

## 海滨植物盐度适应性研究进展

陈春林<sup>1</sup>, 王芳<sup>2</sup>, 张子超<sup>1</sup>, 李方相<sup>1</sup>

(1. 诚通凯胜生态建设有限公司, 浙江 宁波 315800; 2. 中国水利水电科学研究院水资源研究所, 北京 100044)

**摘要:** 滨海植物是城市绿化美化、海岸线生态保护的重要组成部分, 其能在滨海极端气候下生存, 具备较强的耐盐能力。本文介绍了盐生植物的分类, 又重点阐述了植物耐盐的生理生态适应性机制, 从植物形态特征变化、生理生化调节等方面总结了滨海植物的盐度适应性特征, 为耐盐植物引种、驯化、培育和筛选提供依据, 为恢复沿海生态系统, 保护红树林、滩涂及海草资源提供参考。

**关键词:** 海滨植物; 盐度; 生理适应性; 形态适应性

中图分类号: S718.43

文献标识码: A

文章编号: 1001-3776(2023)02-0083-06

## Advances in Salinity Adaptability of Coastal Plants

CHEN Chun-lin<sup>1</sup>, WANG Fang<sup>2</sup>, ZHANG Zi-chao<sup>1</sup>, LI Fang-xiang<sup>1</sup>

(1. Chengtong Kaisheng Ecological Construction Co., Ltd., Ningbo 315800, China;

2. Department of Water Resources, China Institute of Water Resources and Hydropower Research, Beijing 100044, China)

**Abstract:** Introductions were made on classification of coastal plants-halophytes, like secretahalophyte, euhalophyte and pseudohalophyte. Descriptions were made on their salinity adaptability of in terms of morphological change, such as leaf, root, as well as of physiological and biochemical variation.

**Key words:** coastal plants; salinity; physiological adaptability; morphological adaptation

我国滨海地区地域广阔, 海岛乡土植物种类繁多, 《中国海洋统计年鉴 2010》公布的海岸线长达 18 000 km<sup>[1]</sup>。滨海地区, 自然环境条件较为恶劣, 常年风大, 蒸发量大, 土壤较为贫瘠、含盐量高, 在长期的进化过程中, 滨海植物不但适应了这种恶劣的环境, 并且不断地繁衍生息, 展现出顽强的生命力, 是城市绿化美化、海岸线生态保护的重要组成部分, 在防风防潮、防沙固沙、涵养水土、保护海边生物多样性、维护环境生态平衡等方面发挥着不可估量的生态效益。近年来, 随着滨海城市建设和海洋生态环境保护力度的增大, 滨海植物的生态适应性研究得到广泛关注, 尤其是盐度适应性研究越来越被重视。本文介绍了盐生植物的分类, 又从植物形态特征变化、生理生化调节等方面总结滨海植物盐度适应性特征, 为耐盐植物引种、驯化、培育和筛选作参考, 为恢复沿海生态系统, 保护红树林、滩涂及海草资源提供参考依据。

### 1 滨海盐生植物分类

滨海盐生植物一般指能够生长在滨海盐渍化土壤上的植物, 据不完全统计, 我国拥有 115 科 359 属 517 种具有经济潜力的耐盐植物, 根据其抗盐生理特性和形态适应特点, 可以将盐生植物分为泌盐盐生植物、真盐生

植物和假盐生植物<sup>[2]</sup>。

### 1.1 泌盐盐生植物

泌盐盐生植物具有特有的泌盐腺,泌盐腺又细分为盐腺和盐囊泡。如柽柳 *Tamarix chinensis*<sup>[3-5]</sup>、白骨壤 *Avicennia marina*<sup>[6]</sup>、海桑 *Sonneratia caseolaris*<sup>[7]</sup>等海滨植物通过盐腺将盐分排出体外以维持植株体内盐分平衡,而滨藜 *Atriplex patens*<sup>[8-9]</sup>、冰叶日中花 *Mesembryanthemum crystallinum*<sup>[10]</sup>等植物则通过盐囊泡结构将多余的盐分暂时性地储存在体内,植物通过吸收水分,进行渗透调节,从而适应盐渍环境。

### 1.2 真盐生植物

真盐生植物,这类植物一般叶片肉质化或茎肉化,具有较为明显的旱生结构,能将盐分集中在液泡等区域,常见的叶片肉质化的盐生植物有盐节木 *Halocnemum strobilaceum*、碱蓬 *Suaeda glauca*<sup>[11]</sup>等,茎肉质化盐生植物有碱蒿 *Artemisia anethifolia*、盐角草 *Salicornia europaea*<sup>[12]</sup>等。在一定盐度范围内,土壤盐分能够刺激真盐生植物的生长,是盐生植物中最耐盐的一类。

### 1.3 假盐生植物

假盐生植物又称为拒盐植物,这类植物根系外皮层栓质化,用来阻隔盐分进入植物体内,另外通过特殊的疏导结构,将盐分控制在根中,减轻对代谢最活跃的地上部分的伤害<sup>[13]</sup>。假盐生植物包括芦苇 *Phragmites australis*<sup>[14]</sup>、海滨锦葵 *Kosteletzkyia virginica*<sup>[15]</sup>,以及红树林植物的秋茄树 *Kandelia candel*、海莲 *Bruguiera sexangula*、红海兰 *Rhizophora stylosa* 等<sup>[16]</sup>。

## 2 植物形态适应性

盐分是影响植物生长和产量的一个重要环境因子<sup>[17]</sup>,在盐胁迫下,所有植物的生长都会受到抑制,致使根、茎和叶的生理特征和形态结构发生变化,生活在滨海的植物,在形态结构上做出了相应的调整。

### 2.1 叶片适应性

叶片是植物进行光合作用及蒸腾作用的主要器官,最典型的盐度适应方式是叶硬化和叶退化<sup>[18]</sup>,如柽柳叶片退化成鳞片状<sup>[19]</sup>,最大限度地减少水分蒸腾面积。叶片数和叶面积减少,单位叶面积上的气孔数少,通过增厚叶片及表皮细胞角质层,如大叶藻 *Zostera marina* 叶表皮细胞的细胞壁与海水接触一侧显著增厚<sup>[20]</sup>,使之具有更好的抗盐性。长时间盐胁迫会使植物的海绵组织发达,栅栏组织排列紧密<sup>[21]</sup>,成熟叶片叶肉组织具发达的贮水薄壁细胞<sup>[7]</sup>,单宁细胞密度增大<sup>[22]</sup>。随着盐度的提高,叶片的叶绿素含量相应提高,而可溶性糖含量则降低<sup>[23]</sup>。一些红树植物为适应海滩盐渍环境,不但叶片表皮细胞形成了厚的角质层,甚至还分化出了盐腺等泌盐的结构<sup>[23]</sup>。

### 2.2 根系适应性

植物根系是与土壤直接接触的器官,为减小土壤盐渍化带来直接伤害,碱蓬等植物通过增加植物根系总长度、总吸收面积和根总体积等来适应盐胁迫<sup>[24]</sup>;随着盐度的升高,柽柳根冠比增加,根系密度则减小<sup>[19]</sup>,可以通过根冠的异速生长来适应逆境<sup>[25]</sup>。拒盐植物根的外皮层栓质化,使得盐分很难浸入根中<sup>[18]</sup>。非泌盐红树植物根部具有拒盐作用,主要通过根系内皮层中发达的凯氏带,使木质部中的盐分下降,拒盐效率是泌盐红树的 10 倍左右<sup>[26]</sup>。此外,生活在潮水带的植物,一般具有发达的外皮层和皮层通气组织<sup>[27]</sup>。

### 2.3 生长适应性

滨海植物对盐度有一定的适应性,随着盐浓度的增加,植物生长势呈现先上升后下降的趋势<sup>[28-30]</sup>,植物株高和地上部生物量均随着盐度增加呈先增后降的趋势<sup>[31]</sup>。随着植株生长,叶片生物量占比逐渐下降,新增能量集中于根系与茎干以保证植株的存活<sup>[32]</sup>。芦苇通过调整叶片与根中的干物质量,降低自身生长速度,来适应高盐的环境<sup>[33]</sup>。每种植物都有生长耐盐阈值,超过该阈值植物将不能生存,如互花米草 *Spartina alterniflora* 存活的耐盐阈值为 43‰,海三棱藨草 *Scirpus × mariqueter* 的耐盐阈值为 21‰<sup>[34]</sup>。

### 3 植物生理适应性

在盐胁迫下, 海滨耐盐植物的叶片光合作用、生产代谢功能、体内蛋白质合成、水分代谢及离子吸收等植物生理生化过程都将受到影响<sup>[35]</sup>, 每一种植物都会进行适当的生理调整以与环境相适应。在盐胁迫下, 植物主要通过进行渗透调节、提高抗氧化能力、丛植菌根协同抗盐、改变光合途径、分泌激素调节等方法来减轻不良环境带来的伤害。

#### 3.1 进行渗透调节

渗透调节是植物适应盐碱胁迫的主要生理机制。渗透调节主要包括吸收  $K^+$ 、 $Mg^{2+}$ 、 $Cl^-$ 、 $Ca^{2+}$  等无机离子调节和生成脯氨酸、甜菜碱、可溶性糖等有机物调节两种, 降低细胞质的渗透势, 保证植物从外界吸收水分, 缓解渗透胁迫对植物造成的伤害。这两类渗透调节物质在植物抵抗盐碱胁迫中都发挥着重要作用。

在盐碱胁迫下,  $Na^+$  的积累会使细胞的膜系统受损, 植物通过减少  $Na^+$  从植物根部吸收、控制  $Na^+$  往茎叶输送、将多余  $Na^+$  储存在液泡中等方式应对高盐环境<sup>[36]</sup>; 此外, 高浓度的  $K^+$  也可以提高耐盐性, 通过提高  $K^+/Na^+$  比可以调节植物正常生理代谢活动<sup>[37]</sup>。 $Ca^{2+}$  是一种重要的信号传导物质, 植物可以从液泡中释放  $Ca^{2+}$ , 同钙调蛋白等钙结合蛋白进行结合, 进而调节基因表达或细胞的代谢, 从而让植物适应逆境<sup>[38]</sup>。 $Mg^{2+}$  是叶绿素的组成成分之一, 是光合和呼吸过程中多种酶的活化剂, 也是 DNA 和 RNA 聚合酶的激活剂。在盐胁迫下, 防止对叶片的损伤, 植物根系向地上部运输  $K^+$ 、 $Ca^{2+}$ 、 $Mg^{2+}$  的能力增强, 使  $Na^+$  含量维持在较低水平<sup>[39]</sup>。此外, 耐盐植物也通过自身的调节来调控离子的吸收和区域化来抵抗或者减轻过量的有毒离子对细胞的毒害。

脯氨酸是植物受到逆境胁迫的一种信号, 在盐碱胁迫下, 植物叶片中的脯氨酸含量增大<sup>[40]</sup>。脯氨酸的大量累积一方面增加了细胞的渗透压, 促进细胞吸水; 另一方面维持细胞的膨胀状态。研究表明, 玉蕊 *Barringtonia racemosa* 幼苗叶片中的脯氨酸含量随着盐度的增大, 整体呈上升趋势, 盐度在 0‰ ~ 10‰ 时, 随着盐度的增大叶片中的脯氨酸含量缓慢升高, 超过 10‰ 的临界盐浓度后, 叶片中的脯氨酸含量迅速升高, 表现出较好的抗盐性<sup>[41]</sup>。甜菜碱是一种有机渗透调节物质, 也是植物遭受逆境的一种信号物质<sup>[42]</sup>, 藜科 *Chenopodiaceae* 和禾本科 *Poaceae* 植物受到盐碱胁迫时, 会积累大量甜菜碱缓解伤害。可溶性糖是许多非盐生植物的渗透调节剂, 可直接参与其他化合物的合成、维持细胞膜的稳定<sup>[43]</sup>。

#### 3.2 提高抗氧化能力

在盐碱胁迫下, 植物的体内会积累活性氧与蛋白质、脂类和 DNA 反应, 破坏细胞膜质<sup>[44]</sup>, 影响细胞正常的生理功能。滨海植物体内有一套完整的酶促和非酶促活性氧清除系统, 让植物适应逆境, 酶促系统的抗氧化酶主要有过氧化氢酶、超氧化物歧化酶、谷胱甘肽还原酶、过氧化物酶、抗坏血酸过氧化物酶等<sup>[45]</sup>, 其中, 超氧化物歧化酶作为防御的第一条线, 它能特异性地将超氧阴离子 ( $O_2^-$ ) 歧化为  $H_2O_2$  和  $O_2$ <sup>[46]</sup>, 过氧化氢酶和过氧化物酶可以清除  $H_2O_2$ , 将其氧化还原为  $H_2O$  和  $O_2$ , 从而避免膜系统被氧化。非酶系统清除抗氧化物主要包括类胡萝卜素、抗坏血酸、多元醇等。

#### 3.3 丛植菌根协同抗盐

丛枝菌根真菌 (AMF) 是一种有益的土壤微生物, 在滨海盐渍土壤中数量繁多、种类丰富, 且能够与海滨植物根系形成互惠共生体——丛枝菌根, 用来促进植物建立离子平衡, 有助于吸收土壤养分, 抑制盐分进入植物体内<sup>[47]</sup>, 从而提高植物的耐盐性。植物也可以通过丛枝菌根扩大吸水范围, 提高吸水能力<sup>[48]</sup>。植物可以通过丛枝菌根积累渗透调节物质, 调节抗氧化系统和内源植物激素等方式减少活性氧, 进而提高植物的抗氧化性<sup>[49]</sup>, 从而保护植物细胞膜系统和光合系统, 提高植物耐盐性<sup>[50]</sup>。此外, 研究发现丛枝菌根真菌可以促进大叶女贞 *Ligustrum compactum*<sup>[51]</sup>、芦苇<sup>[52]</sup>、秋茄<sup>[53]</sup>、紫薇 *Lagerstroemia indica*<sup>[54]</sup> 等植物在盐胁迫中正常生长, 提高植物对盐胁迫的耐受性, 增加植物的产量和质量。

#### 3.4 改变光合途径

光合作用是植物生长所需物质和能量的来源, 随着盐浓度的增加, 植物的光合作用受盐胁迫增加。在盐胁迫

胁迫下,植物叶片气孔关闭,影响了体内外的气体交换,另外,在盐胁迫下叶肉细胞的光合活性也会下降,这双重原因引起植物叶片光合效率降低<sup>[55]</sup>。柽柳具有较高的耐盐性,但是超过其最适盐度,柽柳的气孔孔径将会显著减小,甚至关闭,直接影响CO<sub>2</sub>的吸收和水分的蒸腾,进而影响光合作用<sup>[19]</sup>。另一方面,在盐胁迫下,植物光合结构受损,电子传递速率下降,叶片净光合速率下降,‘中山杉 406’*Taxodium ‘Zhongshanshan 406’*可以通过提高水分和对弱光的利用率,来减弱盐碱混合胁迫对其光合机制的影响<sup>[56]</sup>。在盐胁迫下,鸡爪槭*Acer palmatum*叶片的叶绿素和含水量会显著下降,从而导致植物光合作用受到抑制<sup>[57]</sup>。盐胁迫下银叶树*Heritiera littoralis*启动光保护机制,以热耗散途径为主的光系统Ⅱ调节性能量耗散,保护光合机构免受伤害<sup>[55]</sup>。此外,某些植物能以C<sub>4</sub>和CAM途径固定CO<sub>2</sub>,增加光合速率,从而更好地适应盐渍环境<sup>[58]</sup>,如冰叶日中花*Mesembryanthemum crystallinum*等植物在高盐度下可以从C<sub>3</sub>植物,转变成CAM植物<sup>[59]</sup>,盐生植物獐毛*Aeluropus sinensis*在较高的盐度下,光合作用可以从C<sub>3</sub>转变为C<sub>4</sub>途径<sup>[60]</sup>,CAM、C<sub>4</sub>植物是从C<sub>3</sub>植物进化而来的高光效种类<sup>[61]</sup>,更有利于提高其对盐渍生境的适应能力。

### 3.5 分泌脱落酸调节

脱落酸是一种植物体内的内源激素,又被称为“胁迫激素”,在干旱、高盐、低温等逆境胁迫下,是抗逆的诱导因子,为抗逆性起到了重要作用<sup>[62]</sup>。研究发现,采用梯度盐度胁迫的方法处理条斑紫菜*Porphyra yezoensis*,发现在高盐胁迫下,其细胞内的脱落酸含量随盐度的增加而增加<sup>[63]</sup>。脱落酸可以促进植物PP2C蛋白磷酸酶活化,激活转录因子,诱导基因表达<sup>[64]</sup>,可以刺激气孔关闭、积累渗透相溶性物质、进行离子的选择性吸收等方式调节代谢活动,最终调控植物适应外界高盐环境<sup>[65]</sup>。研究发现,忍冬*Lonicera japonica*幼苗在盐碱胁迫下,为缓解损伤,大量分泌脱落酸,增强植物的抗氧化系统及其清除自由基的能力,以适应研究环境<sup>[66]</sup>。此外,脱落酸可以诱导植物体内渗透调节物质脯氨酸的大量积累,并使相关保护性酶的活性变大<sup>[62]</sup>。

## 4 展望

近年来,人们对植物耐盐性的研究逐渐深入,并随着分子生物学、转录组学、蛋白组学等相关领域的快速发展以及新一代DNA测序技术的应用,对盐胁迫信号传导通路、耐盐基因的鉴定、克隆及表达等方面有了新的认识。如找到了许多合成渗透调节物质的基因,棉子糖类(如*AtGolS1*, 2, 3)、甘露醇(*mtlD*)、甜菜碱(如*CMO*、*BADH*、*betB*、*CDH*、*codA*)和脯氨酸(如*P5CS*)已被克隆,过量表达这些基因都不同程度地提高了转基因植物的耐盐性和抗旱性<sup>[67]</sup>。利用比较基因组学方法来确定盐芥*Thellungiella salsuginea*基因组和拟南芥*Arabidopsis thaliana*基因组之间的差异及其与盐胁迫反应和抗盐的关系,最终鉴定其耐盐的分子机制<sup>[68]</sup>。植物的耐盐性毕竟是多基因控制和多因素综合作用的结果,仍有许多问题未能解决,随着技术的不断进步,未来对植物耐盐机理、耐盐基因组成等将会更加清楚,将通过基因工程手段与传统育种技术来培育更多、更好的耐盐性植物,为治理滨海盐碱土地、修复海岸线生态做出贡献。

### 参考文献:

- [1] 国家海洋局. 中国海洋统计年鉴-2010[M]. 北京: 海洋出版社, 2011: 31.
- [2] GAIROLA S, BHATT A, EL-KEBLAWY A. A perspective on potential use of halophytes for reclamation of salt-affected lands [J]. *Wulfenia*, 2015 (22): 88-97.
- [3] 侯军铭, 梁海永, 王颖, 等. 不同盐碱区白榆、白蜡、紫穗槐、柽柳体内离子分布特征[J]. 中国农学通报, 2009, 25 (09): 277-281.
- [4] 王伟华, 张希明, 闫海龙, 等. 盐处理对多枝柽柳光合作用和渗透物质的影响[J]. 干旱区研究, 2009, 26 (04): 561-568.
- [5] 马海燕, 田长彦, 冯固, 等. 多细胞盐腺离子选择性分泌机理及其成因[J]. 中国科学: 生命科学, 2010, 40 (12): 1161-1168.
- [6] 叶勇, 卢昌义, 胡宏友, 等. 三种泌盐红树植物对盐胁迫的耐受性比较[J]. 生态学报, 2004, 24 (1): 2444-2450.
- [7] 陈健辉, 缪绅裕, 黄丽宜, 等. 海桑和无瓣海桑叶片结构的比较研究[J]. 植物科学学报, 2015, 33 (01): 1-8.
- [8] 吕秀云, 油天钰, 赵娟, 等. 盐胁迫下藜的形态结构与生理响应[J]. 植物生理学报, 2012, 48 (5): 477-484.
- [9] 杨美娟, 杨德奎, 李法曾. 中亚滨藜盐囊泡形态结构与发育研究[J]. 西北植物学报, 2006, 26 (8): 1575-1578.

- [10] 徐微风. 冰菜对海水倒灌田生态修复以及海水胁迫植物特性变化研究[D]. 海南: 海南大学, 2018.
- [11] 刘佳欣, 张会龙, 邹荣松, 等. 不同类型盐生植物适应盐胁迫的生理生长机制及  $\text{Na}^+$  逆向转运研究进展[J]. 生物技术通报, 2023, 39 (01): 59–71.
- [12] 田长彦, 李春俭. 一年生盐生植物耐盐机制研究进展[J]. 植物生态学报, 2009, 33 (06): 1220–1231.
- [13] 赵可夫. 植物对盐渍逆境的适应[J]. 生物学通报, 2002 (06): 7–10.
- [14] 陈琳, 张佃文, 刘子亭, 等. 黄河三角洲河滩与潮滩芦苇对盐胁迫的生理生态响应[J]. 生态学报, 2020, 40 (06): 2090–2098.
- [15] 党瑞红, 周俊山, 范海. 海滨锦葵的抗盐特性[J]. 植物生理学通讯, 2008 (04): 635–638.
- [16] 张宜辉, 王文卿, 林鹏. 红树植物的盐分平衡机制[J]. 海洋科学, 2007 (11): 86–90.
- [17] 杨少辉, 季静, 王罡, 等. 盐胁迫对植物影响的研究进展[J]. 分子植物育种, 2006 (S1): 139–142.
- [18] 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 (03): 82–86.
- [19] 李彩霞, 兰海燕. 荒漠植物怪柳抗逆机制的研究进展[J]. 生物技术通报, 2021, 37 (05): 128–140.
- [20] 叶春江, 赵可夫. 高等植物大叶藻研究进展及其对海洋沉水生活的适应[J]. 植物学通报, 2002 (02): 184–193.
- [21] 张世柯, 黄耀, 简曙光, 等. 热带滨海植物红厚壳的抗逆生物学特性[J]. 热带亚热带植物学报, 2019, 27 (04): 391–398.
- [22] 刘睿, 孙伟, 巢壮香, 等. 盐胁迫下木樨幼苗叶片的解剖学变化[J]. 热带亚热带植物学报, 2009, 17 (02): 169–175.
- [23] 李元跃, 林鹏. 中国红树植物生态解剖学研究综述[J]. 海洋科学, 2006 (04): 69–73.
- [24] 郭建荣, 郑聪聪, 李艳迪, 等.  $\text{NaCl}$  处理对真盐生植物盐地碱蓬根系特征及活力的影响[J]. 植物生理学报, 2017, 53 (01): 63–70.
- [25] 宋香静. 黄河三角洲湿地不同盐分条件对怪柳根系的影响[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2017.
- [26] 段贤朋, 黄伟, 吴辉, 等. 红树植物盐胁迫适应机制研究进展[J]. 湖南农业科学, 2012 (12): 35–37.
- [27] 陈健辉, 缪绅裕, 秦玉环, 等. 不同盐度下互花米草根结构的比较研究[J]. 植物科学学报, 2015, 33 (04): 482–488.
- [28] 李卫林, 罗冬莲, 杨芳, 等. 盐度对水培海马齿生长和生理生化因子的影响[J]. 厦门大学学报 (自然科学版), 2019, 58 (01): 63–69.
- [29] 张佳鹏, 高永, 党晓宏, 等. 紫穗槐幼苗根系形态对  $\text{NaCl}$  盐胁迫的响应[J]. 水土保持通报, 2020, 40 (02): 54–58, 68.
- [30] 麻莹, 曲冰冰, 郭立泉, 等. 盐碱混合胁迫下抗碱盐生植物碱地肤的生长及其茎叶中溶质积累特点[J]. 草业学报, 2007 (04): 25–33.
- [31] 刘伟成, 郑春芳, 陈琛, 等. 花期海蓬子对盐胁迫的生理响应[J]. 生态学报, 2013, 33 (17): 5184–5193.
- [32] 严雪婷, 顾肖璇, 陈鹭真. 红树植物生活史过程的能量利用策略[J]. 生态学杂志, 2021, 40 (01): 245–254.
- [33] LI L P, HAN X W, THEV S N, et al. A comparison of the functional of traits of common reed (*Phragmites australis*) in northern China: aquatic vs. terrestrial ecotypes[J]. PLoS One, 2014, 9 (2): e89063.
- [34] 李伟, 袁琳, 张利权, 等. 海三棱藨草及互花米草对模拟盐胁迫的响应及其耐盐阈值[J]. 生态学杂志, 2018, 37 (09): 2596–2602.
- [35] 王宏信, 骆娟, 李向林. 海滨耐盐植物耐盐性及其形态和生理适应性研究进展[J]. 生物学杂志, 2019, 36 (06): 86–89.
- [36] PORCEL R, AROCA R, RUIZ-LOZANO J M. Salinity stress alleviation using arbuscular mycorrhizal fungi: A review[J]. Agron Sustain Develop, 2012, 32 (1): 181–200.
- [37] KOPITTK E P. Interactions between Ca, Mg, Na and K: Alleviation of toxicity in saline solutions[J]. Plant Soil, 2012: 352 (1–2) 353–362.
- [38] 刘雅辉, 王秀萍, 刘广明, 等. 滨海盐土区 4 种典型耐盐植物盐分离子的积累特征[J]. 土壤, 2017, 49 (04): 782–788.
- [39] 於朝广, 李颖, 谢寅峰, 等.  $\text{NaCl}$  胁迫对中山杉幼苗生长及离子吸收、运输和分配的影响[J]. 植物生理学报, 2016, 52 (09): 1379–1388.
- [40] 刘铎, 丛日春, 党宏忠, 等. 柳树幼苗渗透调节物质对中、碱性钠盐响应的差异性[J]. 生态环境学报, 2014, 23 (9): 1531–1535.
- [41] 梁芳, 黄秋伟, 於艳萍, 等. 濒危半红树植物玉蕊对盐胁迫的生理响应及其相关性分析[J]. 中南林业科技大学学报, 2019, 39 (10): 12–18.
- [42] 王东明, 贾媛, 崔继哲. 盐胁迫对植物的影响及植物盐适应性研究进展[J]. 中国农学通报, 2009, 25 (04): 124–128.
- [43] 武香, 倪建伟, 张华新, 等. 盐胁迫下不同盐生植物渗透调节的生理响应[J]. 东北林业大学学报, 2012, 40 (08): 29–33.
- [44] SINGH N, SATISH C. Nitric oxide and iron modulate heme oxygenase activity as a long distance signaling response to salt stress in sunflower seedling cotyledons[J]. Nitr Oxid, 2016, 53: 54–64.
- [45] 薛鑫, 张芊, 吴金霞. 植物体内活性氧的研究及其在植物抗逆方面的应用[J]. 生物技术通报, 2013 (10): 6–11.
- [46] 杨舒怡, 陈晓阳, 惠文凯, 等. 逆境胁迫下植物抗氧化酶系统响应研究进展[J]. 福建农林大学学报 (自然科学版), 2016, 45 (05): 481–489.
- [47] HAMMER E C, NASR H, PALLON J, et al. Elemental composition of arbuscular mycorrhizal fungi at high salinity[J]. Mycorrhiza, 2011, 21 (2): 117–129.
- [48] 祝英, 熊俊兰, 吕广超, 等. 丛枝菌根真菌与植物共生对植物水分关系的影响及机理[J]. 生态学报, 2015, 35 (08): 2419–2427.
- [49] 孙思淼, 常伟, 宋福强. 丛枝菌根真菌提高盐胁迫植物抗氧化机制的研究进展[J]. 应用生态学报, 2020, 31 (10): 3589–3596.
- [50] 潘晶, 黄翠华, 罗君, 等. 盐胁迫对植物的影响及 AMF 提高植物耐盐性的机制[J]. 地球科学进展, 2018, 33 (04): 361–372.

