

DOI:10.11937/bfyy.201623044

植物抵抗盐胁迫的生理机制

姜 琳, 王有婧, 周 薇, 郭长虹

(哈尔滨师范大学 生命科学与技术学院, 黑龙江省分子细胞遗传与遗传育种重点实验室, 黑龙江 哈尔滨 150025)

摘 要:由于现代农业、气候变化和全球粮食危机的日益严重,粮食产量一直是被广泛关注的课题。环境因素包括生物和非生物胁迫,是影响作物生长和产量的重要原因。盐胁迫是主要的非生物胁迫之一,高浓度的盐将导致植物组织中积累大量有毒的离子及活性氧类物质,破坏了植物细胞内正常代谢的平衡状态,进而影响植物的生长。植物在抵抗盐胁迫方面形成了包括渗透调节、活性氧清除、激素调节、多胺及信号分子调节等复杂生理机制。现对植物耐盐能力的生理和分子机制的研究进展进行综述,以期为筛选高效、高质量的耐盐植物品种资源,利用、改造盐化土壤进行农业生产提供参考。

关键词:植物;耐盐;机制;渗透调节

中图分类号:Q 945.78 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2016)23-0190-05

土地盐渍化是世界性的环境问题之一,全球超过60%的耕地(约 $9.5 \times 10^8 \text{ hm}^2$)是盐渍化土地,并且这个数值呈现逐年增长的趋势。预计至2050年,世界人口将达到96亿左右,这代表全球的粮食总产量至少要增加70%才能维持人们的正常生活所需。过量的盐分会影响植物蛋白质的合成、能量代谢及光合作用效率,从而使植物生理代谢紊乱,严重影响植物产量^[1]。因此对如何提高植物耐盐性、提高农作物在盐碱土中的产量的研究就非常意义。现就植物抵抗盐胁迫的生理机制作一综述,以期为筛选高效、高质量的耐盐植物品种资源,利用、改造盐化土壤进行农业生产提供参考。

1 渗透调节

1.1 无机渗透调节

耐盐性是在较高盐浓度下,植物通过渗透调节维持细胞较高的渗透压,以保证其生理代谢能正常地进行。在盐环境中,植物可以通过对离子的选择性吸收或隔离来维持细胞内外的离子平衡,从而在盐胁迫过程中维持植物体正常的生长状态^[2]。

参与植物渗透调节的无机离子主要是 Na^+ 、 K^+ 和 Cl^- 。保证细胞内 Na^+/K^+ 浓度平衡是植物在盐环境中能够完成其正常生理代谢的关键^[3]。ZHANG等^[4]研究表明盐胁迫条件下,拟南芥为了维持细胞质中酶的活性而在液泡中积累大量 K^+ 。此外,在细胞内要保持较低的 Na^+ 浓度(约少于 $1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$),以防止离子对细胞内物质的伤害作用^[5]。另一方面,参与渗透调节过程的离子中, Cl^- 的作用存在较大争议,有学者认为它只是作为离子电荷的平衡物质而被动进入细胞的,在调节渗透势方面作用不大;而RODIGUEZ等^[6]的报道指出在胁迫初级阶段时,玉米可以通过对 Cl^- 快速吸收来增强植株的耐盐性。细胞质中 Ca^{2+} 是细胞功能调节的重要因素之一。盐胁迫条件下, Ca^{2+} 的吸收受抑制,植物细胞中 Na^+ 浓度升高,使得 K^+/Na^+ 的选择性吸收不能顺利进行。盐条件下,液泡膜上的钙离子通道受诱导而开放,将 Ca^{2+} 释放到细胞质中,与钙调蛋白或其它钙结合蛋白相结合,调节相应的代谢过程或基因表达,从而提高植株的耐盐性。

1.2 有机渗透调节

虽然无机离子可缓解盐胁迫对植物细胞的渗透作用,但较高浓度的无机离子也会对植物生长产生一定的影响,因此植物还需要相容性溶质来平衡细胞内外的渗透势。相容性溶质,也称为兼容渗透调节物质,不带电荷和极性,易溶于水,是即使在高浓度条件下也不会影响细胞正常代谢的有机化合物,主要包括脯氨酸、多元醇、碳水化合物等^[7]。

在盐胁迫过程中,积累脯氨酸的作用是平衡细胞内外的渗透势,阻止细胞质失水。脯氨酸不仅可作为蛋白

第一作者简介:姜琳(1990-),女,硕士研究生,研究方向为植物基因工程。E-mail:2634036758@qq.com.

责任作者:郭长虹(1968-),女,博士,教授,博士生导师,现主要从事植物基因工程等研究工作。E-mail:kaku3008@126.com.

基金项目:国家高技术研究发展计划资助项目(2013AA102607);国家自然科学基金资助项目(31470571);黑龙江省科技攻关资助项目(GA15B105-1);国家转基因生物新品种培育重大专项资助项目(2011ZX08004-002)。

收稿日期:2016-08-04

质等生物大分子的保护剂,还可作为胁迫恢复时的氮源、碳源及还原剂^[8-9]。而甜菜碱除在胁迫期间可以提高细胞的渗透势外,还可以稳定蛋白质、降低活性氧类物质活性、保护光合机构不受胁迫破坏^[10]。RAZA等^[11]的研究表明许多高等植物,在受到盐胁迫时对其叶面进行喷洒甜菜碱处理后,可稳定植物色素、提高光合速率及生长能力。松醇、肌醇和糖醇等多元醇是含3个或以上羟基,极易溶于水,对维持细胞渗透势有积极作用的化合物,可显著增强植株的耐盐性^[12]。碳水化合物如蔗糖等的积累,在减轻胁迫伤害时发挥了重要的作用,主要包括渗透保护,储存碳源和清除ROS。ASISH等^[13]的研究表明,在盐胁迫下不同种类植物的细胞内还原糖(蔗糖、果聚糖)水平都会增加。

1.3 渗透蛋白

SINGH等^[14]在盐条件下生长的烟草(*Nicotiana tabacum* L.)细胞中第一次发现一种在植物受到盐胁迫时合成的,可以提高植物耐盐性的特异蛋白。LAROSA等^[15]将这种蛋白称为渗透蛋白(OSM),随后又获得该蛋白的cDNA序列。渗透蛋白广泛存在于不同植物的不同组织中。植物抵抗盐胁迫过程中,细胞中约40%可溶性OSM聚集在液泡中,因此OSM被认为是盐胁迫调节过程中产生的脱水储藏蛋白^[16]。

2 活性氧清除机制

正常情况下,细胞体内活性氧类物质(ROS)的产生和清除是动态平衡的,而在植物受胁迫时,这种平衡就会被破坏,使ROS大量积累,它可以损害细胞中某些成分(如蛋白质),形成氧损伤。在盐胁迫条件下解除ROS毒性是抗氧化代谢的关键部分,可分为抗氧化酶催化的代谢和非酶化合物催化的代谢。

2.1 酶促清除系统

植物清除ROS物质主要是依靠酶促清除系统来完成的。参与酶促清除活性氧系统的酶主要包括SOD、POD、APX、CAT等。

2.1.1 超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)

SOD是广泛存在于植物体内,在清除ROS类物质方面有着重要作用。它可催化 O_2^- 歧化反应形成过氧化氢和氧气,从而清除细胞内多余超氧根离子。杨艳兵等^[17]用不同浓度NaCl溶液处理熟棉品种‘N181’,较高浓度NaCl(>0.3%)条件会使植株出现大量积累SOD、POD的现象,由此可见,植株受到一定水平的胁迫后,保护酶活性会显著增强,植物对盐的耐受性也显著提高。张勇等^[18]测定了盐条件下红芪的各种生理特性变化趋势,发现植物体内的SOD、POD活性随着盐浓度的升高均呈先增高后降低的变化,表明植物可以适当的通过提高体内保护酶活性来增强植株对盐胁迫的耐受能力。

2.1.2 抗坏血酸过氧化物酶(APX)和过氧化氢酶(CAT)

APX是清除 H_2O_2 的主要抗氧化酶类。FAHEEM等^[19]研究发现,在一定浓度的NaCl(200 mmol·L⁻¹)条件下,转入*PutAPX*基因的拟南芥比未转入该基因的拟南芥表现出较高的叶绿素含量及较低的 H_2O_2 含量。而过氧硝酸盐抑制APX活性,GSNO可提高APX活性。CAT是C3植物清除 H_2O_2 、减轻体内活性氧伤害的关键酶,可催化过氧化氢生成氧气和水。抗坏血酸过氧化物酶主要是清除细胞内米勒反应过程中产生的过氧化氢,而CAT则主要清除光呼吸过程中产生的过氧化氢^[20]。

2.2 非酶促清除系统

2.2.1 谷胱甘肽(GSH)与抗坏血酸(AsA) GSH可与超氧自由基、羟基自由基及 H_2O_2 反应,因此可作为自由基的一种有效清除剂。AsA及GSH是非酶促清除系统中的重要组成部分,能有效地清除活性氧类物质。大多数植物主要依靠AsA-GSH循环系统清除叶绿体中的过氧化氢。ALMUTAWA等^[21]在盐胁迫下,对洋葱应用外来的谷胱甘肽有助于维持质膜透性及细胞活性。同时RAWIA等^[22]还发现在受到盐碱胁迫时,GSH和AsA的应用可以有效地增加植物的高度,分枝数、鲜干质量及碳水化合物、酚类、叶黄素色素、矿物离子含量。

2.2.2 花青素 花青素是植物在盐胁迫过程中所积累的一种类黄酮类物质。VAN等^[23]分离出在盐胁迫下无法积累花色苷的花青素-1(AIR1)突变体,AIR1突变体仅在盐胁迫下显示出花色苷生产缺陷。这种特异性表明,AIR1突变不受花色苷生物合成的影响,而是受盐胁迫响应的调控。

3 激素调节

3.1 脱落酸(ABA)

受胁迫时,植物体内各激素的含量均发生改变,ABA是其中变化最显著的激素之一。积累ABA可以减轻盐对植物进行光合作用及生长发育所产生的抑制作用^[24]。ABA的积累与植物耐盐性之间呈正相关,是由于根中液泡对 K^+ 、 Ca^{2+} 及相容性溶质(如脯氨酸、糖类)的积累,抵消了对 Na^+ 的吸收^[25]。此外,对植物施加外源的ABA也可提高植物体内SOD等抗氧化物酶的活性,从而提高对植物体内多余活性氧类物质的清除能力。

3.2 乙烯(ETH)

除脱落酸之外,ETH也是一种常见的重要的气态激素,它有打破种子休眠、促进开花、果实成熟等作用。盐胁迫对种子的萌发有抑制作用,而这种作用可以通过ACC合成ETH或乙烯利释放ETH得到明显的缓解。GURMANI等^[26]研究了ETH对部分盐生植物种子萌

发的作用,发现外源 ETH 的应用对打破种子休眠没有显著效果,但却能明显地缓解盐对种子萌发所产生的抑制作用。

3.3 细胞分裂素(CTK)

CTK 是从植物中提取或人工合成的一类腺嘌呤衍生物,天然的细胞分裂素可以分为游离态和结合态。植物受盐胁迫时,体内的 CTK 浓度显著降低,使植物生长受抑制并发生早衰现象。LIAO 等^[27]的分析表明细胞分裂素可以减轻盐害作用是与其对植物体内抗氧化酶的促进作用有关。SHEN 等^[28]的研究表明盐条件下,适量施加外源 CTK 可打破种子休眠、减轻盐对种子萌发时的抑制作用、增强植物幼苗的耐盐性、抑制无机离子的积累及蛋白质、叶绿素的降解。

3.4 赤霉素(GA)

赤霉素(GA)是一萜类化合物家族,它能有效地加速细胞伸长,刺激叶和芽生长,阻止器官脱落,也可促进细胞分裂^[29]。WEN 等^[30]发现梗稻日本晴(*Oryza sativa* L.)种子在盐胁迫下的萌发受到显著的抑制,而 GA₃ 能提高种子的发芽率,并可以显著地恢复盐胁迫下幼苗根和芽的伸长和生长,但对幼苗鲜质量的影响并不显著。ALBINO 等^[31]研究发现用外源 GA 处理低盐条件下的植株,可以加速蒸腾作用、增加水的利用率,但对高浓度盐胁迫条件下的作用不显著。

3.5 水杨酸(SA)和油菜素内酯(BR)

SA、BR 也可参与植物对胁迫的响应。在盐环境中,水稻幼苗内源 SA 水平随 SA 生物合成酶活性的增高而提高^[32]。JAYAKANNAN 等^[33]的研究表明,植物体内的 SA 可显著提高拟南芥的耐盐性。SA 处理拟南芥幼苗的试验表明,H⁺-ATP 活性的上调,可提高 K⁺在盐胁迫下的保留;SA 对植株根部 Na⁺ 的积累无显著作用,但有助于降低嫩芽中 Na⁺ 积累物的浓度。BR 的应用可以增强抗氧化酶(SOD、APX 等)活性和提高非酶抗氧化化合物(生育酚、AsA 等)积累量^[34]。

4 多胺(PAs)

PAs 是植物体内普遍存在的低分子量的脂肪族化合物。在植物体内已经发现存在多种多胺,其中最常见的是二胺腐胺(Put)、三胺精胺(Spm)、四胺亚精胺(Spd)^[35-36]。多胺在可调节细胞的增殖、体细胞胚胎的发生和分化,打破块茎的休眠,促进种子的发芽、花和果实的发育等^[37]。多胺水平的增加也与植物耐盐性相关。DUAN 等^[38]研究表明,盐胁迫会使植物光合效率降低,而外源性多胺的应用能减轻这种伤害,但这种影响取决于多胺的浓度和种类以及受胁迫的程度。当 CHAI 等^[39]用 0.25 mmol Spm 处理盐条件下的高粱幼苗,发现过 POD 活性部分增加,谷胱甘肽还原酶与膜脂过氧化作用水平显著降低,生长状态明显改善。

外源 PAs 可以通过提高植株体内 Pro 水平、降低腐胺水平以缓解盐对植物的毒害作用^[40]。外源 PAs 也可通过增加抗氧化酶的活性来减少 ROS 含量^[41]。於丙军等^[42]在研究盐条件下大豆及大麦幼苗内源多胺的变化时注意到,在这 2 种植物根中多胺的含量显著提高。盐条件下,耐受性弱的植物会积累较多的腐胺,耐受性强的植物则积累较多的精胺及亚精胺,表明腐胺向 Spm、Spd 转化有利于提高植株对盐胁迫的耐受性^[43]。另一方面,PAs 也被认为是可以直接调节细胞渗透势的相容性溶质,保证植物能进行正常的代谢活动。

5 信号分子

NO 是一种挥发性的气体分子,调节着植物生长和发育的许多过程,如种子萌发,根系生长等,还可作为信号分子参与胁迫反应^[44-45]。外源性一氧化氮的应用能减轻胁迫伤害,但取决于其浓度^[46-47]。AKIO 等^[48]用不同浓度的硝普钠处理 NaCl 溶液中生长的“日本晴”水稻(*Oryza sativa* L.)过程中观察到,较低浓度(1~10 mmol·L⁻¹) SNP 可以显著减轻盐对水稻幼苗生长的抑制作用,而过高浓度的 SNP (>100 mmol·L⁻¹)则会加剧盐对水稻的伤害。另外,MISHRA 等^[49]在小麦幼苗根部、黑麦草、芦苇中也发现了类似效应,说明 NO 在一定浓度条件下可以减轻盐胁迫对植物的伤害。植物受盐胁迫时,NO 也可参与抗氧化活动及 ROS 解毒系统的调节。

此外,过氧化氢、H₂S 也可作为信号分子调控植物生长发育的某些过程。盐胁迫过程中,用适当浓度 H₂O₂ 处理水稻幼苗,能一定程度地缓解盐对植物生长的抑制作用;用外源 H₂S 供体 NaHS 对小麦做浸种处理后,能够有效地减少细胞内 Na⁺ 的积累,进而缓解盐对植物生长的抑制作用^[50]。

6 总结与展望

耐盐性是一个复杂的分子、细胞、代谢、生理,甚至是整个植物水平的反应。细胞、代谢和生理分析的研究表明,在盐胁迫响应过程中,控制离子吸收、运输和平衡的机制或策略,激素代谢,抗氧化代谢,以及信号传导机制之间,在植物适应盐环境的过程中起着至关重要的作用。新的研究表明,植物细胞中 MicroRNA 也会参与调节植物抵抗盐胁迫带来的伤害作用^[51]。此外,尽管植物胁迫反应的理解有着显著进步,但对跨膜离子转运、信号转导传感器和受体、长距离的信号分子、能源供应的代谢物方面的知识了解还有很大差距。未来的研究重点应是关于细胞间和细胞内参与盐胁迫响应的分子间的相互作用。

基因工程技术是发展耐盐植物最有效的方法,该方法能在与耐盐相关的候选基因的鉴定及应用方面更有

说服力。近年来,越来越多的学者从相容性溶质调节渗透势的方向出发,开始通过基因工程技术对一些植物进行了遗传改造、转入相关的外源基因。随着分子生物学技术的不断完善和进步,对植物抵抗盐胁迫机制的研究也将会更加深入,通过结合基因工程技术,将研究培育出一批可以用于实际生产的耐盐植物品种,并广泛应用于盐化土地的开发及利用。

参考文献

- [1] TING W, TAKAYUKI T, ALEXANDER I, et al. Salt-related MYB1 coordinates abscisic acid biosynthesis and signaling during salt stress in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology*, 2015, 169(2): 1027-1041.
- [2] SHEN Y, SHEN L, SHEN Z, et al. The potassium transporter OsHAK21 functions in the maintenance of ion homeostasis and tolerance to salt stress in rice[J]. *Plant Cell and Environment*, 2015, 38(12): 631-713.
- [3] RICHARD J, CAROL B, CAITLIN S B, et al. Major genes for Na⁺ exclusion, Nax1 and Nax2 (wheat HKT1;4 and HKT1;5), decrease Na⁺ accumulation in bread wheat leaves under saline and waterlogged conditions [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(8): 2939-2947.
- [4] ZHANG J L, SHI H Z. Physiological and molecular mechanisms of plant salt tolerance[J]. *Photosynthesis Research*, 2013, 115(1): 1-22.
- [5] PAUL M H. Sodium (Na⁺) homeostasis and salt tolerance of plants [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2013, 92(8): 19-31.
- [6] RODRIGUEZ H G, ROBERTS J, JORDAN W R, et al. Water relations, and accumulation of organic and inorganic solutes in roots of maize seedlings during salt stress[J]. *Plant Physiology*, 1997, 113(3): 881-893.
- [7] AHMAD P, JALEE C A, SALEM M A, et al. Roles of enzymatic and nonenzymatic antioxidants in plants during abiotic stress[J]. *Critical Reviews in Biotechnology*, 2010, 30(3): 161-175.
- [8] CHEDLIA B A, BECHIR B R, SERHAT S, et al. Exogenous proline effects on photosynthetic performance and antioxidant defense system of young olive tree[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2010, 58(7): 4216-4222.
- [9] NOPPAWAN N, PHAN T N, PIYADA T. Exogenous proline and trehalose promote recovery of rice seedlings from salt-stress and differentially modulate antioxidant enzymes and expression of related genes[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2012, 169(6): 596-604.
- [10] CHA S U, CHALERMPOK K. Effect of glycinebetaine on proline, water use, and photosynthetic efficiencies, and growth of rice seedlings under salt stress[J]. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 2010, 34(6): 517-527.
- [11] RAZA A, CHAN J L, SUK Y K. Glycine betaine; a versatile compound with great potential for gene pyramiding to improve crop plant performance against environmental stresses[J]. *Plant Biotechnology Reports*, 2013, 7(1): 49-57.
- [12] JIANG Y, QIU Y, HU Y, et al. Heterologous expression of AtWRKY57 confers drought tolerance in *Oryza sativa*[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016(7): 145-156.
- [13] ASISH K P, ANATH B D, PRASANNA M. Investigations on the antioxidative defence responses to NaCl stress in a mangrove, *Bruguiera parviflora*: Differential regulations of isoforms of some antioxidative enzymes[J]. *Plant Growth Regulation*, 2004, 42(3): 213-226.
- [14] SINGH N K, NELSON D E, KUHU D, et al. Molecular cloning of osmotin and regulation of its expression by ABA and adaptation to low water potential[J]. *Plant Physiology*, 1989, 90(3): 1096-1101.
- [15] LAROSA P C, RAY A B. Abscisic acid stimulated osmotic adjustment and its involvement in adaptation of tobacco cells to NaCl[J]. *Plant Physiology*, 1987, 85(1): 174-181.
- [16] KENI J, JACOB M L, LAURIANE H, et al. Salt stress affects the redox status of *Arabidopsis* root meristems[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016(8): 81-91.
- [17] 杨艳兵, 姜艳丽, 尹晓斐, 等. NaCl 胁迫对棉花幼苗生理特性的影响[J]. *山西农业大学学报(自然科学版)*, 2013, 33(4): 290-294.
- [18] 张勇, 韩多红, 晋玲, 等. 不同盐碱胁迫对红芪种子萌发和幼苗生理特性的影响[J]. *中国中药杂志*, 2012, 37(20): 3036-3040.
- [19] FAHEEM A, NEELMA M. Enhancement of salt tolerance in sugarcane by ascorbic acid pretreatment[J]. *African Journal of Biotechnology*, 2011, 10(80): 18362-18370.
- [20] RANGANI J, PARIDA A K, PANDA A, et al. Coordinated changes in antioxidative enzymes protect the photosynthetic machinery from salinity induced oxidative damage and confer salt tolerance in an extreme halophyte *Salvadora persica* L. [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7(537): 50-68.
- [21] ALMUTAWA M M. Glutathione-triggered mitigation in salt-induced alterations in plasmalemma of onion epidermal cells[J]. *International Journal of Agriculture and Biology*, 2009, 11(5): 639-642.
- [22] RAWIA A, LOBNA S E, TAHA M M. Alleviation of adverse effects of salinity on growth, and chemical constituents of marigold plants by using glutathione and ascorbate[J]. *Journal of Applied Sciences Research*, 2011, 7(5): 714-721.
- [23] VAN M J, SHATKHUU A, BATELLI G, et al. The *Arabidopsis thaliana* mutant air1 implicates SOS₃ in the regulation of anthocyanins under salt stress[J]. *Plant Molecular Biology*, 2013, 83(4-5): 405-415.
- [24] SHEVYAKOVA N, MUSATENKO L, STETSENKO L A, et al. Effects of abscisic acid on the contents of polyamines and proline in common bean plants under salt stress[J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2013, 60(2): 200-211.
- [25] INGE V, EREK V, CINDY M, et al. Identification of transcribed derived fragments involved in self-incompatibility in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) using cDNA-AFLP[J]. *Euphytica*, 2008, 163(1): 67-80.
- [26] GURMANI A R, BANO A, KHAN S U, et al. Alleviation of salt stress by seed treatment with abscisic acid (ABA), 6-benzylaminopurine (BA) and chlormequat chloride (CCC) optimizes ion and organic matter accumulation and increases yield of rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Australian Journal of Crop Science*, 2011, 5(10): 1278-1285.
- [27] LIAO X R, HE P, ZHU X. Effect of zeatbsf on H₂O₂ scavenging system of vitis vulpina leaf disks under salt stress[J]. *植物学报(英文版)*, 1997, 39(7): 641-646.
- [28] SHEN G Z, LIU X Y, SHEN S K, et al. Effect of 6-BA and NAA on germination characteristics of anneslea fragrans wall seed[J]. *Seed*, 2008, 27(3): 73-74.
- [29] ANA A R. Evidence for a role of gibberellins in salicylic acid-modulated early plant responses to abiotic stress in *Arabidopsis* seeds[J]. *Plant Physiology*, 2009, 150(3): 1335-1344.
- [30] WEN F P, ZHANG T, ZHANG Z H, et al. Proteome analysis of relieving effect of gibberellin on the inhibition of rice seed germination by salt stress[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2009, 35(3): 483-489.
- [31] ALBINO M, GIANCARLO B, GIAMPAOLO R, et al. Contrasting effects of GA₃ treatments on tomato plants exposed to increasing salinity[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2010, 29(1): 63-72.
- [32] RAGNIERE C F, SERRANO M, ABOU E M, et al. Salicylic acid and

- its location in response to biotic and abiotic stress[J]. *Febs Letters*, 2011, 585(12):1847-1852.
- [33] JAYAKANNAN M, BOSE J, BAHOURINA O, et al. Salicylic acid improves salinity tolerance in *Arabidopsis* by restoring membrane potential and preventing salt-induced K^+ loss via a GORK channel[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(8):2255-2268.
- [34] ABDEL A A, HEBA I M. Brassinolide alleviates salt stress and increases antioxidant activity of cowpea plants (*Vigna sinensis*) [J]. *Protoplasma*, 2012, 249(3):625-635.
- [35] RUBEN A, JUAN C C, JOAN P, et al. Integration of polyamines in the cold acclimation response[J]. *Plant Science an International Journal of Experimental Plant Biology*, 2011, 180(1):31-38.
- [36] SHU S, GUO S R, YUAN L Y. A review: polyamines and photosynthesis [J]. *Advances in Photosynthesis - Fundamental Aspects*, 2012, 928(8):439-464.
- [37] MIRZA H, KAMRUN N, FUJITA M, et al. Regulatory role of polyamines in growth, development and abiotic stress tolerance in plants[J]. *Plant Adaptation to Environmental Change Significance of Amino Acids and Their Derivatives*, 2014, 51(5):157-193.
- [38] DUAN J, LI J, GUO S, et al. Exogenous spermidine affects polyamine metabolism in salinity-stressed *Cucumis sativus* roots and enhances short-term salinity tolerance[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2008, 165(15):1620-1635.
- [39] CHAI Y Y, JIANG C D, SHI L, et al. Effects of exogenous spermine on sweet sorghum during germination under salinity[J]. *Biologia Plantarum*, 2010, 54(1):145-148.
- [40] WIMALASEKERA R, TEBARTZ F, SCHERER G F. Polyamines, polyamine oxidases and nitric oxide in development, abiotic and biotic stresses [J]. *Plant Science*, 2011, 181(5):593-603.
- [41] 刘颖, 王莹, 龙萃, 等. 植物多胺代谢途径研究进展[J]. *生物工程学报*, 2011, 27(2):147-155.
- [42] 於丙军, 吉晓佳, 刘俊, 等. 氯化钠胁迫下野生和栽培大豆幼苗体内的多胺水平变化[J]. *应用生态学报*, 2004, 15(7):1223-1226.
- [43] DONG Y, LI C, ZHANG Y, et al. Glutathione transferase gene family in *Gossypium raimondii* and *gurboreum*: comparative genomic study and their expression under salt stress[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016(7):770.
- [44] GROB F, DURNER J, GAUPELS F. Nitric oxide, antioxidants and pro-oxidants in plant defence responses[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2013, 4(1):55-60.
- [45] ANDRZEJ B. Nitric oxide: role in plants under abiotic stress[J]. *Physiological Mechanisms and Adaptation Strategies in Plants Under Changing Environment*, 2014, 2(7):137-159.
- [46] CHANG H S, HONG J K. Sodium nitroprusside mediates seedling development and attenuation of oxidative stresses in Chinese cabbage[J]. *Plant Biotechnology Reports*, 2010, 4(4):243-251.
- [47] HOSSAIN K K, ITOH R, YOSHIMURA G, et al. Effects of nitric oxide scavengers on thermoinhibition of seed germination in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2010, 57(2):222-232.
- [48] AKIO U, ANDRE T J, TAKASHI H, et al. Effects of hydrogen peroxide and nitric oxide on both salt and heat stress tolerance in rice[J]. *Plant Science*, 2002, 163(2):515-523.
- [49] MISHRA S, JHA A B, DUBEY R S. Arsenite treatment induces oxidative stress, upregulates antioxidant system, and causes phytochelatin synthesis in rice seedlings[J]. *Protoplasma*, 2011, 248(3):565-577.
- [50] 景欣, 张旻, 李玉花. 植物耐盐研究进展[J]. *生物技术通讯*, 2010, 21(2):290-294.
- [51] YIN F, GAO J, LIU M, et al. Genome-wide analysis of water-stress-responsive microRNA expression profile in tobacco roots[J]. *Functional and Integrative Genomics*, 2014, 14(2):319-332.

Physiological Mechanism of Plant Resistance to Salt Stress

JIANG Lin, WANG Youjing, ZHOU Wei, GUO Changhong

(Key Laboratory of Molecular Cytogenetics and Genetic Breeding of Heilongjiang Province/College of Life Science and Technology, Harbin Normal University, Harbin, Heilongjiang 150025)

Abstract: Due to the rising problem in modern agriculture, climate changes and global food crisis, the crop production had been an importance topic widely concern. Environment factors, such as biotic and abiotic factor, was the main reason affecting crop growth and yield. Salinity was a major abiotic stress limited plant growth and productivity. The high salinity led to high accumulation of toxic ions and ROS in plant tissues, which interfered the normal metabolism of plant cells, and then affected the growth of plants. Plants tolerance to salt stress presented complicate physiological mechanisms including osmotic adjustment, active oxygen scavenging, hormone regulation, polyamine and signal molecules regulation. This study reviewed the physiological and molecular mechanisms of salt tolerance in plants, and provided a reference for other related studies.

Keywords: plant; salt tolerance; mechanism; osmotic adjustment