

Na₂CO₃ 胁迫对番茄叶片的渗透调节效应的研究

赵秋月¹, 张广臣^{2*}

(1. 绵阳师范学院, 四川绵阳 621000; 2. 吉林农业大学园艺学院, 吉林长春 130118)

摘要 [目的] 研究盐胁迫下番茄生长发育规律和耐盐机理, 为选育耐盐番茄品种提供理论依据。[方法] 利用 0、10、20、40、80 mmol/L 5 个浓度 Na₂CO₃ 胁迫佳粉 17、月光、L-402 3 种番茄, 以 0 mmol/L 为对照。采用随机区组设计, 设 15 个小区, 每个小区 5 盆, 重复 3 次。[结果] 随着盐处理浓度的增加, 样品番茄叶片内脯氨酸、可溶性糖、电导率(EC) 等生理生化指标均呈现显著增加的趋势。在同一胁迫条件下, 脯氨酸、可溶性糖和电导率增加量的顺序为 L-402 > 佳粉 17 > 月光。[结论] 盐胁迫下番茄叶片体内脯氨酸和可溶性糖小分子渗透调节物质增多, 番茄体内膜透性增加, 选择性降低, 质膜受伤害的程度越大, 植物抗逆性越小。番茄适合盐碱地种植的顺序为月光、佳粉 17、L-402。

关键词 盐胁迫; 番茄; 脯氨酸; 可溶性糖; 电导率

中图分类号 S641.2 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2013)32-12545-03

Influence of Na₂CO₃ Stress on Osmotic Adjustment of Tomato Leaves

ZHAO Qiu-yue et al (Mianyang Normal University, Mianyang, Sichuan 621000)

Abstract [Objective] The rule of growth and development of tomato under salt stress and salt tolerance mechanism were studied to provide theoretical basis for breeding salt tolerant tomato varieties. [Method] By 0, 10, 20, 40, 80 mmol/L Na₂CO₃ stress, good powder 17, moonlight and L-402 were taken as materials, 0 mmol/L as control for each variety. Randomized block design, with 15 districts, each district 5 pots, repeat 3 times were conducted. [Result] With the increase of salt concentration, the proline, soluble sugars and conductivity in tomato leaf samples showed a significant increasing trend. Under the same stress, the increase of proline, soluble sugars and conductivity was in the order of L-402, Jiafen 17 and moonlight. [Conclusion] Under the salinity stress, the osmotic adjustment materials of small molecule of both proline and soluble sugars in tomato leaves increased, the membrane permeability increased, while the selectivity decreased. The more the plasmalemma being damaged, the less stress resistance the plant got. The tomato sample suitable for planting in saline-alkali soil was in the order of moonlight, Jiafen 17 and L-402.

Key words Salinity stress; Tomato; Proline; Soluble sugar; Conductivity

据联合国教科文组织和粮农组织不完全统计, 全世界盐碱地面积为 9.5 亿 hm², 严重的盐碱土壤地区植物几乎不能生存^[1-2], 最终影响作物产量的提高。碱化土壤的碱化度主要与土壤中碳酸盐的累积有关。同时, 随着人类蔬菜设施栽培的发展, 土壤次生盐碱化日益突出, 也严重影响设施栽培的经济效益^[3-5]。因此, 研究植物耐盐机理, 提高植物耐盐能力, 筛选出耐盐植物, 对盐碱土地地区的合理利用有重要的意义。

提高作物耐盐性, 培育耐盐新品种, 是盐碱土壤农业生产的一种既经济又有效的方法。目前, 耐盐性研究主要集中在 NaCl 胁迫大田作物, 而在碱性盐胁迫下蔬菜栽培的研究较少。作为一种日常蔬菜, 番茄是耐盐性中等的蔬菜, 是设施栽培的主要蔬菜品种。利用 Na₂CO₃ 胁迫方法, 笔者对番茄的生长发育规律和耐盐机理进行研究, 对选育耐盐番茄品种提供理论依据。

1 材料与方

1.1 试验地概况 试验材料为普通番茄 (*Lycopersicon esculentum* Mill.) 栽培品种, 即佳粉 17、月光、L-402, 购自吉林农业大学种子销售中心。试验土壤取自吉林农业大学教学大田草甸黑钙土, 土壤肥力中等。

1.2 胁迫生长试验 2011 年 5 月在吉林农业大学蔬菜基地

进行。采用盆栽法, 每盆装施入基肥土壤 25 kg。试验采用随机区组设计, 设 15 个小区, 每个小区 5 盆, 重复 3 次。5 月 15 日定植, 6 月 13 日后开始利用 Na₂CO₃ 胁迫处理。Na₂CO₃ 溶液设为 0、10、20、40、80 mmol/L 5 个浓度。每盆浇灌 2 000 ml (25 cm 土层需水 36 kg/m²)。供试品种 0 mmol/L 作为每个品种的对照, 每隔 10 d 浇一次盐液。在相同环境条件下栽培管理, 处理后第 5、15、25、35、45 天测定设定生理生化指标。

1.3 生理生化指标的测定 采用茚三酮比色法测定脯氨酸含量^[6]; 采用硫代巴比妥酸法测定可溶性糖含量^[7]; 采用相对电导率法测定叶片质膜透性^[8]。

2 结果与分析

2.1 Na₂CO₃ 胁迫对番茄叶片脯氨酸含量的影响 由图 1 可知, 佳粉 17、月光、L-402 叶片内脯氨酸含量均随着盐处理浓度的增加而呈现增加的趋势; 随着盐胁迫时间的延长, 佳粉 17 和 L-402 叶片内脯氨酸含量呈先上升后下降的趋势, 月光则呈先下降后上升的趋势。在试验条件下, 从盐处理第 5 天 (6 月 18 日) 到第 35 天 (7 月 18 日), 40、80 mmol/L 盐胁迫下佳粉 17 的叶片内脯氨酸含量分别比参比 (0 mol/L) 增加 38.6、88.5 μg/g, 40、80 mmol/L 盐胁迫下 L-402 叶片内脯氨酸含量分别比参比 (0 mmol/L) 增加 4.76、100.26 μg/g, 而在同样胁迫条件下月光叶片内脯氨酸含量反而分别比参比 (0 mmol/L) 降低 34.4、60.2 μg/g, 说明随盐胁迫时间延长, 番茄叶片内脯氨酸含量的变化规律不同。

由表 1 可知, 盐处理第 25 天 (7 月 8 日), 盐处理浓度越高, 脯氨酸含量增加得越多, 盐处理 20 mmol/L 下佳粉 17、月光、L-402 脯氨酸含量分别比参比 (0 mmol/L) 增加

基金项目 吉林省西部绿色食品系列开发示范区项目; 绵阳师范学院校级科研课题 (2013B02)。

作者简介 赵秋月 (1978 -), 女, 吉林扶余人, 讲师, 硕士, 从事植物逆境生理方面的研究。* 通讯作者, 教授, 从事植物栽培生理方面的研究。

收稿日期 2013-10-08

204.73%、107.49%、357.32%；而当盐浓度为 80 mmol/L 时，佳粉 17、月光、L-402 脯氨酸含量分别比参比(0 mmol/L)增加 354.79%、260.35%、555.33%，且各处理间差异在 0.05 水

平显著。由此可知，L-402 脯氨酸含量增加最多，佳粉 17 次之，月光最少，说明盐胁迫浓度对不同品种番茄叶片内脯氨酸含量有不同的影响。

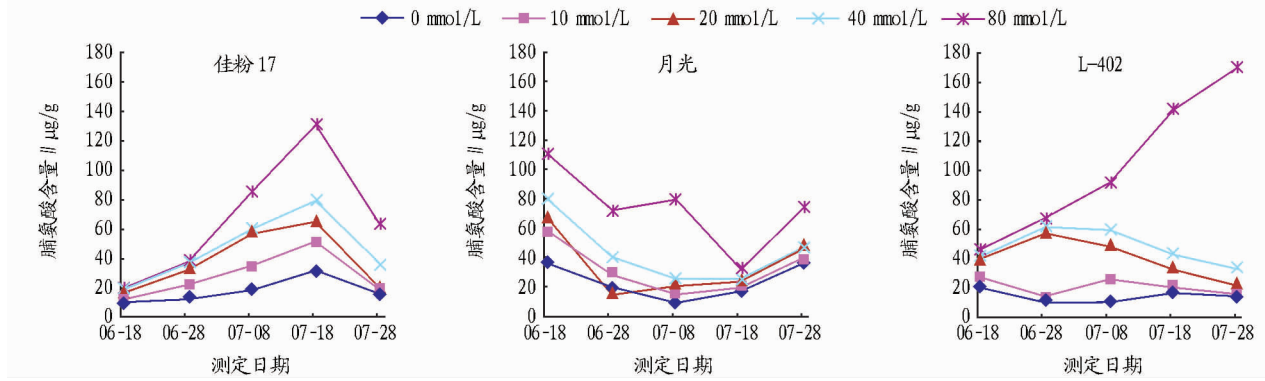


图 1 Na₂CO₃ 胁迫对番茄叶片脯氨酸含量的影响

表 1 Na₂CO₃ 胁迫对番茄叶片脯氨酸含量的影响(7 月 8 日) μg/g

处理//mmol/L	佳粉 17	月光	L-402
0	18.59aA	10.11aA	10.61aA
10	35.10bB	14.89bB	26.61bB
20	56.67cC	20.98cC	48.51cC
40	59.96dD	26.08dD	59.52dD
80	84.87eE	59.54eE	91.61eE

注：同列不同大小写字母分别表示差异在 0.01、0.05 水平显著。

2.2 Na₂CO₃ 胁迫对番茄叶片可溶性糖含量的影响 由图

2 可知，随着盐胁迫时间的延长，佳粉 17、月光、L-402 叶片可溶性糖含量均呈现增加的趋势。在盐处理 0、10、20、40、80 mmol/L 下，可溶性糖含量依次为 31.58、32.80、46.33、45.42、54.22 mmol/g，20 mmol/L 盐处理的可溶性糖含量与参比(0 mmol/L)相差不大，差异不显著($P < 0.05$)，其他盐处理可溶性糖含量与参比(0 mmol/L)间差异在 0.05 水平显著。从盐胁迫第 5~45 天可溶性糖含量增加率分别为 38.81%、89.91%、42.14%、51.66%、49.52%。

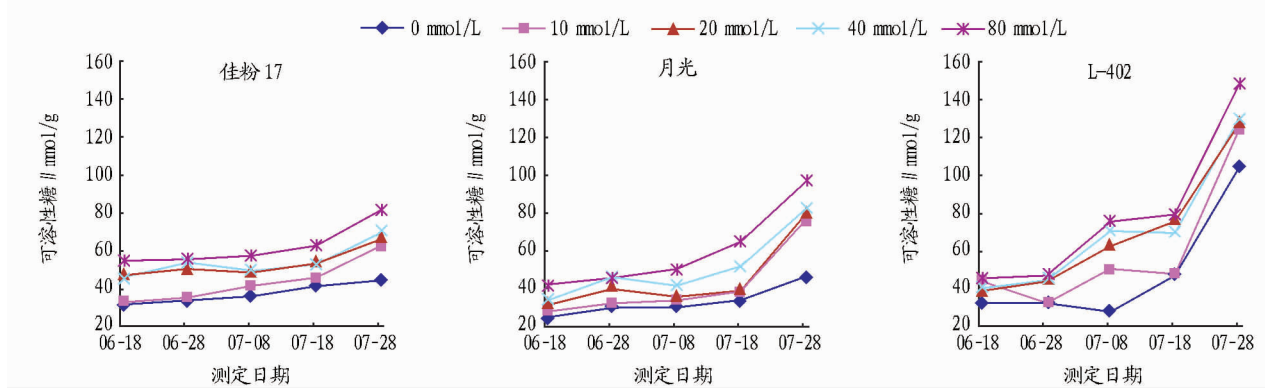


图 2 Na₂CO₃ 胁迫对番茄体内可溶性糖含量的影响

表 2 Na₂CO₃ 胁迫对番茄叶片内可溶性糖含量的影响(7 月 8 日)

处理//mmol/L	佳粉 17	月光	L-402
0	35.77aA	30.18aA	28.16aA
10	41.01bB	33.96bB	50.32bB
20	48.07cC	35.42cC	62.56cC
40	49.21cdCD	41.45dD	70.65dD
80	56.66eE	50.21eE	75.35eE

注：同列不同大小写字母分别表示差异在 0.01、0.05 水平显著。

由表 2 可知，盐处理第 25 天(7 月 8 日)，20 mmol/L 盐处理佳粉 17、月光、L-402 分别比参比(0 mmol/L)增加 5.24、3.77、22.16 mmol/g；而盐处理 80 mmol/L 下分别比参比(0 mmol/L)增加 20.89、20.02、47.19 mmol/g。这说明 L-402 可溶性糖含量增长最快，佳粉 17 次之，月光最少。由此可知，

盐胁迫下番茄体内通过合成可溶性糖等渗透调节物质来进行渗透调节，降低细胞水势，保证番茄植株的生理需要，可溶性糖积累得越多，说明质膜损伤得越严重，样品番茄耐盐性越低。

2.3 Na₂CO₃ 胁迫对番茄叶片细胞膜透性的影响

由图 3 可知，随着盐处理浓度的增加，样品番茄叶片内相对电导率呈增加的趋势，且随着盐胁迫时间的延长，样品番茄叶片内相对电导率呈先升后降的趋势。由图 3 可知，在盐胁迫第 5 天(6 月 18)佳粉 17 在 0、10、20、40、80 mmol/L 盐处理下相对电导率依次为 10.49%、15.13%、15.83%、19.24%、26.34%，10、20、40、80 mmol/L 盐处理时分别是参比(0 mmol/L)的 1.44、1.55、1.84、2.51 倍。随着盐胁迫时间的延长，番茄叶片内电导率在盐胁迫第 35 天达到最高值，但随着植株的衰

老,植株体内的相对电导率含量有所下降。月光和 L-402 呈现相同的变化规律。

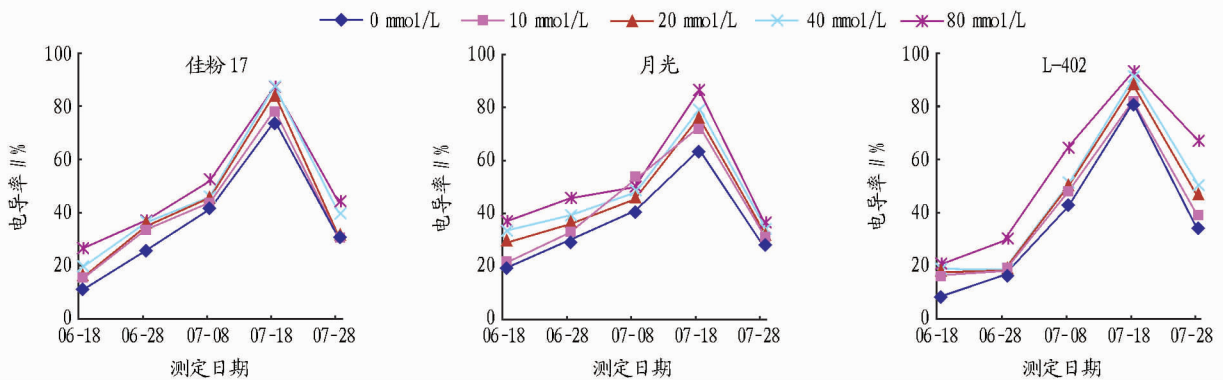


图3 Na₂CO₃ 胁迫对番茄叶片内相对电导率的影响

由表 3 可知,随着盐处理浓度的增加,番茄叶片内电导率呈增加的趋势。在盐处理 0 mmol/L 时,各样品番茄可溶性糖含量之间差别不大,在盐处理 80 mmol/L 时佳粉 17、月光、L-402 的相对电导率分别比参比(0 mmol/L)增加 10.55%、8.74%、22.91%,电导率明显增加,其中 L-402 相对电导率增加最多,佳粉 17 次之,月光最少。

表 3 Na₂CO₃ 胁迫对番茄叶片内相对电导率的影响(7 月 8 日) %

处理//mmol/L	佳粉 17	月光	L-402
0	41.06aA	41.26aA	41.91aA
10	44.00bB	43.00bB	48.82bB
20	45.72bcBC	45.83cC	50.45cC
40	45.90cdCD	48.36dD	50.59cdCD
80	51.61eE	50.99eE	64.82eE

注:同列不同大小写字母分别表示差异在 0.01、0.05 水平显著。

3 结论与讨论

膜结构和功能的完整性是控制离子运输和分配的主导因素。当外界盐浓度增大时,离子的胁迫作用使得细胞膜功能发生改变,出现渗漏。很多植物在盐胁迫下合成并高浓度地积累产生大量的渗透调节小分子化合物,用来调节细胞的渗透势,如脯氨酸、糖等。脯氨酸积累是植物在逆境下的普遍反应,但在抗逆中的作用颇有争议。1954 年 Kemble 等^[9]首先发现黑麦草(*Lolium perenne*)的离子叶片萎蔫时大量积累游离脯氨酸^[9]。有研究表明,外源脯氨酸可以降低细胞渗透势,缓解渗透胁迫对植物生长的抑制作用^[10]。阮成江等^[11]研究表明,盐胁迫下沙棘叶片脯氨酸含量升高,可溶性糖含量增加,渗透势降低,渗透调节能力增强。而 Monreal 等^[12]则认为,脯氨酸的积累量是细胞所受胁迫程度的反映。刘建新等^[13]研究也表明,黑麦草幼苗叶片中脯氨酸含量随盐胁迫强度呈快速升高后急剧下降的趋势,说明脯氨酸含量的变化不能反映黑麦草所受胁迫程度的强弱,可能是其盐胁迫耐性的表现。该研究表明,随着盐胁迫强度的提高,番茄叶片内脯氨酸、可溶性糖含量增加,因品种耐盐性差异,脯氨酸、可溶性糖增加的幅度不同。但是,随着盐胁迫时间的延长,番茄月光叶片内脯氨酸含量呈下降趋势,而佳粉 17、L-402 叶

片内脯氨酸呈上升趋势,说明随盐胁迫时间的延长,番茄叶片内脯氨酸含量变化规律不一致。这可能是由不同品种的番茄对盐的代谢途径和代谢机理不同所致,仍有待进一步研究。

当质膜的选择性因逆境伤害而明显改变或丧失时,细胞内的物质(尤其是电解质)大量外渗,导致组织内渗透液的电导率增大。通过测定外渗电导率的变化,可以反映质膜受伤害的程度和所测材料的抗逆性^[14]。该研究表明,盐处理浓度越大和盐处理时间越长,番茄叶片内电导率越高,说明质膜受到的伤害越大,番茄的抗逆性越小。

综上所述,随着盐处理浓度的增加,番茄叶片内积累大量的脯氨酸和可溶性糖小分子调节细胞内渗透势,维持细胞的正常生理功能;在盐胁迫下,番茄叶片脯氨酸、可溶性糖、电导率均有所增加;由于耐盐性强的品种利用体内脯氨酸、可溶性糖含量较多,脯氨酸、可溶性糖含量积累较少;电导率越大,说明质膜受伤害的程度越大,植物抗逆性越小。研究还表明,样品番茄耐盐性由强至弱的顺序为月光 > 佳粉 17 > L-402。该研究结果可为盐碱地栽培和耐盐品种的选育提供理论依据。

参考文献

- [1] 张建峰,张旭东,周金星,等.世界盐碱地资源及其改良利用的基本措施[J].水土保持研究,2005,12(6):28-30,107.
- [2] 杨小环,马金虎,郭数进,等.种子引发对盐胁迫下高粱种子萌发及幼苗生长的影响[J].中国农业生态学报,2011,19(1):103-109.
- [3] 喻景权,杜尧舜.蔬菜设施栽培可持续发展中的栽培障碍问题[J].沈阳农业大学学报,2000,31(1):124-126.
- [4] 夏立忠,杨林章.大棚番茄优化施肥与土壤养分和盐害的变化特征[J].中国蔬菜,2003(2):4-7.
- [5] 吴凤芝,赵凤艳,刘元英.设施蔬菜栽培障碍原因综合分析防治措施[J].东北农业大学学报,2000,31(3):241-247.
- [6] 华东师范大学生物系植物生理教研组.植物生理学实验指导[M].北京:人民教育出版社,1981:231-233.
- [7] 张志良,翟伟菁.植物生理学试验指导[M].北京:高等教育出版社,2003:274-276.
- [8] 李合生.植物生理生化试验原理和技术[M].北京:高等教育出版社,2000:164-165.
- [9] KEMPLE A R, MACPHERSON H T. Liberation of amino acid in perennial rye grass during witting[J]. Biochem, 1954, 58:45-49.
- [10] 朱志华,胡荣海.盐胁迫对不同小麦品种种子萌发的影响[J].作物品种资源,1996(4):25-28.
- [11] 阮成江,谢庆良.盐胁迫下沙棘的渗透调节效应[J].植物资源与环境学报,2002,11(2):45-47.

(下转第 12556 页)

解,但是由于缺少有效细胞系,对结构蛋白的功能等很多方面的认识仍然匮乏。但是随着蛋白质组学的不断发展,研究的重心和热点也向 WSSV 功能基因、结构蛋白与致病性的关系及如何阻断病毒感染等方面转移,这将为有效控制甚至阻断 WSSV 感染奠定基础。

参考文献

- [1] SÁNCHEZ-PAZ A. White spot syndrome virus: an overview on an emergent concern[J]. *Veterinary Research*, 2010, 41(6): 43-77.
- [2] MARKS H, GOLDBACH R W, VAN HULTEN M C W, et al. Genetic variation among isolates of White spot syndrome virus[J]. *Arch Virol*, 2004, 149: 673-697.
- [3] HUANG C, ZHANG X, LIN Q, et al. Proteomic analysis of shrimp white spot syndrome viral proteins and characterization of a novel envelope protein VP466[J]. *Mol Cell Proteomics*, 2002, 13: 223-231.
- [4] TSAI J M, WANG H C, LEU J H, et al. Genomic and proteomic analysis of thirty nine structural protein of shrimp white spot syndrome virus[J]. *J Virol*, 2004, 78: 11360-11370.
- [5] LI Z, LIN Q, CHEN J, et al. Shotgun identification of the structural proteome of shrimp white spot syndrome virus and iTRAQ differentiation of envelope and nucleocapsid subproteomes[J]. *Mol Cell Proteomics*, 2007, 6: 1609-1620.
- [6] VAN HULTEN M C W, WESTENBERG M, GOODALL S D, et al. Identification of two major virion protein genes of white spot syndrome virus of shrimp[J]. *Virology*, 2000, 266: 227-236.
- [7] VAN HULTEN M C W, GOLDBACH R W, VLAK J M, et al. Three functionally diverged major structural proteins of white spot syndrome virus evolved by gene duplication[J]. *J Gen Virol*, 2000, 81: 2525-2529.
- [8] VAN HULTEN M C W, REIJNS M, VERMEESCH A M G, et al. Identification of VP19 and VP15 of white spot syndrome virus(WSSV) and glycosylation status of the WSSV major structural proteins[J]. *J Gen Virol*, 2002, 83: 257-265.
- [9] WITTEVELDT J, VERMEESCH A M, LANGENHOF M, et al. Nucleocapsid protein VP15 is the basic DNA binding protein of white spot syndrome virus of shrimp[J]. *Arch Virol*, 2005, 150(6): 1121-1133.
- [10] VAN HULTEN M C W, TSAI M F, SCHIPPER C A, et al. Analysis of a genomic segment of white spot syndrome virus of shrimp containing ribonucleotide reductase genes and repeat regions[J]. *J Gen Virol*, 2000, 81: 307-316.
- [11] 刘庆慧, 黄健, 贾佩娟, 等. WSSV 具蛋白酶活性肽段的检测[J]. *中国水产科学*, 2004, 11(6): 531-536.
- [12] 贾启军, 孟小林, 徐进平, 等. 对虾白斑综合征病毒囊膜蛋白 VP19 的融合表达及其抗病毒感染作用[J]. *中国病毒学*, 2006, 21(6): 585-588.
- [13] 谢希贤, 杨丰. 对虾白斑综合征病毒结构蛋白质 VP24 的定位研究[J]. *厦门大学学报: 自然科学版*, 2006, 45(3): 415-418.
- [14] TSAI J M, WANG H C, LEU J H, et al. Identification of the nucleocapsid, tegument, and envelope proteins of the shrimp white spot syndrome virus[J]. *J Virol*, 2006, 80(6): 3021-3029.
- [15] XIE X, YANG F. Interaction of white spot syndrome virus VP26 protein with actin[J]. *Virology*, 2005, 336: 93-99.
- [16] ZHANG X, HUANG C, XU X, et al. Identification and localization of a prawn white spot syndrome virus gene that encodes an envelope protein[J]. *J Gen Virol*, 2002, 83: 1069-1074.
- [17] YOGANANDHAN K, MUSTHUQ S S, SUDHAKARAN R, et al. Temporal analysis of VP28 gene of Indian white spot syndrome virus isolate (WSSV) in different crustacean hosts[J]. *Aquaculture*, 2006, 253: 71-81.
- [18] 刘非, 寸树健, 杨凯, 等. 对虾白斑综合征病毒(WSSV)结构蛋白 VP28 与 VP26 的功能分析[J]. *中山大学学报: 自然科学版*, 2006, 45(4): 83-86.
- [19] VAN HULTEN M C W, WITTEVELDT J, SNIPPE M, et al. White spots syndrome virus envelope protein VP28 is involved in the systemic infection of shrimp[J]. *Virology*, 2001, 285: 228-233.
- [20] YI G, WANG Z, QI Y, et al. VP28 of shrimp white spot syndrome virus is involved in the attachment and penetration into shrimp cells[J]. *J Biochem Mol Biol*, 2004, 37: 726-734.
- [21] LI L, XIE X, YANG F, et al. Identification and characterization of a prawn white spot syndrome virus gene that encodes an envelope protein VP31[J]. *Virology*, 2005, 340: 125-132.
- [22] CHEN L L, LEU J H, HUANG C J, et al. Identification of a nucleocapsid protein(VP35) gene of shrimp white spot syndrome virus and characterization of the motif important for targeting VP35 to the nuclei of transfected insect cells[J]. *Virology*, 2002, 293: 44-53.
- [23] LI L, LIN S, YANG F, et al. Characterization of an envelope protein (VP110) of white spot syndrome virus[J]. *J Gen Virol*, 2006, 87: 1909-1915.
- [24] HUANG C, ZHANG X, LIN Q, et al. Characterization of a novel envelope protein (VP281) of shrimp white spot syndrome virus by mass spectrometry[J]. *J Gen Virol*, 2002, 83: 2385-2392.
- [25] TSAI J M, WANG H C, LEU J H, et al. Identification of the nucleocapsid, tegument, and envelope proteins of the shrimp white spot syndrome virus[J]. *J Virol*, 2006, 80(6): 3021-3029.
- [26] LIANG Y, HUANG J, SONG X L, et al. Four viral protein of white spot syndrome virus (WSSV) that attach to shrimp cell membranes[J]. *Dis Aquat Org*, 2005, 66: 81-85.
- [27] LEU J H, TSAI J M, WANG H C, et al. The unique stacked rings in the nucleocapsid of the white spot syndrome virus virion are formed by the major structural protein VP664, the largest viral structural protein ever found[J]. *J Virol*, 2005, 79(1): 140-149.
- [28] 熊生良, 杨丰. 对虾白斑综合征病毒核衣壳蛋白 VP664 的鉴定研究[J]. *台湾海峡*, 2007, 26(1): 46-52.
- [29] 周娟, 熊生良, 杨丰. 对虾白斑综合征病毒囊膜蛋白 VP41A 的功能研究[J]. *台湾海峡*, 2011, 30(4): 512-516.
- [30] 万强. 对虾白斑综合征病毒(WSSV)膜蛋白与核衣壳蛋白之间相互作用及病毒核衣壳包装机制的初步研究[D]. 厦门: 厦门大学, 2009.
- [31] XIE X, XU L, YANG F. Proteomic analysis of the major envelope and nucleocapsid proteins of white spot syndrome virus[J]. *J Virol*, 2006, 80: 10615-10623.
- [32] WAN Q, XU L M, YANG F. VP26 of white spot syndrome virus functions as a linker protein between the envelope and the nucleocapsid of virion by binding with VP51[J]. *J Virol*, 2008, 82: 12598-12601.
- [33] JIE Z L, XU L M, YANG F. The C-terminal region of envelope protein VP38 from white spot syndrome virus is indispensable for interaction with VP24[J]. *Arch Virol*, 2008, 153: 2103-2106.
- [34] CHEN J, LI Z, HEW C L. Characterization of a novel envelope protein WSV010 of shrimp white spot syndrome virus and its interaction with a major viral structural protein VP24[J]. *Virology*, 2007, 364: 208-213.
- [35] LIN Y, XU L, YANG F. Tetramerization of white spot syndrome virus envelope protein VP33 and its interaction with VP24[J]. *Arch Virol*, 2010, 155: 833-838.
- [36] 马方方, 刘庆慧, 黄健. 对虾白斑综合征病毒 VP12 的原核表达及其与 VP24 和 VP26 的相互作用[J]. *动物医学进展*, 2013, 34(1): 11-15.
- [37] ZHOU Q, XU L, LI H, et al. Four major envelope proteins of white spot syndrome virus bind to form a complex[J]. *J Virol*, 2009, 83(9): 4709-4712.
- [13] 刘建新, 王瑞娟, 王鑫, 等. La(NO₃)₃ 对盐胁迫下黑麦草幼苗生长及抗逆生理特性的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2011, 19(2): 353-357.
- [14] 张恩平, 张淑红, 司龙亭, 等. NaCl 胁迫对黄瓜幼苗子叶膜脂过氧化的影响[J]. *沈阳农业大学学报*, 2001, 32(6): 446-448.

(上接第 12547 页)

- [12] MONREAL J A, JIMÉNEZ E T, REMESAL E, et al. Proline content of sugar beet storage roots: Response to water deficit and nitrogen fertilization at field conditions[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, 60(2): 257-267.