.
- [35] PATI S, PAL B, BADOLE S, *et al.* Effect of silicon fertilization on growth, yield, and nutrient uptake of rice[J]. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 2016, 47(3): 284-290.
- [36] AVILA R G, MAGALHÃES P C, DA SILVA E M, *et al.* Silicon supplementation improves tolerance to water deficiency in *Sorghum* plants by increasing root system growth and improving photosynthesis[J]. *Silicon*, 2020, 12(11): 2545-2554.
- [37] SINGH P, KUMAR V, SHARMA J, *et al.* Silicon supplementation alleviates the salinity stress in wheat plants by enhancing the plant water status, photosynthetic pigments, proline content and antioxidant enzyme activities[J]. *Plants*, 2022, 11(19): 2525.
- [38] FAROUK S, ELHINDI K M, ALOTAIBI M A. Silicon supplementation mitigates salinity stress on *Ocimum basilicum* L. via improving water balance, ion homeostasis, and antioxidant defense system[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2020, 206: 111396.
- [39] KHAN W U D, AZIZ T, MAQSOOD M A, *et al.* Silicon nutrition mitigates salinity stress in maize by modulating ion accumulation, photosynthesis, and antioxidants[J]. *Photosynthetica*, 2018, 56(4): 1047-1057.
- [40] CHAVES M M, FLEXAS J, PINHEIRO C. Photosynthesis under drought and salt stress; Regulation mechanisms from whole plant to cell[J]. *Annals of Botany*, 2009, 103(4): 551-560.
- [41] GHASSEMI-GOLEZANI K, LOTFI R, NAJAFI N. Some physiological responses of mungbean to salicylic acid and silicon under salt stress[J]. *Advances in BioResearch*, 2015, 64(64): 7-13.
- [42] AL-HUQAIL A A, ALQARAWI A A, HASHEM A, *et al.* Silicon supplementation modulates antioxidant system and osmolyte accumulation to balance salt stress in *Acacia gerrardii* Benth. [J]. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 2019, 26(7): 1856-1864.
- [43] LEE S K, SOHN E Y, HAMAYUN M, *et al.* Effect of silicon on growth and salinity stress of soybean plant grown under hydroponic system[J]. *Agroforestry Systems*, 2010, 80(3): 333-340.
- [44] SOUNDARARAJAN P, MANIVANNAN A, PARK Y G, *et al.* Silicon alleviates salt stress by modulating antioxidant enzyme activities in *Dianthus caryophyllus* 'Tula'[J]. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 2015, 56(2): 233-239.
- [45] 杨妮, 万绮雯, 李逸民, 等. 外源亚精胺对盐胁迫下茶树光合特性及关键酶基因表达的影响[J]. 园艺学报, 2022, 49(2): 378-394.
- YANG N, WAN Q W, LI Y M, *et al.* Effects of exogenous spermidine on photosynthetic characteristics and gene expression of key enzymes under salt stress in tea plant[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2022, 49(2): 378-394.
- [46] MUNNS R, TESTER M. Mechanisms of salinity tolerance[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59: 651-681.
- [47] SAYED E G, MAHMOUD A W M, EL-MOGY M M, *et al.* The effective role of nano-silicon application in improving the productivity and quality of grafted tomato grown under salinity stress[J]. *Horticulturae*, 2022, 8(4): 293.
- [48] WANG X, GAO F, BING J, *et al.* Overexpression of the jobba aquaporin gene, *ScPIPI1*, enhances drought and salt tolerance in transgenic *Arabidopsis*[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(1): 153.
- [49] PAWLOWICZ I, MASAJADA K. Aquaporins as a link between water relations and photosynthetic pathway in abiotic stress tolerance in plants[J]. *Gene*, 2019, 687: 166-172.
- [50] SOHAIL H, NOOR I, NAWAZ M A, *et al.* Genome-wide identification of plasma-membrane intrinsic proteins in pumpkin and functional characterization of *CmoPIPI1-4* under salinity stress[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2022, 202: 104995.