



5-氨基乙酰丙酸对盐碱胁迫下大豆苗期生物量及生理特性的影响

卢洁春¹, 牟保民¹, 郑殿峰^{1,2}, 冯乃杰¹, 梁晓艳¹, 冯胜杰¹, 项洪涛³

(1. 黑龙江八一农垦大学 农学院, 黑龙江 大庆 163319; 2. 黑龙江八一农垦大学 国家杂粮工程技术研究中心, 黑龙江 大庆 163319; 3. 黑龙江省农业科学院 耕作栽培研究所, 黑龙江 哈尔滨 150086)

摘要:为研究5-氨基乙酰丙酸对大豆苗期盐碱胁迫的缓解效应,本研究以大豆品种合丰50为材料,采用盆栽方法,研究了40 mg·L⁻¹的5-氨基乙酰丙酸拌种对盐碱胁迫下苗期大豆生长发育的影响。结果表明:与正常情况相比,盐碱胁迫抑制大豆生长;大豆生物积累量、叶片相对含水量和叶绿素含量分别降低了32.69%、9.9%和14.0%。与盐碱胁迫条件相比,5-氨基乙酰丙酸处理能有效缓解生物量、叶片相对含水量和叶绿素含量的降低,超氧化物歧化酶、过氧化物酶、过氧化氢酶和脯氨酸含量分别提高了13.3%、23.2%、23.0%和56.0%,相对电导率降低了3.08%。研究表明,5-氨基乙酰丙酸能缓解盐碱胁迫对大豆幼苗的损伤,提高大豆耐盐碱性。

关键词:5-氨基乙酰丙酸;盐碱胁迫;大豆苗期;生长发育

Effects of 5-aminolevulinic Acid on Biomass and Physiological Characteristics of Soybean Seedlings Under Saline-alkali Stress

LU Jie-chun¹, MOU Bao-min¹, ZHENG Dian-feng^{1,2}, FENG Nai-jie¹, LIANG Xiao-yan¹, FENG Sheng-jie¹, XIANG Hong-tao³

(1. Agronomy College of Heilongjiang Bayi Agricultural University, Daqing 163319, China; 2. National Coarse Cereals Engineering Research Center, Heilongjiang Bayi Agricultural University, Daqing 163319, China; 3. Institute of Crop Cultivation and Tillage, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150086, China)

Abstract: In order to study the effect of 5-aminolevulinic acid on saline-alkali stress in soybean seedlings, a pot experiment was conducted to study the effects of 5-aminolevulinic acid seed dressing on the growth and development of soybean seedlings under saline-alkali stress with Hefeng 50 as the experimental material and 40 mg·L⁻¹ as the dosage. The results showed that compared with normal conditions, saline-alkali stress inhibited soybean growth, soybean bioaccumulation, leaf relative water content and chlorophyll content decreased by 32.69%, 9.9% and 14.0%, respectively. Compared with saline-alkali stress conditions, 5-aminolevulinic acid treatment can effectively alleviate the decrease of biomass, leaf relative water content and chlorophyll content, superoxide dismutase, peroxidase, catalase and proline. The content increased by 13.3%, 23.2%, 23.0% and 56.0%, respectively, and the relative conductivity decreased by 3.08%. In summary, 5-aminolevulinic acid can alleviate the damage of soybean seedlings caused by saline-alkali stress and improve the saline-alkali tolerance of soybean.

Keywords: 5-aminolevulinic acid; Salt-alkali stress; Soybean seedling stage; Growth and development

盐碱胁迫是限制植物生长和生物量积累的主要非生物胁迫之一^[1]。我国盐碱土地主要分布在东北松嫩平原、西北干旱地区、华北平原以及沿海地区的海滨盐碱地,面积总达1亿hm²^[2]。通常土壤含盐量在0.2%~0.5%,不利于植物生长;当盐碱土的含盐量高达0.6%~10%时,不仅严重伤害植物,而且破坏土壤结构,危害农业生产。大豆是食品蛋白、饲料蛋白和食用油的主要来源,但由于近年来土壤盐碱化程度日益严重,导致大豆产量和品质下降。土壤盐分过多,土壤溶液的渗透势降

低,导致植物吸水困难,进而形成生理干旱^[3]。植物为适应环境,产生应激反应:植株叶片减少水分蒸发,气孔关闭,光合速率降低,进而生物积累量减少^[4]。而且盐分过多,植物吸收某种盐类过多进而排斥了对另一些营养元素吸收,造成植物营养缺乏和离子毒害作用^[5-6]。吴杨等^[7]研究表明,盐碱胁迫下,大豆株高、根长、根鲜重和叶绿素含量均降低,相对电导率、O₂⁻产生速率、H₂O₂和MDA含量均升高;叶片细胞结构中叶绿体和线粒体遭到严重破坏,根尖细胞中线粒体、内质网结构破坏较重,液

收稿日期:2018-12-07

基金项目:大田经济作物高效生产技术与示范(2014BAD11B01-13)。

第一作者简介:卢洁春(1994-),女,硕士,主要从事大豆化学调控研究。E-mail:1912616783@.com。

通讯作者:郑殿峰(1969-),男,教授,博导,主要从事作物化控及大豆生理研究。E-mail:byndzdf@126.com。

泡破裂。邵帅^[8]研究表明,盐碱胁迫条件下,野生大豆幼苗的净光合速率、气孔导度和蒸腾速率日平均值均降低。季平等^[9]研究表明,盐碱胁迫对叶片和荚果的伤害要远大于对茎的伤害,严重影响大豆单株粒数,进而产量降低。

5-氨基乙酰丙酸(ALA)是卟啉化合物(叶绿素、血红素、光敏色素)的生物合成前体^[10]。前人研究表明,ALA 可以提高作物产量和抗逆性^[11-12]。Zhang 等^[13]研究表明,在盐胁迫下,ALA 可以提高决明子叶绿素、可溶性糖、脯氨酸和可溶性蛋白含量。Karina 等^[14]研究表明,在低温胁迫下,施加外源 ALA 可以提高大豆叶片相对含水量、CAT 酶活性和血红蛋白活性。Ozkan 等^[15]研究表明,在 UV-B 照射下,外源 ALA 可以增加莴苣幼苗的全酚含量、苯丙氨酸解氨酶和抗氧化酶活性。综上所述,5-氨基乙酰丙酸对不同植物的抗逆性均有报道,但在大豆上鲜有报道。本试验研究了盐碱胁迫下外源 5-氨基乙酰丙酸对大豆生长发育的影响,为缓解盐碱胁迫对大豆的生长抑制提供实际方法。

1 材料与方法

1.1 材料

供试大豆品种为合丰 50,由国家杂粮工程技术研究中心提供。5-氨基乙酰丙酸($40\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$)由黑龙江八一农垦大学化控研究室提供。

1.2 试验设计

试验在国家杂粮工程技术研究中心盆栽场进行。采用 $17\text{ cm}\times 14\text{ cm}\times 12\text{ cm}$ (上口径 \times 底径 \times 高)的塑料盆进行盆栽试验,试验土壤基质为栽培土、花土和沙,按 2:1:1 比例混合而成,每盆装土 2 kg。选取籽粒饱满,均匀一致的大豆种子,用生物种衣剂和 5-氨基乙酰丙酸(ALA)拌种。2018 年 7 月 15 日播种,每盆播种 10 粒,每隔 2 d 浇 1 次水。待幼苗长至 V2 期,进行盐碱处理。试验共设 4 个处理,CK:生物种衣剂拌种;CK+S:生物种衣剂拌种 + $110\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的盐碱混合溶液($\text{NaCl}:\text{Na}_2\text{SO}_4:\text{NaHCO}_3:\text{Na}_2\text{CO}_3=1:9:9:1$, $\text{pH}=8.42\pm 0.043$);ALA:ALA+生物种衣剂拌种;ALA+S:ALA+生物种衣剂拌种 + $110\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的盐碱混合溶液。(为了避免应激休克,盐碱处理初期每隔 2 d 各浇 50,60 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的盐碱混合溶液,此后每隔 2 d 浇 110 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的盐碱混合溶液)。试验采用完全随机设计,每个处理 5 次重复,每重复 1 盆,共种植 20 盆。

1.3 取样方法

于盐碱处理 15 d 进行取样,各处理每盆取 4 株

长势均匀的植株测定其生物积累量,剩余的植株收集复叶和根系用于测定生理指标。新鲜叶片用于测定叶绿素和叶片相对含水量;新鲜根系一部分用于测定相对电导率,剩余的迅速放入液氮中速冻 30 min,置于 $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$ 低温冰柜中贮存。待样品全部收集完毕,统一测定根系中游离脯氨酸含量和抗氧化酶活性等指标。

1.4 测定项目与方法

生物量测定:取样后,各处理分别取 4 株长势均匀的大豆幼苗,以子叶节为分割点,将植株分为地上、地下两部分,105 $^{\circ}\text{C}$ 杀青 30 min,80 $^{\circ}\text{C}$ 烘干至恒重后称干物质量。

相对含水量的测定:将新鲜叶片打孔称重,然后放入去离子水中浸泡 12 h 后称其饱和鲜重,再置于 80 $^{\circ}\text{C}$ 烘箱中烘干至恒重称其干重,计算叶片相对含水量。叶片相对含水量($\%$)=(鲜重-干重)/(饱和鲜重-干重) $\times 100$ ^[16]。

叶绿素含量的测定:称取剪至均匀细丝的新鲜叶片 0.1 g,加入 10 mL 乙醇溶液后,在常温、黑暗条件下萃取 48 h,使用分光光度计分别在 470,665,649 nm 的波长下测定吸光度值^[17]。光合色素含量计算: $\text{Ca}=13.95\times A_{665}-6.88\times A_{649}$, $\text{Cb}=24.96\times A_{649}-7.32\times A_{665}$, $\text{Ct}=\text{Ca}+\text{Cb}$ 。

相对电导率的测定:称 0.2 g 新鲜根剪至均匀大小,用 20 mL 去离子水浸泡 12 h,测定电导率(E_1);然后在沸水浴中煮 20 min,待液体冷却后测定电导率 E_2 ,计算相对电导率。相对电导率($\%$)= $E_1/E_2\times 100$ ^[18]。

丙二醛含量采用硫代巴比妥酸法测定^[19],超氧化物歧化酶采用氮蓝四唑法测定^[20],过氧化物酶采用愈创木酚法测定^[21],过氧化氢酶采用紫外吸收法测定^[21],脯氨酸采用磺基水杨酸法测定^[20]。

1.5 数据分析

使用 WPS 2018 软件进行数据处理和绘图,应用 SPSS 16.0 对数据进行统计分析。

2 结果与分析

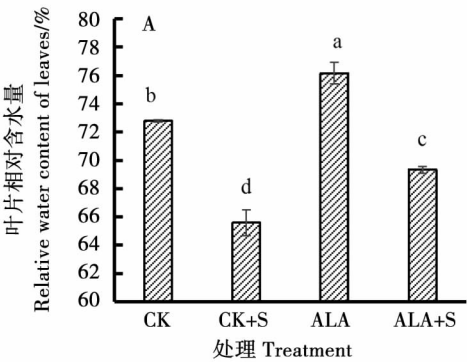
2.1 ALA 对盐碱胁迫下大豆生物量的影响

如表 1 所示,不同处理间大豆地上、地下和整株生物量表现为 $\text{ALA}>\text{CK}>\text{ALA}+\text{S}>\text{CK}+\text{S}$ 。其中,CK+S 的地上、地下以及整株生物量与 CK 相比均显著降低,分别降低了 30.69%、38.31% 和 32.69%;而 ALA+S 处理的地上、地下和整株生物量均比 CK+S 增加了 20.96%、35.74% 和 24.52%,且各指标均达到显著差异水平。

表1 ALA对盐碱胁迫下大豆生物量的影响
Table 1 Effect of 5-aminolevulinic acid on biomass of soybean under saline-alkali stress (g)

处理 Treatment	地上生物量 Above ground biomass	地下生物量 Underground biomass	植株生物量 Plant biomass
CK	0.84 ± 0.005 a	0.30 ± 0.002 a	1.14 ± 0.007 a
CK + S	0.58 ± 0.033 c	0.18 ± 0.014 c	0.77 ± 0.036 c
ALA	0.87 ± 0.012 a	0.31 ± 0.007 a	1.18 ± 0.166 a
ALA + S	0.70 ± 0.020 b	0.25 ± 0.011 b	0.95 ± 0.300 b

同列不同小写字母代表处理间差异显著($P < 0.05$)。下同。
Different lowercase at the same column indicate significant difference at $P < 0.05$ level. The same below.



2.2 ALA对盐碱胁迫下大豆叶片相对含水量和根系相对电导率的影响

如图1A所示,各处理叶片相对含水量表现为 $ALA > CK > ALA + S > CK + S$ 。其中,CK + S的叶片相对含水量与CK相比降低了9.9%;ALA + S处理的叶片相对含水量与ALA相比降低了9.0%;而ALA + S处理的叶片相对含水量与CK + S相比增高了5.7%;且均达到显著差异水平。

如图1B所示,各处理大豆根系相对电导率表现为 $CK + S > ALA + S > CK > ALA$ 。CK + S的根系相对电导率与CK相比增加了11.8%;ALA + S处理的根系相对电导率与ALA相比提高了12.4%,且均达到显著差异水平;而ALA + S的根系相对电导率与CK + S相比降低了3.08%,未达到显著差异水平。

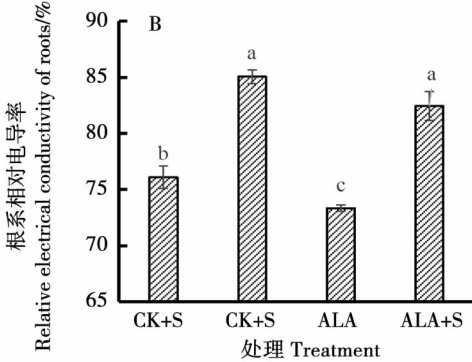


图1 ALA对盐碱处理下大豆叶片相对含水量和根系相对电导率的影响
Fig. 1 Effect of 5-aminolevulinic acid on relative water content of soybean's leaves and relative electrical conductivity of soybean's roots under saline-alkali stress

2.3 ALA对盐碱胁迫下大豆叶绿素含量的影响

由表2可知,CK + S的叶绿素a、叶绿素b和总叶绿素含量与CK相比分别降低了14.5%、12.6%和14.0%;ALA + S处理的的叶绿素a、叶绿素b和总叶绿素含量与ALA相比分别降低了13.47%、6.70%和11.69%。ALA + S处理的叶绿素a、叶素b和总叶绿素含量与CK + S相比均显著提高,分别增加了10.2%、18.1%和12.2%。

表2 ALA对盐碱胁迫下叶绿素a、b和总叶绿素含量的影响
Table 2 Effect of 5-aminolevulinic acid on chlorophyll of soybean under saline-alkali stress (mg·g⁻¹)

处理 Treatment	叶绿素a Ca	叶绿素b Cb	总叶绿素 Ct
CK	1.992 ± 0.020 a	0.700 ± 0.014 b	2.692 ± 0.058 b
CK + S	1.703 ± 0.035 c	0.612 ± 0.008 c	2.316 ± 0.039 c
ALA	2.168 ± 0.084 a	0.775 ± 0.039 a	2.943 ± 0.123 a
ALA + S	1.876 ± 0.022 b	0.723 ± 0.004 ab	2.599 ± 0.025 b

2.4 ALA对盐碱胁迫下大豆抗氧化酶和脯氨酸的影响

如图2A、2B、2C所示,3种酶呈现相似的变化趋势。方差分析结果表明,盐碱胁迫下各处理的酶活性均显著高于其对照。其中ALA + S的SOD酶活性最高(139.25 U·g⁻¹),并且ALA + S的SOD酶活性与CK + S相比增加了13.3%,达到显著差异水平。CK + S处理的POD酶活性与CK相比增加了28.7%;ALA + S处理的POD酶活性与ALA相比增加了38.3%;并且ALA + S的POD酶活性比CK + S增加了23.2%,并且均达到显著差异水平。盐碱胁迫下,CK和ALA处理的CAT酶活性与其对照相比显著提高,分别增加了64.8%和52.1%;ALA处理后的CAT酶活性与CK相比显著提高,增加了23%。

如图2D所示,盐碱胁迫下各处理的脯氨酸含量与其对照相比均显著增高。CK + S的脯氨酸含量与CK相比增加了32.1%,ALA + S处理的脯氨酸含量与ALA相比增加了88.9%,且均达到显著差

异水平。并且 ALA + S 处理的脯氨酸含量最高 (36.38 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$), 与 CK + S 相比显著提高, 增加

了 56%。

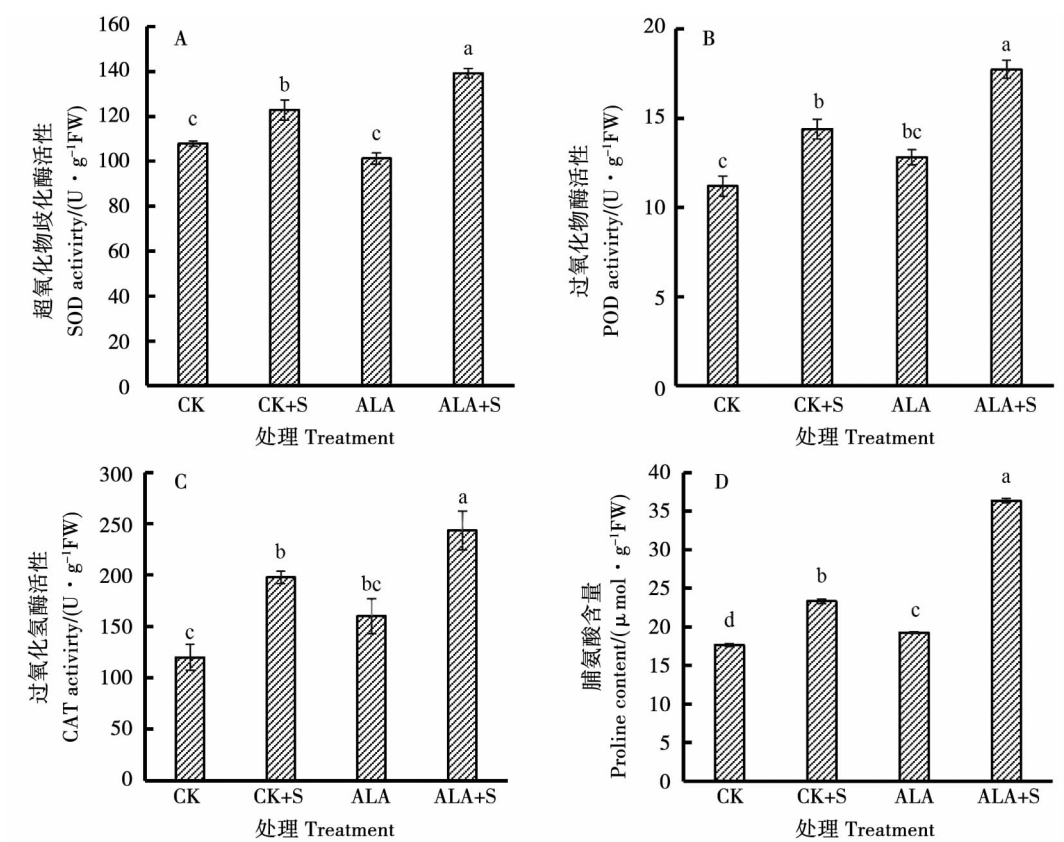


图2 ALA 对盐碱处理下大豆根系抗氧化酶及脯氨酸含量的影响
Fig. 2 Effect of 5-aminolevulinic acid on antioxidantase and proline content of soybean under saline-alkali stress

3 讨 论

3.1 ALA 对盐碱胁迫下大豆生物量、相对含水量和相对电导率的影响

盐碱胁迫下,土壤中盐分过多,土壤水势降低,导致植物吸水困难,甚至植株体内水分外渗现象^[22]。植物为抵抗逆境,产生应激响应,植株体内水分蒸发减少,气孔关闭,从而光合作用下降,生物积累量减少,产量下降。本研究发现,盐碱胁迫下,叶片相对含水量降低,植株生物积累量减少,而 ALA + S 处理较 CK + S 处理显著增加了叶片相对含水量和植株生物量。表明外源 ALA 能够有效缓解盐碱胁迫下植物生理干旱和生物量的减少,这与张春平等^[23]的结论一致。

研究表明,在 100 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫下,酸枣幼苗的相对电导率比对照升高;叶面喷施外源 ALA 后,酸枣幼苗的相对电导率显著降低^[24-25]。本试验条件下,盐碱胁迫各处理的相对电导率均比其对照高,ALA + S 处理相对电导率较 CK + S 处理低 3.08%,表明,外源 ALA 能够有效缓解盐碱胁迫对

细胞膜结构的破坏,阻止细胞质胞液外渗,使相对电导率降低。

3.2 ALA 对盐碱胁迫下大豆叶绿素含量的影响

盐碱胁迫下,植物叶绿体趋于分解,叶绿素被破坏,叶绿素和类胡萝卜素的生物合成受到干扰,进而阻碍光合作用过程^[26]。研究表明,ALA 作为植物生长调节剂参与叶绿素合成,产生充足的叶绿素 a 有利于转化成叶绿素 b^[27]。盐胁迫下,外源 ALA 使植物体内原叶啉 IX、镁-原叶啉 IX、原叶绿素酸酯及叶绿素 a 与对照相比显著增加^[28]。本试验条件下,ALA + S 处理叶绿素 a、叶绿素 b 和叶绿素含量较 CK + S 处理显著提高了 10.2%、18.1% 和 12.2%。表明 ALA 能够有效减少盐碱胁迫对大豆叶片叶绿体的降解,使叶绿素含量维持较高水平,保证光合产物的积累。

3.3 ALA 对盐碱胁迫下大豆抗氧化酶活性和脯氨酸含量的影响

盐碱胁迫下,植物会产生一些氧化能力强、性质活泼的活性氧分子(ROS),高浓度的 ROS 具有很强的氧化能力,它对许多生物功能分子有破坏作

用。植物体中 SOD 是抵御 ROS 的第一道防线,主要位于叶绿体、线粒体、细胞质和过氧化物酶体^[29]。SOD 能有效清除植物体中的 O_2^- ·产生 H_2O_2 , H_2O_2 通过 Halliwell-Asada 途径被过氧化氢酶和谷胱甘肽还原酶清除。POD 能清除 SOD 歧化产物并对其起增效作用^[30]。保护酶增加会移除 ROS,并保持 ROS 处于较低水平,因此未破坏的膜能保持其结构和功能。本研究表明,SOD、POD、CAT 活性在盐碱胁迫下升高,ALA 进一步促进了这些酶活性的提高。表明外源 ALA 能提高抗氧化酶活性以抵御植物细胞的过氧化伤害。

盐碱环境主要引起渗透胁迫。逆境条件下,可溶性糖、可溶性蛋白和游离脯氨酸可以平衡细胞质、液泡和外界环境之间的渗透强度进而保护植物细胞^[31]。本研究表明,盐碱胁迫各处理的脯氨酸含量增高,施加外源 ALA 后,脯氨酸含量进一步升高。表明外源 ALA 能提高盐碱胁迫下脯氨酸含量以维持细胞质的渗透平衡,减少盐碱胁迫对大豆幼苗的损伤。

4 结 论

减少盐碱胁迫对大豆的损伤是提高大豆产量的重要途径。本研究发现,ALA 拌种后,大豆幼苗在盐碱胁迫下,各项生理指标表现优良。外源 ALA 有效减少了叶片水分损失,维持较高的叶绿素含量;提高了脯氨酸含量,维持细胞质的渗透平衡;提高了大豆叶片抗氧化酶活性,清除细胞内氧自由基,减少对细胞膜结构的损伤。ALA 拌种能有效缓解盐碱胁迫对大豆幼苗的损伤,在大豆栽培生产中具有重要意义。

参考文献

- [1] Jampeetong A, Brix H. Effects of NaCl salinity on growth, morphology, photosynthesis and proline accumulation of *Salvinia natans* [J]. Aquatic Botany, 2009, 91(3):181-186.
- [2] 张磊,侯云鹏,王立春. 盐碱胁迫对植物的影响及提高植物耐盐碱性的方法[J]. 东北农业科学,2018,43(4):11-16. (Zhang L, Hou Y P, Wang L C. Effect of saline-alkali stress on plants and methods for improving salt and alkali resistance of plants [J]. Northeast Agricultural Sciences, 2018, 43(4):11-16.)
- [3] Munns R. Comparative physiology of salt and water stress[J]. Plant Cell and Environment, 2002, 25(2):239-250.
- [4] Yang J Y, Zheng W, Tian Y, et al. Effects of various mixed salt-alkaline stresses on growth, photosynthesis, and photosynthetic pigment concentrations of *Medicago ruthenica*, seedlings[J]. Photosynthetica, 2011, 49(2):275-284.
- [5] Zhang J T, Mu C S. Effects of saline and alkaline stresses on the germination, growth, photosynthesis, ionic balance and antioxidant system in an alkali-tolerant leguminous forage *Lathyrus quinquenervius* [J]. Soil Science & Plant Nutrition, 2010, 55(5):685-697.
- [6] Yang C, Chong J, Li C, et al. Osmotic adjustment and ion balance traits of an alkali resistant halophyte *Kochia sieversiana*, during adaptation to salt and alkali conditions [J]. Plant & Soil, 2007, 294(1-2):263-276.
- [7] 吴杨,高慧纯,张必弦,等. 24-表油菜素内酯对盐碱胁迫下大豆生育、生理及细胞超微结构的影响[J]. 中国农业科学, 2017, 50(5):811-821. (Wu Y, Gao H C, Zhang B X, et al. Effect of 24-epibrassinolide on growth, physiology and ultrastructure of soybean under salt-alkal stress [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2017, 50(5):811-821.)
- [8] 邵帅. 盐碱胁迫下野生大豆幼苗光合特性与离子动态平衡研究[D]. 长春:东北师范大学,2012. (Shao S. Study on photosynthetic characteristics and ion dynamic equilibrium of wild soybean seedlings under salt-alkali stress [D]. Changchun: Northeast Normal University, 2012.)
- [9] 季平,张鹏,徐克章,等. 不同类型盐碱胁迫对大豆植株生长性状和产量的影响[J]. 大豆科学,2013,32(4):477-481. (Ji P, Zhang P, Xu K Z, et al. Effects of different salt and alkali stresses on growth traits and yield of soybean plants [J]. Soybean Science, 2013, 32(4):477-481.)
- [10] Nishihara E, Kondo K, Parvez M M, et al. Role of 5-aminolevulinic acid (ALA) on active oxygen-scavenging system in NaCl-treated spinach (*Spinacia oleracea*) [J]. Journal of Plant Physiology, 2003, 160(9):1085-1091.
- [11] 汪良驹,姜卫兵,章镇,等. 5-氨基乙酰丙酸的生物合成和生理活性及其在农业中的潜在应用[J]. 植物生理学通讯,2003(3):185-192. (Wang L J, Jiang W B, Zhang Z, et al. Biosynthesis and physiological activity of 5-aminolevulinic acid and its potential application in agriculture [J]. Plant Physiology Communications, 2003(3):185-192.)
- [12] Hotta Y, Tanaka T, Takaoka H, et al. Promotive effects of 5-aminolevulinic acid on the yield of several crops [J]. Plant Growth Regulation, 1997, 22(2):109-114.
- [13] Zhang C P, Li Y C, Yuan F G, et al. Role of 5-aminolevulinic acid in the salinity stress response of the seeds and seedlings of the medicinal plant *Cassia obtusifolia* L. [J]. Botanical Studies, 2013, 54(1):18.
- [14] Balestrasse K B, Maria L Tomaro, Batlle A, et al. The role of 5-aminolevulinic acid in the response to cold stress in soybean plants [J]. Phytochemistry, 2010, 71(17-18):2038-2045.
- [15] Aksakal O, Algur O, Aksakal F I, et al. Exogenous 5-aminolevulinic acid alleviates the detrimental effects of UV-B stress on lettuce (*Lactuca sativa* L.) seedlings [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2017, 39(2):55.
- [16] 邹琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京:中国农业出版社,

- 2000,56. (Zou Q. Experimental guide to plant physiology M. Beijing: China Agricultural Press, 2000,56.)
- [17] 赵世杰,史国安,董新纯. 植物生理学实验指导[M]. 北京:中国农业科学技术出版社,2002;34. (Zhao S J, Shi G A, Dong X C. Experimental guidance of plant physiology [M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2002;34.)
- [18] Blum A, Ebercon A. Cell membrane stability as a measure of drought and heat tolerance in wheat[J]. Crop Science, 1981, 21 (1):43-47.
- [19] 中国科学院上海植物生理研究所,上海市植物生理学会. 现代植物生理学实验指南[M]. 北京:科学出版社,1999;127. (Shanghai Institute of Plant Physiology, Chinese Academy of Sciences, Shanghai Society of Plant Physiology. Experimental guide to modern plant physiology [M]. Beijing: Science Press, 1999;127.)
- [20] 王晶英,敖红,张杰,等. 植物生理生化实验技术与原理[M]. 哈尔滨:东北林业大学出版社,2003;7. (Wang J Y, Ao H, Zhang J, et al. Experimental techniques and principles of plant physiology and biochemistry [M]. Harbin: Northeast Forestry University Press, 2003; 7.)
- [21] 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,2000;267-268. (Li H S. Principles and techniques of plant physiology and biochemistry experiment [M]. Beijing: Higher Education Press, 2000; 267-268.)
- [22] Lissner J, Schierup H H, Comi N F A, et al. Effect of climate on the salt tolerance of two *Phragmites australis*, populations: I. Growth, inorganic solutes, nitrogen relations and osmoregulation [J]. Aquatic Botany, 1999, 64(3-4):335-350.
- [23] 张春平,何平,韦品祥,等. 外源5-氨基乙酰丙酸对盐胁迫下紫苏种子萌发及幼苗抗氧化酶活性的影响[J]. 中草药,2011,42 (6):1194-1200. (Zhang C P, He P, Wei P X, et al. Effects of exogenous 5-aminolevulinic acid on seed germination and antioxidant enzyme activities of *Perilla frutescens* under salt stress[J]. Chinese Traditional and Herbal Drugs, 2011, 42(6):1194-1200.)
- [24] 潘瑞炽,王小菁,李娘辉,等. 植物生理学[M]. 北京:高等教育出版社,2012;323. (Pan R Z, Wang X J, Li N H, et al. Plant Physiology [M]. Beijing: Higher Education Press, 2012;323.)
- [25] 李芳芳. 外源5-氨基乙酰丙酸对酸枣种子及幼苗NaCl胁迫缓解效应的研究[D]. 新疆:石河子大学,2017. (Li F F. The alleviation effect of exogenous 5-aminolevulinic acid on NaCl stress of wild jujube seeds and seedlings [D]. Xinjiang: Shihezi University, 2017.)
- [26] 李利博,张浩,叶嘉,等. 盐胁迫对白鹤芋生理指标和叶绿素含量的影响[J]. 北方园艺,2018(15):103-108. (Li L B, Zhang H, Ye J, et al. Effects of salt stress on physiological indexes and chlorophyll content of white branches[J]. Northern Horticulture, 2018(15):103-108.)
- [27] 宋士清,郭世荣. 5-氨基乙酰丙酸的生理作用及其在农业生产中的应用(综述)[J]. 河北科技师范学院学报,2004(2):54-57,72. (Song S Q, Guo S R. The physiological function of 5-aminolevulinic acid and its application in agricultural production (Review) [J]. Journal of Hebei Normal University of Science and Technology, 2004(2):54-57,72.)
- [28] Wu Y, Jin X, Liao W, et al. 5-Aminolevulinic acid (ALA) alleviated salinity stress in cucumber seedlings by enhancing chlorophyll synthesis pathway[J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 635.
- [29] Asada K. The water-water cycle in chloroplasts: Scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons[J]. Annual Reviews Plant Physiology Plant Molecular Biology, 1999, 50 (50): 601-639.
- [30] Liao Y J, Wen L, Shaw J F, et al. A highly stable cambialistic-superoxide dismutase from *Antrodia camphorata*: Expression in yeast and enzyme properties[J]. Journal of Biotechnology, 2007, 131(1):84-91.
- [31] Gadallah M A A. Effects of proline and glycinebetaine on vicia faba responses to salt stress [J]. Biologia Plantarum, 1999, 42 (2):249-257.