

植物耐盐的生理生态适应性研究进展

马献发¹, 张继舟¹, 宋凤斌²

1. 黑龙江省科学院自然与生态研究所, 哈尔滨 150040
2. 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 长春 130012

摘要 植物耐盐机制的研究对盐渍土改良利用和选育培育耐盐植物新品种具有重要意义。盐胁迫下, 植物表现一系列生理生态适应性变化。根据近年来对植物耐盐的研究, 本文重点阐述了植物体内渗透调节、抗氧化酶活性、光合途径的转变、激素信号转导、植物体内相关蛋白的高表达、形态结构的改变等耐盐的生理生态适应性机制。进一步分析表明, 植物耐盐的适应性受多方面调节和控制, 应该把多方面的因素都联系起来综合考虑。

关键词 盐胁迫; 植物; 耐盐; 生理生态

中图分类号 Q945.79

文献标识码 A

doi 10.3891/j.issn.1000-7857.2011.14.012

Research Advances in Physiological Ecology Adaptation of Plant Salt-tolerance

MA Xianfa¹, ZHANG Jizhou¹, SONG Fengbin²

1. Natural Resources & Ecology Institute, Heilongjiang Academy of Science, Harbin 150040, China
2. Northeast Institution of Geography and Agricultural Ecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun 130012, China

Abstract The study on the mechanism of plant salt-tolerance has the important significance to improve and utilizes of saline soil, and to cultivate and breed new varieties of salt-tolerant plants. According to the published studies on plant salt-tolerance, plants show a range of physiological and ecological adaptation, including selectively absorbing inorganic ions, regulating K^+/Na^+ ratio to lower osmotic pressure *in vivo*; salt stress increases the antioxidant enzyme activity, slows down the damage of reactive oxygen species; hormone can induce some of the important gene expression in salt-tolerance signaling pathways; Some halophytes photosynthetic pathway changes could help improving their ability for adapting saline habitats; saline environment promotes that environment-related proteins are highly expressed *in vivo* for salt-tolerant plants; and some morphological changes in the structure of plants occur, through salt excretion, salt separation, and salt rejection, the plants adapt the salt environment. Thus, physiological ecology adaptation of plant salt-tolerant is regulated and controlled by many aspects.

Keywords salt stress; plants; salt-tolerance; physiological ecology

0 引言

土壤盐渍化是一个世界性的资源和生态问题。当前, 全球盐渍土面积已达 $9.5 \times 10^8 \text{ hm}^2$, 中国盐渍土总面积约 2 亿 hm^2 。土壤盐渍化多发生在干旱和半干旱地区, 其原因主要是土壤蒸发量大, 降水量小, 加快了盐分向表层积聚; 滥垦滥伐和过度放牧破坏了地表植被, 加剧了盐渍化程度, 导致盐渍化土壤面积在不断扩大。此外, 随着化肥用量增加, 不合理的灌溉, 土壤发生次生盐渍化亦愈来愈重。土壤中有毒盐分过多,

植物主要表现出渗透胁迫, 离子毒害, 营养亏缺和代谢受阻等, 盐胁迫几乎影响植物所有的重要生命过程。现有的改良措施有: 水利工程措施、农艺措施、化学措施和生物措施等。其中, 水利工程措施、农艺措施、化学措施改良盐渍土经过长期的研究和应用, 已显现一定的效果, 这些措施通过降低土壤盐分和改善土壤理化性质, 有利于植物生长, 促进植被恢复和作物产量的提高。由于这些措施一般投入较大, 效果难以长久保持。生物措施更容易被接受, 并得到广泛的应用。但

收稿日期: 2011-02-23; 修回日期: 2011-04-01

基金项目: 哈尔滨市创新人才研究专项基金(2011RFQYN049); 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KSCX2-YW-N-41-02); 国家科技支撑计划项目(2006BAD25B01)

作者简介: 马献发, 博士研究生, 研究方向为土壤改良和植物营养, 电子信箱: mx17856@163.com; 宋凤斌(通信作者), 研究员, 研究方向为植物逆境生理生态, 电子信箱: songfb@neigae.ac.cn

由于植物的抗盐机制的研究还不十分清楚,并且不同植物的抗盐特性也各不相同。为了促进利用常规方法和基因工程方法培育抗盐植物品种培育的研究,减缓土壤盐渍化对农业和生态环境的危害,植物对盐渍环境的适应机制和外源调控的研究近年来备受重视。

1 渗透物质调节

植物在受到盐胁迫下,引起植物体内与外界渗透压增大,造成植物体水分亏缺。为了减少盐胁迫伤害,植物体内会积累大量的可溶性物质,通过渗透调节来降低细胞的渗透势,保证植物正常的生理活动。渗透调节物质包括无机渗透物质和有机渗透物质。

(1) 无机渗透物质

参与无机渗透调节的离子有 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 和 Cl^- ,不同植物对离子选择吸收不同。业已证明,在大多数盐生植物中,选择吸收 K^+ 与植物的抗盐性密切相关^[2-3]。Rodriguez 等^[4]认为,在玉米根系开始受到盐胁迫时, Cl^- 的快速吸收促进了根系的渗透调节。 Ca^{2+} 的水平是细胞功能调节的重要组成,钙是一种膜保护剂,具有稳定蛋白质的作用进而提高膜结构的稳定性。受到盐胁迫时, Ca^{2+} 与钙调蛋白或其他钙结合蛋白结合,调节细胞新陈代谢或基因表达,有利于植物适应盐胁迫环境^[5]。有些植物的抗盐机制依靠稳定细胞质内微环境,调节无机离子的种类和数量。大多数植物体受盐胁迫时,通过调节 K^+/Na^+ 比值,一方面保持细胞内较低渗透势,另一方面缓解 K^+ 引起的生长抑制。有些耐盐品种具有高选择性吸收 K^+ ,并向地上部运输的能力^[6]。因而,有人提出植物受 Na^+ 胁迫时,用 Na^+ (叶/根)/ K^+ (叶/根) 的比值反映植物耐盐能力^[7]。

(2) 有机渗透物质

参与有机渗透调节的主要是一些体内合成的小分子有机物,例如脯氨酸、可溶性蛋白、可溶性碳水化合物等。

脯氨酸是一种重要的有机渗透调节物质,并以游离的形式广泛存在于植物体内。植物在盐胁迫等逆境环境中,体内大量积累脯氨酸,可提高植物对盐碱胁迫的耐受能力。但也有人认为脯氨酸的大量积累是植物体受胁迫的一种反应^[8]。为了证实脯氨酸在植物耐盐胁迫的作用,在拟南芥中,通过基因敲除手段提高脯氨酸积累水平,并表现出提高对盐胁迫的耐受能力。通过外源施用脯氨酸可诱导泛素、抗氧化酶基因的表达^[9-11]。甜菜碱也是一种有机渗透调节物质。许多高等植物尤其是藜科和禾本科植物,在受到盐胁迫时积累大量甜菜碱。甜菜碱可作为相容性、无毒的细胞质渗透剂,用以平衡液泡中的高浓度盐分,从而避免细胞质脱水^[12]。可溶性糖是很多非盐生植物的主要渗透调节剂,对细胞膜和原生质胶体亦有稳定作用,还可在细胞内无机离子浓度高时起保护酶类的作用。可溶性蛋白是植物盐胁迫的一种渗透调节物质。盐胁迫细胞的整个生长周期内均有渗透蛋白的合成,渗透蛋白的合成受激素 ABA 的诱导^[13]。可溶性蛋白的亲水胶体性质强,能明显增强细胞的保水能力。

2 抗氧化酶

植物受盐胁迫时,活性氧产生和抗氧化活性的平衡被打破,导致氧化损伤。植物在盐胁迫条件下能产生一些清除活性氧的酶类和抗氧化物质。抗氧化酶主要包括过氧化氢酶 (CAT)、抗坏血酸过氧化物酶 (APX)、脱氢抗坏血酸还原酶 (DHAR)、谷胱甘肽还原酶 (GR)、谷胱甘肽过氧化物酶 (GP)、过氧化物酶 (POD) 和超氧化物歧化酶 (SOD) 等^[14]。这些酶的活性在盐胁迫时上升,表明抗氧化酶活性的高低与耐受程度存在某种相关性^[15]。人们常把植物活性氧清除酶活性作为衡量其抗盐性强弱的指标。超氧化物歧化酶作为植物抗氧化系统的第一道防线,具有清除细胞中多余超氧根阴离子的功能。抗坏血酸过氧化物酶是清除 H_2O_2 的主要酶类,根据其在植物细胞中的定位,可分为 4 类:类囊体、基质、微体和细胞质 As-APOD。过氧化氢酶主要存在于植物过氧化物酶体与乙醛酸循环体之中,也是清除 H_2O_2 的主要酶类,可催化 H_2O_2 生成 O_2 和水。过氧化氢酶是 C_3 植物中清除 H_2O_2 的关键酶,而且为 C_3 植物耐受胁迫所必需。一些学者对许多植物的研究均发现, CAT 和盐胁迫有关^[16]。过氧化物酶是清除细胞内活性氧和超氧自由基的另一个保护性酶。POD 和 SOD 在通常的情况下是协同作用的。

3 激素调节

在盐胁迫下,植物体内的内源激素 IAA、CTK、GA、ETH、ABA 等均发生不同程度的变化,其中 ABA 是受环境条件影响最大的一种^[17]。目前,一致认为 ABA 是一种逆境激素,存在于几乎所有的高等植物中,对植物种子的发育和对逆境条件的适应过程中起着重要的调控作用^[18]。在植物受到干旱、盐渍和寒冷等逆境环境胁迫时,植物体内 ABA 水平增加,并且诱导相应基因表达,例如后期胚胎发生富集蛋白 (LEA);若植物体未受到上述胁迫而加入外源 ABA,这些基因也可以被诱导表达 (图 1^[19])。因此,ABA 的积累被认为是启动环境胁迫诱导表达基因转录的一个重要环节。ABA 可以诱导一些耐盐信号途径中的重要基因的表达,可减轻氯化钠对光合作用的抑制,促进气孔关闭等^[20]。在盐胁迫中起重要作用的植物激素还

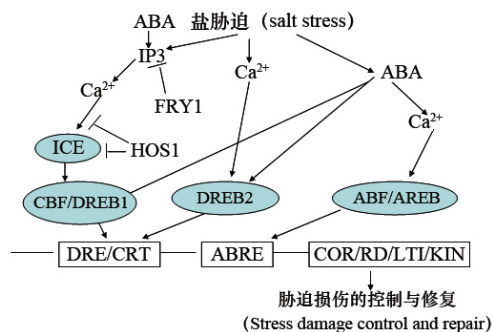


图 1 ABA 诱导盐胁迫基因信号传导

Fig. 1 Signaling pathways for the salt stress-responsive genes with ABA induction

有茉莉酸(JA)和茉莉酮酸酯(jasmonate),它们主要介导一些信号传导过程,如防卫反应、开花和衰老等。在一些耐盐胁迫的作物中也观察到茉莉酮酸酯的高水平表达,因而它也可能在植物耐盐中发挥着重要作用,但是它的信号传导途径目前还不清楚^[21]。

4 光合途径改变

盐胁迫环境下,由于植物叶片内离子含量高,促使叶绿素和叶绿体蛋白的解离,造成叶绿素分解,降低光合速率^[22]。盐胁迫降低细胞水势,光合作用受阻。有些植物通过改变原有的代谢类型以适应盐胁迫。有些植物为提高水分利用效率,由C₃途径转换为CAM途径,例如大滨藜,在夜间气孔开放进行CO₂的吸收固定,白天气孔关闭减少水分蒸腾,具有较强的抗盐特性^[23]。又如盐生植物獐毛(*Aeluropus Sinensis*)在低盐浓度下,光合途径为C₃光合途径,高盐胁迫下,由C₃途径转换为C₄途径。由于C₄植物和CAM植物较C₃植物具有更大的抗逆能力,因而能更好地适应干旱、盐渍等不良环境^[24]。盐生植物这种代谢途径的转变,可以更有利于提高其对盐渍生境的适应能力^[25]。整个光合作用途径转变是一个十分复杂的过程,涉及到的基因很多,利用改变植物光合作用的途径提高植物耐盐性十分困难。

5 蛋白调控

晚期胚胎富集蛋白(Late Embryogenesis Abundant protein, LEA)分子量较小,约10~30kD,富含甘氨酸和其他亲水氨基酸,疏水氨基酸含量很少,具有高亲水性和热稳定性^[26]。关于LEA蛋白的耐盐功能研究,国内外已有很多报道。虽然研究人员对LEA的耐盐机制还不清楚,但大量实验已证实LEA具有抗盐功能。Babu等^[27]研究发现,大麦HVA1(LEA3)基因的表达可以保护盐胁迫条件下水稻根部细胞的细胞膜,从而使转基因水稻的耐盐性得到提高。

热激蛋白(Heat shock protein, Hsp),是一类受高温或其它逆境诱导而表达提高的分子伴侣,能帮助蛋白的正常折叠、膜间转运,以及受损蛋白的降解与清除等。细胞中主要的Hsp包括Sill Hsp、Hsp60、Hsp70、Hsp90、Hsp100。将水稻Hsp90基因rHsp90转入烟草,会使烟草苗期耐盐性增强^[28]。

水通道蛋白也称水孔蛋白,是存在质膜上的一种蛋白。这种蛋白可以在膜上形成通道而让水分子通过,阻止某些离子或有机物通过。包括液泡膜内嵌蛋白(Membrane Intrinsic Protein, MIP)和质膜内嵌蛋白(Plasma Intrinsic Protein, PIP)。目前,已从冰草中分离到编码水通道蛋白基因MIP。在盐胁迫下,MIP基因的转录水平大大提高。盐胁迫下,提高水通道蛋白的表达量,提高细胞膜的透水性,便于水分摄入,在没有蒸腾作用下,将水分迅速吸收到根中,并长距离运输到地上组织器官^[29]。有研究表明,在受到盐胁迫时,植物通过控制水孔蛋白的活性来抵御逆境,水孔蛋白功能的开放与关闭是通过蛋白磷酸化来控制其构象的变化而实现的,而构象之间的动

态平衡则受到由生长调节剂所诱导的某种信号的调节^[30]。

6 形态结构的适应

盐生植物最典型的一个结构特性是叶的肉质性,其叶片往往厚且肉质化,含有较大的液泡,细胞内汁液丰富,表现出较强抗旱特性。有些盐生植物甚至具有专门的表皮储水囊泡,这些囊泡的存在能大大提高植物的储水体积。植物储水体积的增加意味着植物保水能力增强,有利于植物避免因盐害而导致的生理干旱。有些盐生植物存在特异结构(例如盐腺和盐毛等),盐胁迫下,盐生植物吸收了盐分,但并不在体内积存,通过该结构主动地排泄到茎叶表面,这是盐生植物最常用的形式。非盐生植物的拒盐作用除了依靠质膜对盐的不透性或利用其他方式阻止盐分向地上部分转移外,其根部的根茎木质薄壁细胞及叶片薄壁细胞会分化成传递细胞,前者可从木质部导管中重新吸收Na⁺运回根部,后者可将Na⁺随营养物质运到根部即“脉内再循环”^[31]。藜科植物在于其轴器官中普遍存在异常结构,由初生分生组织异常活动以及由异常形成层(额外形成层)活动所产生的结构的统称,具有遗传特性,这也是藜科植物的轴器官区别于一般双子叶植物根、茎的主要结构特征^[32]。异常结构尤其是大量的薄壁结合组织细胞具有对盐生环境的生态适应性。藜科植物长期适应干旱、高盐环境所形成的进化形状和形态特征使得轴器官结构具有多样性。有些耐盐植物为了适应盐碱环境,茎表皮细胞外壁加厚,细胞排列紧密,气孔下陷,有发达的储水薄壁细胞^[33]。茎叶肉质化的盐生植物,根系多不发达,由表皮、皮层和中柱鞘构成,表皮上有少量根毛,皮层内有大量的细胞间隙,次生结构不发达^[34]。星星草的根外皮层栓质化,难溶于水的脂肪物质栓质化,使得溶解于水的盐分很难浸入根中^[35]。如獐毛(*Aeluropus sinensis*)的根有类似水生植物根的通气组织^[36]。

7 问题和展望

植物耐盐机制的研究一直是植物抗逆性研究和盐渍土改良的热点问题。就现有研究现状来看,植物耐盐性大多数表现出生理和形态适应性,但不同植物对盐胁迫的适应性反应是不尽相同的。盐胁迫下,植物表现出一系列生理生态适应性。这些适应性反应受环境和激素的诱导,以及相关基因的调控。相关基因克隆的研究已在拟南芥得到了验证,但只是在模式植物的研究,对于其他抗盐植物分子机制还需进一步研究。

尽管学者们已对植物的耐盐机制开展了大量研究,但由于其机制十分复杂,许多重要问题仍有待于进一步探索。①大多数研究集中在地上植株耐盐特性研究,应加强对于盐胁迫下根系的分布、生理生态和形态结构的适应性的研究;②植物耐盐特性研究以滨海盐土较多,还应加强对苏打盐渍土区植物耐盐性研究;③植物耐盐性机制复杂,对其研究应该把多方面的因素联系起来综合考虑。

参考文献 (References)

- [1] Zhang J F, Zhang X D, Zhou J X, *et al.* World resources of saline soil and main amelioration measures [J]. *Research of Soil and Water Conservation*, 2005, 12(6): 32–34.
- [2] 邵群, 丁同楼, 韩宁, 等. 高亲和 K⁺转运载体(HKT)与植物抗盐性[J]. 植物生理学通讯, 2006, 42(2): 175–180.
Shao Qun, Ding Tonglou, Han Ning, *et al.* *Plant Physiology Communications*, 2006, 42(2): 175–180.
- [3] Ding L, Zhu J K. Reduced Na⁺ uptake in the NaCl-hypersensitive soil mutant of *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plant Physiol*, 1997, 113(3): 795–799.
- [4] Rodriguez H G, Roberts J K M, Jordan W R, *et al.* Growth, water relations, and accumulation of organic and inorganic solutes in roots of maize seedlings during salt stress[J]. *Plant Physiol*, 1997, 113(3): 881–893.
- [5] 薛延丰, 刘兆普. 钙离子对盐胁迫下菊芋幼苗的生长、生理反应和光合能力的影响理论[J]. 农业工程学报, 2006, 22(9): 44–47.
Xue Yanfeng, Liu Zhaopu. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 2006, 22(9): 44–47.
- [6] 景欣, 张旸, 李玉花. 植物耐盐研究进展 [J]. 生物技术通讯, 2010, 21(2): 290–294.
Jing Xin, Zhang Yang, Li Yuhua. *Letters in Biotechnology*, 2010, 21(2): 290–294.
- [7] Volkmar K M, Hu Y, Steppuhn H. Physiological responses of plants to salinity: A review[J]. *Can J Plant Science*, 1998, 78: 19–27.
- [8] Liu J P, Zhu J K. Proline accumulation and salt-stress-induced gene expression in salt-hypersensitive mutant of *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiol*, 1997, 114(2): 591–596.
- [9] Mani S, Vande C B, Van M M, *et al.* Altered levels of proline dehydrogenase cause hypersensitivity to proline and its analogs in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiol*, 2002, 128(1): 73–83.
- [10] Nanjo T, Fujita M, Seki M, *et al.* Toxicity of free proline revealed in an *Arabidopsis* T-DNA- tagged mutant deficient in proline dehydrogenase [J]. *Plant Cell Physiol*, 2003, 44: 541–548.
- [11] Khedr A H, Abbas M A, Wahid A A A, *et al.* Proline induces the expression of salt-stress-responsive proteins and may improve the adaptation of *Pancreaticum maritimum* L. to salt-stress [J]. *J Exp Bot*, 2003, 54(392): 2553–2562.
- [12] 刘昀, 邓银霞, 郑易之. 植物耐盐的分子机理研究进展 [J]. 安徽农业科学, 2010, 38(12): 6087–6089, 6115.
Liu Jun, Deng Yinxia, Zheng Yizhi. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2010, 38(12): 6087–6089, 6115.
- [13] 毛桂莲, 许兴, 徐兆植. 植物耐盐生理生化研究进展 [J]. 中国生态农业学报, 2004, 12(1): 43–46.
Mao Guilian, Xu Xing, Xu Zhaozhen. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2004, 12(1): 43–46.
- [14] 韩燕燕, 鲁艳, 吕光辉. 植物耐盐的生理机制及基因工程新进展[J]. 生物技术通报, 2007(4): 10–14.
Han Yanyan, Lu Yan, Lu Guanghui. *Biotechnology Bulletin*, 2007(4): 10–14.
- [15] Mittova V, Tal M, Volokita M, *et al.* Up-regulation of leaf mitochondrial and peroxisomal antioxidative systems in response to salt-induced oxidative stress in the wild salt-tolerant tomato species *Lycopersicon pennellii*[J]. *Plant Cell Environ*, 2003, 26(6): 845–856.
- [16] Willekens H, Chamnongpol S, Davey M, *et al.* Catalase is a sink for H₂O₂ and is indispensable for stress defence in C₃ plants[J]. *The EMBO Journal*, 1997, 16(16): 4806–4816.
- [17] Giraudat J, Parcy F, Gosti F. Current advances in abscisic acid action and signaling[J]. *Plant Mol Biol*, 1994, 26(5): 1557–1577.
- [18] 李彦, 张英鹏, 孙明, 等. 盐胁迫对植物的影响及植物耐盐机理研究进展[J]. 中国农学通报, 2008, 24(1): 258–264.
Li Yan, Zhang Yingpeng, Sun Ming, *et al.* *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2008, 24(1): 258–264.
- [19] Xiong L, Schumaker K S, Zhu J K. Cell signaling during cold, drought, and salt stress[J]. *The Plant Cell*, 2002(S): 165–183.
- [20] Parida A K, Das A B. Salt tolerance and salinity effects on plant: A review [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2005, 60(3): 324–349.
- [21] Stadtman E R. Oxidation of free amino acids and amino acid residues in proteins by radiolysis and by metal catalyzed reactions [J]. *Annu Rev Biochem*, 1993, 62: 797–821.
- [22] 邵红雨, 孔广超, 齐军仓, 等. 植物耐盐生理生化特性的研究进展[J]. 安徽农学通报, 2006, 12(9): 51–53.
Shao Hongyu, Kong Guangchao, Qi Juncang, *et al.* *Anhui Agricultural Science Bulletin*, 2006, 12(9): 51–53.
- [23] Zhu J, Meinzer F C. Efficiency of C₄ photosynthesis in *Atriplex lentiformis* under salinity stress[J]. *Plant Physiol*, 1999, 26(1): 79–86.
- [24] 赵可夫. 植物对盐渍逆境的适应[J]. 生物学通报, 2002, 37(6): 7–10.
Zhao Kefu. *Bulletin of Biology*, 2002, 37(6): 7–10.
- [25] 张新春, 庄炳昌, 李自超. 植物耐盐性研究进展 [J]. 玉米科学, 2002, 10(1): 50–56.
Zhang Xinchun, Zhuang Bingchang, Li Zichao. *Journal of Maize Sciences*, 2002, 10(1): 50–56.
- [26] 应天玉, 刘国生, 姜中珠. 植物耐盐的分子机理 [J]. 东北林业大学学报, 2003, 31(1): 31–32.
Ying Tianyu, Liu Guosheng, Jiang Zhongzhu. *Journal of Northeast Forestry University*, 2003, 31(1): 31–32.
- [27] Babu R C, Zhang J X, Blum A, *et al.* LEA gene from barley confers dehydration tolerance in transgenic rice (*Oryza sativa* L.) via cell membrane protection[J]. *Plant Science*, 2004, 166(4): 855–862.
- [28] Liu D, Zhang X, Cheng Y. rHsp90 gene expression in response to several environmental stresses in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2006, 44(5–6): 380–386.
- [29] Maurel C, Kado R T, Guern J, *et al.* Phosphorylation regulates the water channel activity of the seed-specific aquaporin γ-TIP[J]. *The EMBO J*, 1995, 14(13): 3028–3035.
- [30] 陈洁, 林炳凤. 植物耐盐生理及耐盐机理研究进展[J]. 海南大学学报: 自然科学版, 2003, 21(2): 177–182.
Chen Jie, Lin Xifeng. *Journal of Hainan University: Natural Science Edition*, 2003, 21(2): 177–182.
- [31] 曾洪学, 王俊. 盐害生理与植物抗盐性 [J]. 生物学通报, 2005, 40(9): 1–3.
Zeng Hongxue, Wang Jun. *Bulletin of Biology*, 2005, 40(9): 1–3.
- [32] 高海波, 李富春. 黎科盐生植物的形态特征与耐盐分子机理研究进展[J]. 生物技术通报, 2008(4): 22–26.
Gao Haibo, Li Fuchun. *Biotechnology Bulletin*, 2008(4): 22–26.
- [33] 王虹, 邓彦斌, 许秀珍, 等. 新疆 10 种旱生、盐生植物的解剖学研究 [J]. 新疆大学学报: 自然科学版, 1998, 15(4): 67–73.
Wang Hong, Deng Yanbin, Xu Xiuzhen, *et al.* *Journal of Xinjiang University: Natural Science Edition*, 1998, 15(4): 67–73.
- [34] 张丽, 张华新, 杨升, 等. 植物耐盐机理的研究进展[J]. 西南林学院学报, 2010, 30(3): 82–86.
Zhang Li, Zhang Huaxin, Yang Sheng, *et al.* *Journal of Southwest Forestry College*, 2010, 30(3): 82–86.
- [35] 陆静梅, 李建东, 景德章, 等. 星星草(*Puccinellia tenuiflora*)解剖研究 [J]. 东北师范大学学报: 自然科学版, 1994(1): 63–66.
Lu Jingmei, Li Jiandong, Jing Dezhong, *et al.* *Journal of Northeast Normal University: Natural Science*, 1994(1): 63–66.
- [36] 陆静梅, 李建东. 獐毛解剖结构初探 [J]. 东北师范大学学报: 自然科学版, 1994(3): 92–95.
Lu Jingmei, Li Jiandong. *Journal of Northeast Normal University: Natural Science Edition*, 1994, (3): 92–95.

(责任编辑 吴晓丽)