



柽柳组培苗抗氧化酶及渗透调节物质 对 NaCl 胁迫的响应

郭楠楠, 陈学林*, 张 继, 陈金元, 朱愿军, 丁映童

(西北师范大学 生命科学学院, 兰州 730070)

摘 要:以柽柳种子为材料,利用组培方法建立其无菌离体培养体系而获得组培苗。向培养基 (MS+1.0 mg/L 6-BA+0.1 mg/L NAA) 中添加不同浓度 NaCl(0、50、80、100、120、150 和 200 mmol/L)建立胁迫条件,测定各浓度 NaCl 胁迫下柽柳组培苗抗氧化酶活性、渗透调节物质含量、质膜透性及超氧阴离子(O_2^-)生成速率等的变化,探讨柽柳组培苗应对 NaCl 胁迫的生理机制。结果显示:(1)随着 NaCl 胁迫浓度的增加,柽柳组培苗超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)活性表现出先增加后降低的趋势,并均在 100 mmol/L NaCl 的胁迫下达到最大值,而抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性则表现出逐渐下降的趋势;(2)随着 NaCl 胁迫浓度的增加,组培苗体内有机渗透调节物质游离脯氨酸(Pro)、可溶性蛋白(Pr)和可溶性糖的含量逐渐升高且显著高于同期对照,在 200 mmol/L 浓度下分别比对照显著增加 53.77%、47.38%和 67.65%;(3)组培苗过氧化氢(H_2O_2)、超氧阴离子(O_2^-)生成速率、丙二醛(MDA)含量以及细胞质膜透性也随着 NaCl 胁迫浓度的增加均表现出逐渐增加的趋势且显著高于同期对照,在 200 mmol/L 浓度下分别比对照显著增加 36.42%、58.71%、82.60%和 42.54%。研究表明,柽柳组培苗抗氧化酶系统在低浓度 NaCl(≤ 100 mmol/L)胁迫下表现出良好的活性氧清除活性,而其体内渗透调节物质在各浓度胁迫下均发挥着积极的调节作用,从而使柽柳表现出较强的耐盐性。

关键词:柽柳;组培苗;盐胁迫;抗氧化酶系统;渗透调节物质

中图分类号:Q945.78 文献标志码:A

Changes in Antioxidase Activity and Osmotic Adjusting Substance of *Tamarix chinensis* Seedlings under NaCl Stress

GUO Nannan, CHEN Xuelin*, ZHANG Ji, CHEN Jinyuan, ZHU Yuanjun, DING Yingtong

(College of Life Science, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China)

Abstract: To obtain tissue-cultured plant, We used *Tamarix chinensis* seeds as materials and established their sterile isolated culture system by tissue culture method. A stress condition was formed through adding different concentrations of NaCl (0, 50, 80, 100, 120, 150 and 200 mmol/L) to the medium (MS+1.0 mg/L 6-BA+0.1 mg/L NAA). To explore the physiological mechanism of *T. chinensis* tissue-cultured plant response to NaCl-stress, We investigated the changes of activities of *T. chinensis* tissue-cultured plant antioxidantases, contents of osmotica, plasma membrane permeability and production rate of super oxygen anion (O_2^-) under different concentrations of NaCl-stress. The results indicated that: (1) The activities of superoxide dismutase (SOD) and peroxidase (POD) of *T. chinensis* tissue-cultured plant were rising and then

收稿日期: 2015-03-12; 修改稿收到日期: 2015-06-12

基金项目: 国家自然科学基金(31200255); 西南突发性灾害应急与防控技术集成与示范(2012BAD20B06)

作者简介: 郭楠楠(1987-), 女, 在读硕士研究生, 主要从事系统与进化植物学研究。E-mail: guonannan2014@163.com

* 通信作者: 陈学林, 博士, 教授, 硕士生导师, 主要从事系统与进化植物学和种子生态学研究。E-mail: chenxuelin63@gmail.com

going down as concentrations of NaCl-stress were increasing, and both at 100 mmol/L NaCl-stress reached a maximum, whereas, the activity of ascorbic acid peroxidase (APX) was gradually declining. (2) The contents of osmotica such as free proline (Pro), soluble protein (Pr) and soluble sugar of tissue-cultured plant were gradually rising and significantly higher than that of the concurrent control as concentrations of NaCl-stress were increasing, and at 200 mmol/L concentration notably increased 53.77%, 47.38% and 67.65%, respectively. (3) The production rates of hydrogen peroxide (H_2O_2) and super oxygen anion (O_2^-), content of malonic dialdehyde (MDA) and plasma membrane permeability of tissue-cultured plant were all gradually rising and significantly higher than that of the concurrent control as concentrations of NaCl-stress were increasing, and at 200 mmol/L concentration notably increased 36.42%, 58.71%, 82.60% and 42.54%, respectively. The study confirmed that antioxidases system of *T. chinensis* tissue-cultured plant showed favorable active oxygen scavenging activity under a low concentration of NaCl-stress (≤ 100 mmol/L) and the osmotica played positively regulated functions under different concentrations of NaCl-stress. Accordingly, *T. chinensis* showed a strong salt tolerance.

Key words: *Tamarix chinensis*; tissue-cultured plant; NaCl-stress; antioxidase system; osmotica

柽柳 (*Tamarix chinensis* Lour.) 是柽柳科 (Tamaricaceae) 柽柳属 (*Tamarix*) 的灌木或小乔木, 广泛分布于中国生态环境条件十分脆弱, 土壤沙漠化、盐渍化日趋严重的西北干旱、半干旱地区, 是典型的盐生植物^[1-2]。柽柳属植物具有抗干旱、耐贫瘠、耐盐碱、耐风蚀沙埋、根系发达、寿命长等特性, 在维持荒漠生态系统的生物多样性、生态服务功能及稳定性等方面具有重要的作用, 是水土保持、荒漠化防治和土壤改良的优良造林树种^[3], 同时, 它还是重要的工业用材和薪材、优良的饲料源、中药^[4]和鞣料原料, 也是观赏价值极高的景观树种, 研究植物耐盐性和耐盐基因克隆的理想材料^[5]。目前关于柽柳的研究主要包括组织培养及快繁的研究, 韦小敏等^[6]、韩琳娜等^[7]、李先芳等^[8]均对 MS 培养基附加激素 6-BA 和 NAA 柽柳不定芽的诱导、生根及丛生芽繁殖最佳激素水平进行了探究, 研究结果有所不同, 可能与其柽柳产地及品种特性有关。还有对柽柳耐盐机理方面的研究, 许多学者研究了柽柳属植物中与耐盐有关的形态学适应特征、泌盐适应机理, 包括盐腺的结构、发育、分泌离子种类以及保护性物质等, 例如不同浓度 NaCl 对柽柳插穗芽萌发和新梢生长的影响, 柽柳插穗单盐胁迫水培试验, 以及对柽柳泌盐机理和耐盐机制进行的专项研究^[9-10], 各项研究均显示, 柽柳属植物的泌盐腺在调节体内离子平衡、维持渗透压稳定、完成正常生理活动及提高植物耐盐性能等方面发挥重要作用。但关于 NaCl 胁迫下柽柳组培苗抗盐性及抗氧化系统的研究未见报道。本研究以柽柳组培苗为试材, 通过测定不同浓度 NaCl 胁迫下柽柳组培苗抗氧化酶活性、渗透调节物质含量、质膜透性及超氧阴离子 (O_2^-) 生成速

率等的变化, 探讨柽柳组培苗应对 NaCl 胁迫的生理机制, 为其它的植物耐盐生理研究及耐盐分子生物学研究提供理论依据和参考。

1 材料和方法

1.1 实验材料

本实验以采自甘肃省金昌市的柽柳种子为材料, 通过常规组培方法 (温度 25℃, 光照时间 16 h/d, 光照强度 2 000 lx) 待嫩芽长至 1 cm 左右, 取其芽尖, 进行无菌消毒, 转移接种在不含任何植物激素的 MS 培养基上获得无菌苗, 然后在 MS+6-BA 1.0 mg/L+NAA 0.1 mg/L 培养基上增殖培养, 获得大量组培苗。

1.2 实验方法

1.2.1 材料处理 将生长良好的柽柳组培苗在无菌的条件下转接在含不同浓度 NaCl 的 MS+6-BA 1.0 mg/L+NAA 0.1 mg/L 培养基上, NaCl 浓度梯度为 0、50、80、100、120、150、200 mmol/L。培养基 pH 值均调至 5.8, 培养 3 d 后取其幼苗用去离子水冲洗干净并吸干水分, 称得鲜质量测定相关指标, 每个处理做 3 次重复。

1.2.2 生理指标测定 SOD 活性采用 NBT 光化学还原反应法测定; POD 活性采用愈创木酚比色法测定; APX 活性检测参照文献^[11-12], 采用考马斯亮蓝 G-250 染色法测定可溶性蛋白含量; 采用茚三酮比色法测定游离脯氨酸含量^[13]; 可溶性糖按照李合生蒽酮比色法测定^[14], 采用硫代巴比妥酸比色法测定丙二醛含量; 电导率法测定质膜透性; 超氧阴离子 (O_2^-) 的生成参照王爱国等^[15]的方法。 H_2O_2 的含量检测参照 Sergiev 方法^[16]。

1.3 数据统计

所有实验均做 3 次重复,所涉及的统计分析均使用 Excel、SPSS18.0 进行数据处理和统计分析,多重比较采用 Duncan 法。

2 结果与分析

2.1 不同浓度 NaCl 胁迫对柽柳组培苗抗氧化酶活性的影响

图 1 结果显示,各浓度 NaCl 胁迫下柽柳组培苗 3 种抗氧化酶(SOD、POD、APX)活性均有不同程度变化。其中,随着 NaCl 浓度的增加,SOD 和 POD 活性均呈先升后降的趋势,均在 100 mmol/L 时出现峰值,此时比 CK 分别显著增加了 35.17%、27.30%;而 APX 活性则一直呈下降趋势,且随着处理浓度的升高其下降幅度增大,并显著低于对照,在 NaCl 浓度达到 200 mmol/L 时,其活性与对照相比显著下降了 22.11%。结果表明:柽柳抗氧化酶

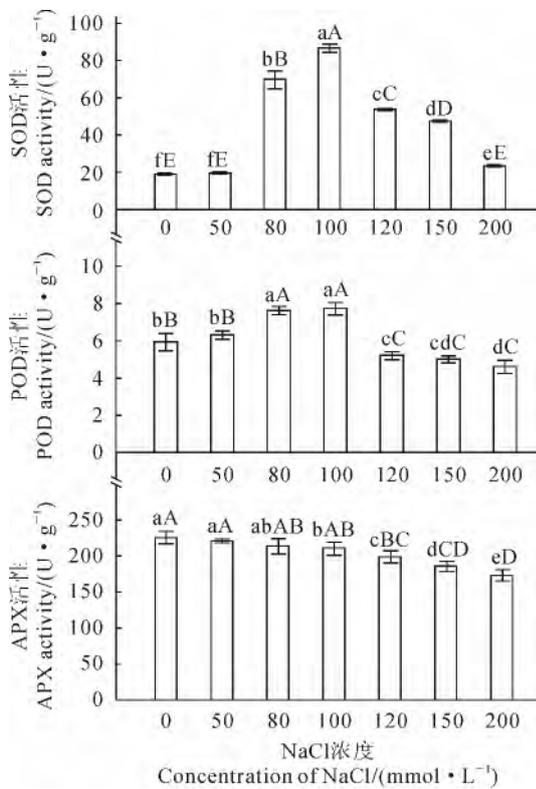


图 1 不同浓度 NaCl 胁迫下柽柳组培苗 SOD、POD、APX 活性的变化

不同小写和大写字母分别表示处理间的差异分别达 0.05 和 0.01 显著性水平;下同

Fig. 1 SOD, POD and APX activities in seedlings of *T. chinensis* under different concentrations of NaCl. The different normal and capital letters indicated significant difference among treatments at 0.05 and 0.01 levels, respectively; The same as below

活性在低浓度(<100 mmol/L)盐胁迫下有相应的适应能力,从而使活性氧的产生和清除保持一种动态平衡,减少膜脂发生过氧化;而在高浓度(>100 mmol/L)的盐胁迫下抗氧化酶活性下降,而 APX 活性持续下降,说明自由基的积累增加,活性氧代谢的动态平衡被打破,植物体受到一定的程度的伤害。可见,抗氧化酶活性的调节是柽柳组培苗应对盐分胁迫的主要对策之一。

2.2 不同浓度 NaCl 胁迫对柽柳组培苗渗透调节物质含量的影响

图 2 结果显示,随 NaCl 浓度增加,柽柳组培苗可溶性蛋白、脯氨酸和可溶性糖含量均呈现逐渐上升趋势,并显著高于对照,如在 200 mmol/L NaCl 胁迫下,柽柳组培苗的可溶性蛋白、脯氨酸和可溶性糖含量分别比对照显著增加了 47.38%、53.77%和 67.65%。说明不同浓度盐胁迫下柽柳组培苗均能通过增加可溶性蛋白、脯氨酸和可溶性糖含量来加强其渗透调节能力,并以可溶性糖为主。可见,渗透调节物质的积累是柽柳组培苗应对盐分胁迫的另一主要对策,主要通过调节细胞内的渗透压来维持细

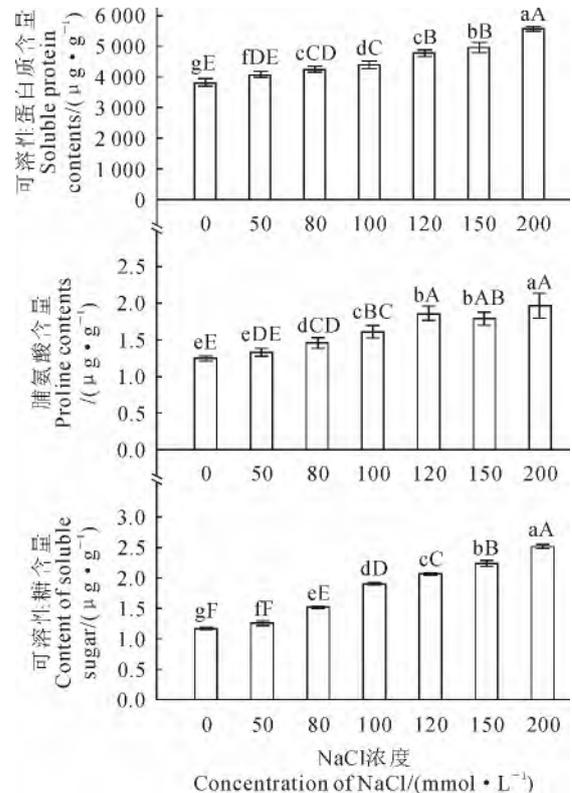


图 2 不同浓度 NaCl 胁迫下柽柳组培苗可溶性蛋白、脯氨酸和可溶性糖含量的变化

Fig. 2 Changes of soluble protein, proline and soluble sugar contents in seedlings of *T. chinensis* under different concentrations of NaCl

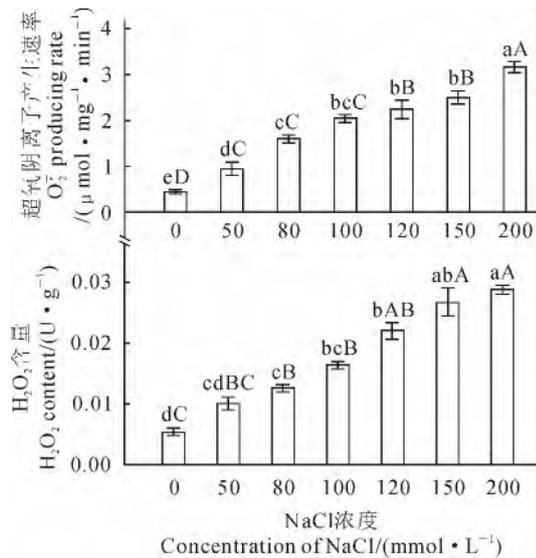


图3 不同浓度 NaCl 胁迫下超氧阴离子产生速率和 H₂O₂ 含量的变化

Fig. 3 Changes of superoxide anion production rate and H₂O₂ content in seedlings of *T. chinensis* under different concentrations of NaCl

胞渗透平衡,在整个胁迫过程中对柽柳组培苗起着积极的渗透调节作用;当其受到盐分胁迫时渗透调节物质含量增加,在一定程度上反映了柽柳组培苗受胁迫程度和组培苗对盐分胁迫的忍受和抵抗能力。

2.3 不同浓度 NaCl 胁迫对柽柳组培苗氧自由基产生速率和 H₂O₂ 含量的影响

从图3可以看出,随着 NaCl 胁迫浓度的增加,柽柳组培苗的超氧阴离子产生速率和过氧化氢含量呈现明显增加的趋势,且显著高于对照;当 NaCl 浓度达到 200 mmol/L 时,组培苗的超氧阴离子产生速率和过氧化氢含量比对照分别显著增加了 58.71%、36.42%。说明随着 NaCl 胁迫浓度的升高,抗氧化酶对活性氧的清除与 O₂⁻ 和 H₂O₂ 等活性氧的产生积累之间的平衡被打破,最终表现为抗氧化酶的活性逐渐下降,从而超氧阴离子、过氧化氢等代谢产物的含量逐渐增加,对组培苗个体产生不利的影响,甚至有伤害作用。

2.4 不同浓度 NaCl 胁迫对柽柳组培苗丙二醛含量的影响

图4结果显示,在不同浓度 NaCl 胁迫下,柽柳组培苗的 MDA 含量和质膜透性与对照相比均显著增加,并随盐胁迫浓度呈现逐渐增加趋势;如在 NaCl 浓度达到 200 mmol/L 时,组培苗的 MDA 含量和质膜透性与对照相比分别显著增加了 82.60%

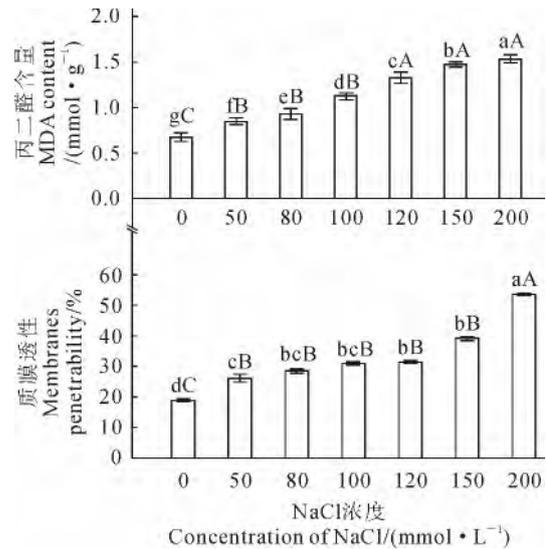


图4 不同浓度 NaCl 胁迫下对柽柳组培苗丙二醛含量和质膜透性的变化

Fig. 4 MDA content and plasma membrane permeability in seedlings of *T. chinensis* under different concentrations of NaCl

和 42.54%。说明随着盐胁迫程度的加深,组培苗体内不断有大量的自由基积累,并且与膜质发生了过氧化反应,对生物膜造成了严重的破坏,膜的通透性随之增加,植物细胞受到不同程度的伤害,导致代谢紊乱,生长明显衰退。从而反映出不同浓度盐胁迫下柽柳组培苗膜脂过氧化程度和系统受伤害程度。

3 讨论与结论

植物在盐胁迫条件下,体内保护性酶(SOD、POD、APX)能相互协调以降低植物体内氧自由基水平,维持植物体正常生长、代谢。盐胁迫条件下,红砂植株的活性氧伤害主要依靠 SOD、POD、APX 等抗氧化酶的协调来防御^[17];洋甘菊体内抗氧化酶活性的增加可清除由于 NaCl 胁迫产生的过量活性氧^[18];低浓度盐处理下,多枝柽柳可通过提高抗氧化酶活性来清除多余的活性氧自由基,减少 MDA 对生物膜的氧化损伤^[19]。所以抗氧化酶活性的高低既是对环境中是否存在活性氧诱因的体现,又是植物体在活性氧诱导下如何启动自身防御机制的反映^[20-21]。SOD 是活性氧清除反应中一种重要酶,在保护细胞免受氧化损伤方面发挥重要作用。SOD 使植物体清除自由基的功能得以维持,从而使植物细胞免受毒害^[22-24]。本研究发现,柽柳组培苗中 POD 和 SOD 的活性均随 NaCl 胁迫浓度的增加呈

先升高后降低的变化趋势,而其叶片 APX 活性随 NaCl 处理浓度的增加而降低,这与胁迫下氧自由基的积累有关。

植物细胞的渗透调节作用是植物适应环境,增强抗逆性的基础,也是植物对盐分和水分胁迫的重要适应手段之一。大多数作物遭受环境胁迫时在体内积累可溶性物质如可溶性蛋白和可溶性糖等,它们对调节渗透均具有重要的作用^[25-27]。本研究表明,随着 NaCl 胁迫浓度的增加,可溶性蛋白、游离脯氨酸以及可溶性糖这些渗透调节物质含量随着胁迫程度增大而显著增加,其中可溶性糖与对照相比极显著增加,这与王聪等^[28]实验结果一致,从而表明渗透调节物质在盐胁迫适应过程中起着重要作用。柽柳组培苗可通过合成和积累渗透调节物质以适应盐胁迫,从而更好地调节细胞内的渗透势,维持水平衡,缓解盐胁迫对植株造成的伤害。

细胞电导率与受伤害程度呈正相关,膜透性的大小反映细胞膜受损的程度,电导率越高说明细胞膜受到的伤害越大。而 MDA 是膜脂过氧化产物,常作为判断膜脂过氧化作用的一种主要指标。本研究发现:随着 NaCl 浓度增加,柽柳细胞电导率也逐渐增大,这与刘锦川的实验结果一致^[29];同时其 MDA 的含量也呈缓慢上升的趋势。MDA 和电导率的显著增加,表明随着胁迫程度增强,植物组织中活性氧增加,膜脂过氧化作用增强,膜的稳定性降

低,细胞内物质大量渗漏,膜的稳定性降低,植物体受到一定的伤害。这与李琼等^[30]对 6 种禾本科牧草幼苗叶片膜脂过氧化作用的研究中 MDA 随盐浓度增加呈先上升后下降的趋势有所不同,其原因可能与不同植物对盐胁迫的耐受机制不同有关。 H_2O_2 的积累可导致膜的伤害,当细胞内的氧分子只接受一个电子时就会转变成 O_2^- ,本研究中 H_2O_2 含量与 O_2^- 产生速率都表现出增加的趋势,这与卞彦等^[31]的实验结果一致。盐胁迫 3 d 后, H_2O_2 和 O_2^- 大量积累,这与柽柳组培苗内 SOD 和 POD 活性的变化密切相关。即氧化酶活性的降低,使得体内的自由基大量积累,引起膜脂过氧化作用,从而增加了膜系统的破坏程度^[32-33]。

综上所述,通过对柽柳组培苗抗氧化酶、渗透调节物质以及 MDA 等生理指标的综合分析可知,在 NaCl 胁迫下,渗透调节物质可溶性蛋白、游离脯氨酸、可溶性糖含量均随 NaCl 胁迫浓度的增加而在植物体内呈明显上升趋势。而柽柳组培苗内 SOD 和 POD 活性均呈先升后降的趋势,且在 100 mmol/L 时活性达到最大值,使 NaCl 胁迫下过量产生的 H_2O_2 和 O_2^- 被及时清除,使细胞膜脂过氧化程度维持在较低水平,植物生长未受显著影响。可见,维持活性较高且相对平衡的抗氧化酶系统以及较强的渗透调节物质对提高柽柳抗 NaCl 胁迫具有重要作用。

参考文献:

- [1] BAO A M(包安明),CHEN Y H(陈云浩),SHI J K(史建康),*et al.* Study on the temporal and spatial characteristics of fractal of land use types in arid area; Taking Tarim river basin as an example[J]. *Arid Land Geography* (干旱区地理),2007,**30**(1):108-114(in Chinese).
- [2] FU A H(付爱红),CHEN Y N(陈亚宁),LI W H(李卫红). Stems water potential of *Tamarix ramosissima* Lbd. and influencing factors in the lower reaches of Tarim River, Xinjiang[J]. *Arid Land Geography* (干旱区地理),2007,**30**(1):108-114(in Chinese).
- [3] ZHANG L B(张立宾),SONG Y R(宋曰荣),WU X(吴 霞). Salt tolerance capability of *Tamarix chinensis* and the effect on the improvement of coastal saline soil [J]. *Journal of Anhui Agri. Sci.* (安徽农业科学),2008,**36**(13):5 424-5 426(in Chinese).
- [4] LI J(李 娟),LI W Q(李玮琪),ZHENG P(郑 萍),*et al.* Phenolic compounds in branches of *Tamarix ramosissima* [J]. *Chinese Materia Medica* (中国中药杂志),2014,**39**(11):2 047-2 050(in Chinese).
- [5] ZHANG ZH Y(张志毅),LIN SH ZH(林善枝),QIAO M J(乔梦吉). Establishment of tissue culture system and research on salt tolerance mechanism of *Tamarix chinensis* Lour[D]. *Beijing Forestry University* (北京林业大学),2007,(6):1-4(in Chinese).
- [6] WEI X M(韦小敏),LI X F(李先芳),LI L H(李利红),*et al.* Coparison on the effect of two different rapid propagation methods of *Tamarix chinensis* [J]. *Journal of Fujian Forestry Science and Technology* (福建农林科技),2006,**33**(3):87-91(in Chinese).
- [7] HAN L N(韩琳娜),LIU H(刘 会),MA M M(马萌萌),*et al.* Rapid propagation of *Tamarix chinensis* Lour[J]. *Forestry Science and Technology* (林业科技开发),2009,**23**(3):107-109(in Chinese).
- [8] LI X F(李先芳),WEI X M(韦小敏),LI L H(李利红). Application of BA and NAA in the rapid propagation *in vitro* of *Tamarix chinensis* [J]. *Jouenal of Anhui Anriculture Sciences* (安徽农业科学),2009,**37**(10):4 396-4 398(in Chinese).
- [9] PANG X A(庞新安),JIANG X(姜 喜),WANG J X(王建勋),*et al.* Recent progress in the research of *Tamarix* L. in China [J]. *Journal*

- of *Tarim University* (塔里木大学学报), 2008, **20**(4): 84–90 (in Chinese).
- [10] ZHANG D Y (张道远), YIN L K (尹林克), PAN B R (潘伯荣). A review on the study of salt glands of *Tamarix* [J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2003, **23**(1): 190–194 (in Chinese).
- [11] 陈建勋, 王晓峰. 植物生理学指导 (第 2 版) [M]. 广州: 华南理工大学出版社, 2002: 24–25, 64–74.
- [12] NAKANO Y, ASADA K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts [J]. *Plant and Cell Physiology*, 1981, **22**: 867–880.
- [13] 王学奎. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2006: 45–51.
- [14] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2003: 112–116.
- [15] LUO G H (罗广华), WANG A G (王爱国), SHAO C B (邵从本), *et al.* The injury of high oxygen concentration to seeds germination and seedlings growth [J]. *Acta Phytophysiological Sinica* (植物生理学报), 1987, **13**(2): 161–167 (in Chinese).
- [16] SERGIEV I, ALEXIEVA V, KARANOV E. Effect of spermine, atrazine and combination between them on some endogenous protective systems and stress markers in plants [J]. *Comptes rendus de l'Académie Bulgare Sciences*, 1997, **51**: 121–124.
- [17] TAN H J (谭会娟), LI X R (李新荣), ZHAO X (赵 昕), *et al.* Study on mechanisms of osmotic regulation of *Reaumuria soongorica* callus in adapting to salt stress [J]. *Journal of Desert Research* (中国沙漠), 2011, **31**(5): 119–123 (in Chinese).
- [18] TAI Y L (邵玉玲), YANG X M (杨秀梅), YUAN Y (袁 艺), *et al.* Effect of NaCl stress on seed germination and seedling growth, physiological index and anatomical structure of *Matricaria chamomilla* [J]. *Journal of Plant Resources and Environment* (植物资源与环境学报), 2013, **22**(2): 78–85 (in Chinese).
- [19] LU Y (鲁 艳), LEI J Q (雷加强), ZENG F J (曾凡江), *et al.* Effect of NaCl treatments on growth and eco-physiological characteristics of *Tamarix ramosissima* [J]. *Journal of Desert Research* (中国沙漠), 2014, **34**(6): 509–515 (in Chinese).
- [20] ZHANG Y X (张义贤). Toxicity of heavy metals to *Hordeum vulgare* [J]. *Acta Scientiae Circumstantiae* (环境科学学报), 1997, **17**(2): 199–205 (in Chinese).
- [21] LIU D Y (刘登义), WANG Y B (王友保), ZHANG X X (张徐祥), *et al.* Effect on sewage irrigation on wheat growth and its activate oxygen [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2002, **13**(10): 319–322 (in Chinese).
- [22] MALLICK N. Copper induced oxidative stress in the chloro-phycean microalga *Chlorella vulgaris* response of the antioxidant system [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2004, **161**: 591–597.
- [23] VALENTINA M. Activities of SOD and the ascorbate glutathion cycle enzymes in subcellular compartments in leaves and roots of the cultivated tomato and its wild salt tolerant relative *Lycopersicon pennellii* [J]. *Plant Physiology*, 2000, **33**: 65–77.
- [24] HAN ZH P (韩志平), GUO SH R (郭世荣), YOU X N (尤秀娜), *et al.* Metabolism of reactive oxygen species and contents of osmotic substances in watermelon seedlings under salinity stress [J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2010, **30**(11): 201–2218 (in Chinese).
- [25] ZHU J F (朱金方), LU ZH H (陆兆华). Changes of osmotic adjusting substances in leaves of *Tamarix chinensis* seedlings under salt and drought stress [J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2013, **33**(2): 357–363 (in Chinese).
- [26] SONG F N (宋福南), YANG C P (杨传平), LIU X M (刘雪梅), *et al.* Effect of salt stress on superoxide dismutase activity of *Tamarix chinensis* [J]. *Journal of Northeast Forestry University* (东北林业大学学报), 2003, **13**(11): 24–26 (in Chinese).
- [27] WANG K (王 锴), ZHANG L X (张立新), GAO M (高 梅), *et al.* Effect of salinity stress on growth and organic osmolytes accumulation of callus and tissue culture seedlings of two *Malus* [J]. *Acta Agriculture Boreali-Occidentalis Sinica* (西北农业学报), 2013, **22**(2): 112–118 (in Chinese).
- [28] WANG C (王 聪), ZHU Y L (朱月林), *et al.* Effect of NaCl stress on antioxidant system and osmotic regulation substances during seed filling period of two vegetable soybean cultivars [J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2012, **32**(2): 297–305 (in Chinese).
- [29] LIU J CH (刘锦川), YUN J F (云锦凤), ZHANG L (张 磊). Physiological characteristics of three *Elymus* grass under NaCl stress [J]. *Acta Agrictir Sinica* (草地学报), 2010, **18**(5): 694–697 (in Chinese).
- [30] LI Q (李 琼), LIU G D (刘国道), XUN SH G Q (郇树乾). The activities of protective enzymes of grass seedlings to long salinity and their relationship to salinity tolerance [J]. *Acta Ecologiae Animalis Domastici* (家畜生态学报), 2005, **26**(5): 63–67 (in Chinese).
- [31] BIAN Y (卞 彦), TAN J K (谈建康), ZHANG J L (张纪林). The contents of H₂O₂ and nucleic acid in wheat leaves under Na-salt stress [J]. *Journal of Nanjing Forestry University* (南京林业大学学报), 2000, **24**(3): 65–67 (in Chinese).
- [32] CHEN Q (陈 沁), LIU Y L (刘友良), CHEN Y H (陈亚华). Relationship between active oxygen damage and tonoplast H⁺-ATPase activity in leaves of barley seedling under salt stress [J]. *Journal of Nanjing Agricultural University* (南京农业大学学报), 1998, **21**(3): 21–25 (in Chinese).
- [33] LEI H L (雷红灵), HU X L (胡雪雷), WU Y X (吴永尧). Effect of selenium on the antioxidant enzyme activity of *Cardamine ensiensis* leaves [J]. *Journal of Huazhong University of Science and Technology* (华中科技大学学报), 2010, **3**(38): 78–85 (in Chinese).

(编辑: 裴阿卫)