

我国能源草耐盐性研究进展

张蕴薇¹ 李洪超¹ 杨富裕¹ 谢光辉²

(1. 中国农业大学 动物科学技术学院/北京市草业科学重点实验室,北京 100193;

2. 中国农业大学 国家非粮生物质原料研发中心,北京 100193)

摘要 耐盐碱能源草的研究不仅有利于生物质能源的发展,而且还可以促进盐碱地等边际土地的改良,提高利用率。笔者主要从能源草发展现状,盐胁迫下能源草种子萌发,生理方面的变化以及相关耐盐基因的克隆等方面的研究加以综述,并对我国耐盐性能能源草的前景进行分析和展望。

关键词 能源草; 盐胁迫; 萌发; 生理; 分子水平

中图分类号 S 216.2

文章编号 1007-4333(2012)06-0159-06

文献标志码 A

Recent advances in salt tolerance of bioenergy grass in China

ZHANG Yun-wei¹, LI Hong-chao¹, YANG Fu-yu¹, XIE Guang-hui²

(1. Beijing Key Laboratory for Grassland Science/College of Animal Science and Technology,

China Agricultural University, Beijing 100193, China;

2. National Energy R&D Center for Non-food Biomass, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

Abstract The study of energy grass with saline-alkali tolerance not only promote the development of relevant biomass energy industries, but also is good for the quality improvement of marginal lands and increase their utility efficiency. The current research status of energy grass, characteristics of seed germination, development and physiological characteristics under salt stress and gene relating salt-tolerant cloning are summarized, as well as the potential of energy grass researches with saline tolerance are analyzed and prospected.

Key words bioenergy grass; salt stress; seed germination; physiology; molecular level

随着社会的不断进步,人类在过去的2个世纪里利用化石燃料的最显著特征是石油生产和消费的快速扩张,导致石油等非可再生能源的每年增长率正呈逐渐减小趋势下降^[1]。我国是全球最大的发展中国家,能源资源问题是关系到国家安全和发展的全局性问题,就不得不考虑非可再生能源迟早有用完的一天,因此为了保证社会和经济的可持续发展,发展新兴的环境友好型的可再生能源已经刻不容缓。

植物生物质能是地球上最普遍的一种洁净而又可再生的能源,其原料资源量大而广,可开发潜力巨大,已受到世界各国的重视^[2-3]。目前,生产纤维素

乙醇所利用的能源植物主要是一些传统的粮食作物和油料作物如玉米、甜菜等^[4],像柳枝稷、芒草和杂交狼尾草等能源草在可再生能源生产上的利用还不是很广泛。我国拥有众多的人口及相对稀缺的耕地资源,倘若以传统粮食作物为主要原料发展生物质能源,势必会影响到维持人们正常生活的粮油供应^[5]。因此利用沿海滩涂土地资源、荒原以及未被利用的荒草地等边际土地发展生物质能源,既符合“不与人争粮、不与粮争地”的原则^[6],又在一定程度上提高边际土地的生产和利用价值,使得能源草的耐盐碱特性研究成为与能源草推广应用息息相关的基础研究之一。

收稿日期:2012-00-00

基金项目:国家“973”计划项目(2012CB215300);国家863计划项目(2012AA101801,2011AA100209);国家科技支撑项目(2009BADA7B04)

第一作者:张蕴薇,副教授,主要从事航天育种与能源草的选育研究,E-mail:zywei@126.com

1 能源草发展现状

1.1 国外能源草的发展格局与趋势

早在20世纪80年代中期,国外就已经开始将目标锁定在能源草的开发和利用上^[7]。能源草是纤维素能源植物的主要来源之一,因为其易于收获、抗逆性强、适应性广等特点,成为能源植物的焦点^[8-9]。

高大的禾本植物都是理想的能源草,如甜高粱、柳枝稷和芒属植物等^[10]。美国和加拿大最主要的利用方式就是将其发酵生产纤维素乙醇,然而由于木质素抑制、转化效率低,实现工业化和产业化还有一定的困难,因此能源草转化为纤维素乙醇目前还处于试验阶段^[11-12]。欧盟国家更倾向于将能源草加工后燃烧产能,这种方式要求原料的矿物质含量不能过高。因此不论哪种方式利用,产业化的前提都需要能源草品种的定向改进,除了木质素和矿质元素的选育目标,提高抗逆性,降低生产成本及提高产量是共性的需求。分子标记辅助选择、基因工程、蛋白质工程等现代生物技术的应用有望实现相关育种领域的突破性进展^[13-14]。当今国际上能源植物选育研究的热点是应用分子标记评价牧草遗传多样性^[15]。柳枝稷、狼尾草、芒属植物和藨草等由于分布广泛、多态性丰富,从性状上进行种质鉴定和评价困难、不准确。应用分子标记(SSR、ISSR等)辅助鉴定是相对准确和便捷的方法,而且对于多年生禾草的效果较稳定,但是需要进一步探索对于不同草种的引物和反应体系。随着生物技术的发展 and 利用,与能源用性状表达相关的基因的克隆、遗传图谱的建立、QTL及转基因等各项研究工作正逐步开展,已经取得初步成果,美国转基因低木质素柳枝稷已经进入区试。

1.2 盐碱地发展能源草等能源植物的必要性和可行性

由于石油等化石燃料的短缺和价格浮动较大,以及附带的环境污染问题,发展新兴的生物物质能源迫在眉睫。随着纤维乙醇的生产加工技术逐渐成熟,产品的应用途径逐步趋向广泛,对生物物质原料的需求量也在逐年增加。然而,世界人口不断增加,粮食短缺矛盾日益凸显,利用有限的耕地种植能源植物来满足乙醇原料的需求是不被提倡和鼓励的。因此,开采大片分布的盐碱荒地种植非粮生物物质原料是解决能源危机的重要途径^[16],也是被社会广为认可的。

盐碱地是盐化土,是不同程度盐化和碱化土壤的总称,土体中含有较多盐碱等有毒成分,具有不良的物理化学性质,抑制大多数植物的生长。全世界盐碱地面积约为9亿 hm^2 ^[16-17],而且每年呈不断增加趋势。随着盐碱地改良利用技术的提高,人们从中获得食物和燃料等成为可能^[18]。为应对世界能源变化,综合利用常规育种方法和生物技术筛选耐盐品种(系),在这些土地上种植能源草不仅可以解决盐碱荒地的利用问题,同时还可以促使生物物质能源原材料输出量增加,有效缓解能源危机以及燃烧化石燃料导致的环境污染问题。在盐碱地种植能源草,由于其根系发达,固持土壤能力强,对水土流失和土壤侵蚀具有很好的防护作用^[19-20],研究表明,种植能源植物可以有效降低土壤侵蚀率^[21-22]。另外,利用盐碱荒地广泛种植能源植物在一定程度上增加物种的多样性,保护生态环境友好型发展。

1.3 我国能源草的利用现状

在我国,经济的快速发展面临着能源紧缺,环境污染和粮食供给压力,在生物物质能利用方面,合理的利用盐碱土地种植能源植物成为亟待解决的问题。据调查,我国拥有广泛分布的盐渍土地3000多万 hm^2 ,约占全国可利用土地的5%;而且在西北、华北以及沿海地区的一部分耕地也存在着盐渍化现象^[23]。如果将这些边际土地利用起来,无疑加快了生物物质能源发展的步伐。

我国虽然是农业大国、农业历史悠久,但是耕地面积较少是我国的基本国情之一,所以发展生物乙醇产业必须在保护粮食安全的前提下,遵循“不争地,不争粮,不争油、糖”的基本原则^[10]。能否充分利用盐碱等边际土地种植能源植物,发展生物物质能源是目前我国急需解答的问题。高抗逆、高产量的品种、科学的种植方式及改进的能源转化技术都是解答问题必不可少的前提和基础。

然而,我国目前还没有专用于能源生产的草品种,特别是应用于盐碱荒地的品种。能源草种质的挖掘和新品种的选育迫在眉睫。我国幅员辽阔,有生物物质潜能的野生草本植物资源非常丰富,仅具有高光效的C4草本植物就有数千种之多^[10,24]。黍属、芒属、狼尾草属、甘蔗属、高粱属等草本植物在我国广泛分布而且大多数具有较好的抗逆性。在合理利用盐碱地等边际性土地资源的基础上,筛选适于广大温带地区使用的高效抗逆能源草对我国的生物物质能产业发展至关重要。

2 能源草耐盐性研究进展

2.1 盐胁迫下能源草的发芽和苗期生长特性

从我国的滨海到内陆,从低地到高原都分布着不同类型的盐碱土壤。依据我国的国情,种植能源草必须以边际土地为主,筛选耐盐品种为主要内容之一^[25]。通过种植耐盐植物如耐盐农作物、经济作物或耐盐牧草,利用其生物吸盐作用,不仅可以减少地表水分的蒸发,增加其覆盖度以及土壤的有机质含量,还能够促进盐碱地的改良。由于种子在萌发期及生长初期对盐碱等胁迫较为敏感,所以大部分的试验研究都是以植物萌发期和苗期耐盐碱现象为出发点开展的。

柳枝稷作为生产新能源的模式植物,对其的耐盐碱研究比较成熟。总体上看,在不同的 NaCl 盐浓度处理下,不同品种柳枝稷种子相对发芽率随着盐浓度的升高呈现不均一性,进而反映了材料间耐盐性差异^[26]。而将柳枝稷幼苗分别置于 NaCl 和 Na₂SO₄ 的混合盐中培养时,随着 2 种盐浓度的增

大柳枝稷种子的相对盐害率均呈上升趋势,盐胁迫抑制种子萌发。对比分析发现 NaCl 混合盐对柳枝稷的相对盐害率较 Na₂SO₄ 混合盐大^[25]。种子发芽率,发芽指数及种苗活力均受到盐胁迫影响,覃广泉^[27]和马琳^[28]等对不同浓度盐处理牧草种子测定种子萌发和幼苗生长状况,也得到相似结论。

左海涛^[29]等人通过盆栽法研究了土壤盐分类型、盐分浓度和土壤含水量对营养生长期柳枝稷生长特性的影响,初步明确了柳枝稷对盐渍化边际土地的适应性。研究表明:盐分类型和盐浓度对柳枝稷营养生长期生长指标影响显著,随着土壤盐分的增加呈降低趋势;以柳枝稷生物量为指标,Alamo 柳枝稷可以适应高浓度的硫酸盐,而在低浓度的氯化盐下其才能生长,表明氯化盐具有较高的盐害率。因此在种植柳枝稷时,应尽量避开氯化盐含量较高的选择边际土地。

除柳枝稷之外,狼尾草属、藜草属及芒属等其他能源草种子萌发及苗期的耐盐性也有相关的研究(表 1),不同草种对于不同盐胁迫类型和程度有不

表 1 能源草耐盐性相关研究

Table 1 Related research of salt tolerance about energy grass

供试植物	盐处理方法	发芽或苗期现象	耐盐性	参考文献
狼尾草	NaCl 胁迫	较低的死亡率,随着盐浓度增加,抑制性作用较为明显	较强	[30]
杂交狼尾草	盐渍性土地	在含盐量 0.3% 以下的中度或轻度盐渍土正常生长	适中	[31]
芒和荻	单盐胁迫	材料间的抗盐性变异很大	芒属植物耐盐性较强	[32]
藜草	复盐胁迫	盐浓度增加,生物量和分蘖率均呈现递降的趋势	对碱性盐胁迫较为敏感	[33]
美洲狼尾草 杂交狼尾草	NaCl 胁迫	美洲狼尾草具有较高的发芽率,活力指数较高	美洲狼尾草较强	[27]
甜高粱	NaCl 胁迫	甜高粱种子萌发阶段耐受 NaCl 的浓度范围 0~550 mmol/L	较强	[34]
藜草	NaCl 胁迫	随 NaCl 浓度的增大,参试材料发芽推迟	品种的耐盐性强弱明显	[35]

同的反应。

2.2 耐盐能源草生理方面的研究

盐胁迫除了影响种子的萌发率、形态指标外,还可以使植物的生理指标如脯氨酸,叶绿素、可溶性糖等的含量以及相对电导率发生变化。可以根据这些生理指标的变化来评价植物的耐盐性水平。

盐胁迫不利于植物的生长,同时植物通过一定

的生理生化过程对逆境胁迫发生一些适应性变化。胁迫下,植物细胞膜被破坏,脯氨酸含量和一些抗性酶如超氧化物酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)活性的高低可以反映植物对逆境的适应程度。王秀玲^[36]等利用 NaCl 胁迫 8 个甜高粱材料,研究发现,NaCl 胁迫不同程度地提高了甜高粱 POD、CAT 和 SOD 活性,而且材料间抗性酶之间的变化的趋势也随着

NaCl 浓度的不同而不同。吴发远^[37]等人利用相同的方法测定了单个甜高粱品种中抗性酶的活性,研究表明轻度盐胁迫不影响抗性酶活性,而随着盐浓度增加,抗性酶的活性降低,活性氧的含量不断增加,膜系统受破坏程度也不断加大,致使植物耐盐能力减弱。综合来看,推测植物间耐盐性的差异是由抗性酶的活性高低等生理因素引起的。相似的结论在黄瓜^[38]、小麦^[39]和 NHC 牧草^[40]等植物中也得到证明。

另外,植物还可以通过积累一些无毒的无机和有机溶质,降低渗透势以消除胁迫造成的伤害^[41],脯氨酸、可溶性糖是植物细胞内重要的渗透调节物质。除测量抗性酶活性外,植物盐胁迫下脯氨酸积累量以及渗透率大小也是反映植物耐盐性重要的生理指标^[42-43]。在耐盐藜草的研究中,盐浓度较低时,脯氨酸的含量不受盐胁迫影响,而随着盐浓度的升高,呈现增大趋势,说明藜草受到的逆境胁迫增大,渗透调节能力增强,所受胁迫强度愈高,适应能力愈强^[35]。

同时,植物体内可溶性糖含量也会受到盐浓度的影响。聂微微^[44]等人利用盆栽方法将 2 种藜草幼苗进行了 4 种盐浓度和不同盐浓度处理。结果发现,盐浓度增加,藜草叶片中脯氨酸含量和电解质外渗率上升的同时,可溶性糖含量也在一定范围内表现为先降后升。相关研究在柳枝稷^[26]中也有报道。

2.3 能源草耐盐相关基因的克隆

利用植物基因工程技术,克隆并转化耐盐基因,使其在其他植物中表达,可以明显加快耐盐新品种的选育。随着分子克隆技术的迅速发展,新的克隆方法不断涌现,如利用分子定位克隆与分离耐盐基因、通过对比其他植物已经分离的耐盐基因相关保守序列,设计简单引物,利用基因组步行法克隆耐盐基因^[45]等。

PCR 克隆方法因其简单、快速、简便等特点成为克隆植物基因的常用方法^[46]。冶晓芳^[47]等根据已知基因序列设计了特异引物,利用该方法在柳枝稷中分离得到 *PvEREBP* 基因,分析已克隆的多个耐盐基因序列,发现其与 *TaEREB1* (与小麦多种胁迫如干旱,高盐,低温等应答相关)和 *OsEREBP1* (与水稻抗病应答相关)基因同源性较高,推测该基因与柳枝稷逆境胁迫应答相关;随后对其进行基因表达特性分析,在干旱和盐胁迫处理下植物叶片中该基因转录水平均有所升高,表明该基因在应答过

程中起正调控作用。

相同的方法在藜草耐盐基因克隆的研究中获得成功,丛丽丽等^[48]经过比对相关基因保守序列设计引物进行 PCR 扩增,成功筛选出一段长为 971 bp 的 *P5CS* 基因片段(GenBank 登录号 JQ622685)。

Jody^[49]等通过 TOPO 克隆方法在柳枝稷中分离得到与植物中双氧水解毒有关的 *APX* 基因,丰富了柳枝稷耐盐相关基因的研究。

克隆全长基因,目前最有效的技术是通过建立盐胁迫下植物的 cDNA 文库,进而利用差异显示方法筛选出合适的 cDNA 片段,并利用其作探针从基因组文库中分离目的基因^[45,50]。Palakolanu^[51]等利用该方法从狼尾草属植物中获得了 *LEA* 基因并对其进行了分子鉴定,该基因重组子可以使盐胁迫下的大肠杆菌获得抗性,同时采用实时定量 PCR 对不同胁迫下的植物中的表达量,发现其在应答过程中起着积极作用。

芒荻类和狼尾草属植物是一类优良的多年生草本能源植物,主要生长于荒坡、撂荒地等边际土地上,这类土地往往存在贫瘠、盐碱、低温等多种逆境胁迫,因此该类野生种质中不乏对逆境胁迫具有较强抗性的优良种质^[52],然而基因克隆等生物技术在能源草方面的利用起步较晚、研究也较少,目前未见成功案例的报道。

3 耐盐能源草研究前景

我国能源草种质资源丰富,40%以上的属于糖类、淀粉类和油脂类植物,都可以作为能源植物开发和利用^[53]。不同程度盐碱化的土地资源有待开发和治理,充分挖掘盐渍化土地能源草生产潜能,因地制宜发展生物质能源符合我国的政策,符合可持续发展原则,有利于生态环境的改善,促进“三农”发展。盐碱地生产力低下,保养维护力度弱,而能源草因为其较强的抗逆性,并且适合粗管理,在盐碱地上选择种植柳枝稷、狼尾草和芦竹等能源作物是非常好的选择。

由于耕地减少,气候恶化导致的盐碱地等低肥土壤面积扩大,为合理利用这些土地,满足大众对生物质能的需求,盐碱地种植能源作物是关键,而耐盐能源草的研究是主题。耐盐能源草有着广阔的发展前景,在表型、生理、分子等不同水平深入研究不同能源草耐盐相关特性,筛选和挖掘有耐盐潜力的能源草种质,利用转基因技术聚合优质、多抗(抗旱、耐

盐碱等)优良基因,选育高产、优质、抗逆的优良能源草新品种,这是推动我国生物质能源发展的基础之一,对于缓解生物质原料不足,保证生物质能源长期平稳发展有重要意义。

参 考 文 献

- [1] Mikael, Li Junchen, Johansson K, et al. Growth rates of global energy systems and future outlooks [J]. *Natural Resources Research*, 2012, 21(2): 23-41
- [2] 马志刚, 吴树志, 白云峰. 生物质能利用技术现状及进展 [J]. *能源工程*, 2008(5): 21-27
- [3] 宋永芳. 能源植物的开发与利用进展 [J]. *生物质化学工程*, 2006, 40(6): 51-53
- [4] 田春龙, 郭斌, 刘春朝. 能源植物研究现状和展望 [J]. *生物加工过程*, 2005, 3(1): 14-16
- [5] 吴方卫, 沈亚芳, 张锦华, 等. 生物燃料乙醇发展对中国粮食安全的影响分析: 基于“与粮争地”的视角 [J]. *农业技术经济*, 2009(1): 21-29
- [6] 王贤清. 关于发展生物质能源应注意的几个问题 [J]. *石油科技论坛*, 2008(1): 29-31
- [7] 解新明, 周峰, 赵燕慧, 等. 多年生禾草能源植物研究进展 [J]. *生态学报*, 2008, 28(5): 2329-2339
- [8] 李平, 孙小龙, 韩建国, 等. 能源植物新看点: 草类能源植物 [J]. *中国草地学报*, 2010, 32(5): 97-100
- [9] 仰勇, 肖亮, 蒋建雄, 等. 浅谈纤维类能源草的开发和利用 [J]. *湖南农业科学*, 2011(10): 33-34
- [10] 谢光辉, 郭兴强, 王鑫, 等. 能源作物资源现状与发展前景 [J]. *资源科学*, 2007, 29(5): 74-80
- [11] 陈介南. 木质纤维生物转化乙醇技术 [J]. *生物质化学工程*, 2006(S1): 69-77
- [12] 曲音波. 纤维素乙醇产业化 [J]. *化学进展*, 2007, 19(7/8): 1098-1108
- [13] 曲音波. 开发生物质资源 实现可持续发展 [J]. *国际技术经济研究*, 1999, 2(2): 29-34
- [14] 邱宏伟. 加强技术创新, 走中国特色生物能源发展之路 [J]. *中国生物工程杂志*, 2007, 27(12): 114-116
- [15] 张吉宇, 袁庆华, 张文淑, 等. 我国牧草种质资源及其遗传多样性的研究进展 [J]. *中国草地*, 2003, 25(3): 59-65
- [16] 刘阳春, 何文寿, 何进智, 等. 盐碱地改良利用研究进展 [J]. *农业科学研究*, 2007, 28(2): 68-71
- [17] 张建锋, 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
- [18] 张建锋, 乔勇进, 焦明, 等. 盐碱地改良利用研究进展 [J]. *山东林业科技*, 1997(3): 5-8
- [19] Ichizen N, Takahashi H, Nishio T, et al. Impacts of switchgrass (*Panicum virgatum* L.) planting on soil erosion in the hills of the loess plateau in China [J]. *Weed Biology and Management*, 2005, 5(1): 31-34
- [20] Ma H X, Zhang D D. The potential of resources for developing energy plants in tidal flat [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2006, 22(12): 445-449
- [21] Hohenstein W G, Wright L L. Biomass energy production in the United States: an overview [J]. *Biomass and Bioenergy*, 1994(6): 161-173
- [22] 成凯凯. 藜草种质资源遗传多样性的 SRAP 研究 [D]. 北京: 中国农业大学, 2012
- [23] 王佳丽, 黄贤金, 钟大洋, 等. 盐碱地可持续利用研究综述 [J]. *地理学报*, 2005, 66(5): 673-684
- [24] 李正民. C4 植物的类型 [J]. *牧草与饲料*, 1991, 10(3): 47-48
- [25] 于晓丹, 杜菲, 张蕴薇. 盐胁迫对柳枝稷种子萌发和幼苗生长的影响 [J]. *草地学报*, 2010, 18(6): 810-815
- [26] 杜菲. 柳枝稷种质的耐盐性研究 [D]. 北京: 中国农业大学, 2011
- [27] 覃广泉, 陈平, 苏东海, 等. 盐胁迫对 4 种禾本科牧草种子萌发和幼苗生长的影响 [J]. *中国农学通报*, 2005, 21(3): 205-206
- [28] 马琳, 李红丽, 董智, 等. 不同浓度 NaCl 盐处理对 4 种牧草种子萌发和生长的影响 [J]. *内蒙古农业大学学报*, 2009, 30(2): 125-130
- [29] 左海涛, 李继伟, 郭斌, 等. 盐分和土壤含水量对营养生长期柳枝稷的影响 [J]. *草地学报*, 2009, 17(6): 760-766
- [30] 袁小环, 孙勇, 滕文军, 等. 9 种观赏草苗期耐盐性评价及 NaCl 胁迫对芨芨草生长的影响 [J]. *植物资源与环境学报*, 2011, 20(3): 69-75
- [31] 陆炳章, 许慰睽, 周春霖, 等. 杂交狼尾草在盐渍土区生长特性及其应用 [J]. *中国草地*, 1990(2): 58-62
- [32] 宗俊勤, 陈静波, 聂东阳, 等. 我国不同地区芒和荻种质资源抗盐性的初步评价 [J]. *草地学报*, 2011, 19(5): 803-807
- [33] 骆秀梅, 张永亮. 复盐胁迫对 2 种藜草苗期生长的影响 [J]. *内蒙古民族大学学报*, 2011, 26(5): 537-540
- [34] 丛靖宇, 张烨, 杨冠宇, 等. 不同品种甜高粱幼苗的耐盐能力 [J]. *中国农学通报*, 2010, 26(19): 128-135
- [35] 丛丽丽, 张蕴薇, 陈新, 等. 盐胁迫对藜草种子萌发与幼苗生理生化影响 [J]. *草业科学*, 2011, 28(12): 2136-2142
- [36] 王秀玲, 程序, 谢光辉, 等. NaCl 胁迫对甜高粱发芽期生理生化特性的影响 [J]. *生态环境学报*, 2010, 19(10): 2285-2290
- [37] 吴发远, 葛江丽. NaCl 胁迫对甜高粱幼苗抗性酶活性的影响 [J]. *中国农学通报*, 2009, 25(06): 136-139
- [38] 张恩平, 张淑红. 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
- [39] 贺岩, 李志岗. 盐胁迫条件下两种基因型小麦生长及保护酶活性的反应 [J]. *山西农业大学学报*, 2005, 42-44
- [40] 刘延吉, 张珊珊, 田晓艳, 等. 盐胁迫对 NHC 牧草叶片保护酶系统, MDA 含量及膜透性的影响 [J]. *草原与草坪*, 2008, 2: 30-34
- [41] 刘爱荣, 赵可夫. 盐胁迫下盐芥渗透调节物质的积累及其渗透调节作用 [J]. *植物生理与分子生物学报*, 2005, 31(4): 389-395
- [42] 杨涓, 许兴. 盐胁迫下植物有机渗透调节物质积累的研究进展 [J]. *宁夏农学院学报*, 2003, 23(4): 86-91
- [43] 张海燕. 盐胁迫下盐地碱蓬体内无机离子含量分布特点的研究

- [J]. 西北植物学报, 2002, 22(1): 129-135
- [44] 聂微微, 张永亮, 任秀珍. 盐碱胁迫对藜草幼苗生理特性的影响[J]. 内蒙古民族大学学报, 2010, 25(2): 175-177
- [45] 杨青川, 孙彦, 康俊梅. 紫花苜蓿耐盐相关基因克隆研究进展[J]. 草地学报, 2005, 13(3): 253-256
- [46] 邓洪新, 余懋群. 植物基因克隆的策略和方法[J]. 西南农业学报, 2001, 14(3): 78-82
- [47] 冶晓芳. 植物抗逆相关基因的分离及功能分析[D]. 北京: 首都师范大学, 2009
- [48] 丛丽丽. 藜草耐盐性鉴定及 P5CS 基因克隆[D]. 雅安: 四川农业大学, 2012
- [49] Elson J A, Kovacs F A. Expression of ascorbate peroxidase from switchgrass[J]. SSRP I, 2005(1): 1-13
- [50] 王闵霞, 马欣荣, 代富英, 等. 全长基因的克隆[J]. 世界科技研究与发展, 2005, 27(1): 81-85
- [51] Reddy P S, Reddy G M, Pandey P, et al. Cloning and molecular characterization of a gene encoding late embryogenesis abundant protein from Pennisetum glaucum: protection against abiotic stresses[J]. Mol Biol Rep, 2012, 39: 7163-7174
- [52] 范希峰, 左海涛, 侯新村, 等. 芒和荻作为草本能源植物的潜力分析[J]. 中国农学通报, 2010, 26(14): 381-387
- [53] 中华人民共和国商业部土产废品局, 中国科学院植物研究所. 中国经济植物志[M]. 北京: 科学出版社出版, 1961

责任编辑: 苏燕