



草坪草耐盐性研究进展

李岩, 李永龙, 翟晨元, 杨国锋, 王增裕, 张昆*

黄河三角洲草地资源与生态国家林业和草原局重点实验室/青岛农业大学草业学院, 山东青岛266109

*通信作者(zk61603@163.com)

摘要: 草坪草对美化环境和改善生态有重要作用。土壤盐碱化是影响草坪建植和限制草坪业发展的重要因素, 盐胁迫导致草坪草生长发育受阻, 草坪坪用质量下降, 最终引起草坪枯黄甚至死亡, 直接影响草坪观赏或使用。本文从生理和分子机制两个方面, 重点综述了草坪草在盐胁迫下的离子平衡、抗氧化酶、小分子物质、激素、内生真菌、抗盐相关基因以及多种组学等方面的研究进展, 分析了近年来草坪草耐盐性研究存在的主要问题, 并对其研究前景进行了展望, 拟为进一步开展草坪草耐盐种质选育和盐碱土地建植改良研究提供理论依据。

关键词: 草坪草; 耐盐性; 生理机制; 分子机制

Research advances in salt resistance of turfgrasses

LI Yan, LI Yonglong, ZHAI Chenyuan, YANG Guofeng, WANG Zengyu, ZHANG Kun*

Key Laboratory of National Forestry and Grassland Administration on Grassland Resources and Ecology in the Yellow River Delta / College of Grassland Science, Qingdao Agricultural University, Qingdao, Shandong 266109, China

*Corresponding author (zk61603@163.com)

Abstract: Turfgrass plays an essential role in landscaping and ecology improvement. However, soil salinization has great effect on turfgrass establishment and limitation on turf industry development. Salt stress leads to turfgrass growth and development inhibition and turf quality decrease, and eventually causes turfgrass withered and died. And turf viewing and using effects is obstructed. This review summarizes the physiological and molecular mechanisms of turfgrass against salt stress, especially concerning ionic equilibrium, antioxidant enzymes, small molecule substances, hormones, endophytic fungi, salt-related genes and multi-omics. Current issues and future prospects pertaining to salt tolerance study of turfgrass are also discussed. This review might be valuable for further investigation on the salt-tolerant germplasm breeding and saline soil planting in turfgrass.

Key words: turfgrass; salt resistance; physiological mechanism; molecular mechanism

当前, 土壤盐碱化已成为世界性问题, 全球盐碱化土壤面积达到9.56亿 hm^2 。我国盐碱化土地分布广泛, 约占全球面积的1/10 (蔡粟唯等2022)。2020年9月国家自然资源部、财政部、生态环境部联合印发《山水林田湖草生态保护修复工程指南(试行)》, 要求各地加快实施山水林田湖草一体化生态保护和修复工程。草坪具有覆盖地表、净化

空气、调节区域小气候等重要生态功能特性, 种植

收稿 2022-12-06 修定 2023-03-13

资助 山东省自然科学基金青年基金(ZR2021QC037)、国家自然科学基金青年基金(32101435)、青岛农业大学高层次人才启动基金(665/1121011)、山东省植物学与动物学(含草学)一流学科项目和青岛农业大学研究生创新计划(QNY-CX22088)。

草坪可以美化和改善人类居住环境。并且,近些年还发现环境绿化过程中种植耐盐草坪草,可以通过控制土壤水分散失和吸收利用部分土壤盐分等方式提高盐碱土的利用,对改良盐碱土地和生态恢复具有重要作用。

盐胁迫对草坪草生长发育以及利用价值的影响是多方面的,通过产生离子毒害、渗透失衡、氧化胁迫等,影响草坪草种子萌发、生长发育、营养物质积累与代谢等,最终使草坪草的使用价值下降甚至使草坪草死亡。为了能充分利用优良耐盐草坪草种质资源,提高盐碱地草坪种植与利用水平,国内外学者围绕草坪草的耐盐性问题进行了大量的研究。随着草坪草分子生物学研究技术的不断提高,其内部耐盐性调节的分子调控网络特征及其功能也正在被逐步揭开,以期将草坪草耐盐分子机制的研究成果用于草坪草耐盐性的改良以及耐盐新品种的培育中,这对改善土壤盐碱化和提高对盐碱化土壤的利用能力具有重要意义(赵金龙等2021)。本文综述了近年来草坪草耐盐性生理和分子机制的主要研究进展,为草坪草耐盐性研究提供理论参考。

1 草坪草耐盐生理生化机制

草坪草受到高盐胁迫后生长发育会受到一定阻碍,外观形态会发生一定的改变,例如叶片会出现发黄、卷曲,机体内也会发生一系列生理生化反应。草坪草的耐盐性往往是各种应激反应机制协同作用的结果,用来防止细胞受损和重建细胞内稳态,这些反应机制主要包括离子平衡、抗氧化酶激活、小分子物质渗透调节和保护,以及植物激素和微生物调节等。

1.1 离子平衡

离子在植物正常生长过程中起着关键的作用。随着盐胁迫程度的增加,Na⁺大量进入细胞,引起K⁺外渗、Na⁺/K⁺值增大,造成Ca²⁺、K⁺和Mg²⁺含量都逐渐降低,打破了植物固有的离子平衡,瓦解了膜电势,导致细胞产生毒性作用并诱导植物细胞中毒死亡(麻冬梅2014)。Na⁺和K⁺的平衡调节可以有效地缓解草坪草盐胁迫下所产生的离子毒害。在多年生黑麦草(*Lolium perenne*)、高羊茅(*Festuca*

arundinacea)、草地早熟禾(*Poa pratensis*)叶片和根系中K⁺含量都随着盐浓度升高而逐渐降低,Na⁺含量逐渐升高且叶片中含量能达到根系中的两倍(宋娅丽等2017)。Na⁺、K⁺选择性转运能力较强的狗牙根(*Cynodon dactylon*)材料在盐胁迫下能表现出更强的抗盐能力(陈静波等2014)。Na⁺的区隔化是植物耐盐的重要策略,盐胁迫下多年生黑麦草的根部主要通过吸收和区隔化以降低Na⁺含量,维持渗透平衡,叶中则是将Na⁺区隔化在液泡中来保护细胞器免受离子毒害作用(申午艳等2020)。盐腺是植物体内将过量Na⁺排出体外的特殊表皮结构,这一泌盐机制是一些草坪草种抵御盐胁迫的重要途径(侯本福等2022)。狗牙根叶片上具有一种特殊的双细胞结构盐腺,可以将多余的Na⁺向外分泌,减轻盐胁迫的伤害;与其他具有盐腺的草坪草相比,狗牙根盐腺泌盐能力弱于沟叶结缕草(*Zoysia matrella*)和细叶结缕草(*Z. tenuifolia*),但强于野牛草(*Buchloe dactyloides*; 宋鑫2021)。利用叶片帽细胞和基细胞能谱分析技术发现大穗结缕草(*Z. macrostachya*)具有盐腺结构,盐处理后可以通过盐腺将Na⁺运出体外(王茜2019)。盐胁迫下Ca²⁺也具有重要作用, Ca²⁺处理可以保持高羊茅体内较高的K⁺含量,保护光系统II反应中心,维持电子快速转移。盐胁迫下野牛草姊妹株和妹株根尖Ca²⁺流的变化可以调节NaCl信号,影响克隆分株对异质营养的感知、应答和生理整合(罗迪等2019)。

1.2 抗氧化酶

盐胁迫下植物体内会产生大量的活性氧(reactive oxygen species, ROS),过多的ROS积累后会对植物细胞膜造成伤害,引起植株代谢紊乱,造成氧化胁迫(Hu等2012)。植物体内有效清除ROS的保护机制是使植物免受氧化胁迫的一种生理反应,其中的抗氧化酶包括超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)、过氧化物酶(peroxidase, POD)、谷胱甘肽过氧化物酶(glutathione peroxidase, GPX)和抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)等。在不同实验条件下(草种、盐浓度和处理时间等),草坪草中的抗氧化酶活性变化各有差异,这是不同草坪草适应盐胁迫的不同机制。多年生黑麦草盐处理5 d内SOD

活性呈先下降后上升的趋势, CAT和POD活性在盐处理后第2天开始呈现下降趋势(丁一等2010)。随着盐胁迫程度的增加, 海滨雀稗(*Seashore paspalum*)和结缕草(*Z. japonica*)中SOD、POD和CAT活性均呈先上升后下降的趋势, 但耐盐性较强的草种酶活性可以持续保持较高水平(张涛2014)。李源等(2013)评价5种不同暖季型草坪草耐盐性, 发现随着盐处理时间的增加, 海滨雀稗品种‘Salam’中SOD含量一直为上升趋势, 结缕草‘马尼拉’‘兰引3号’以及狗牙根‘Tifway’中SOD活性则呈先上升后下降趋势, 说明海滨雀稗‘Salam’具有较高的耐盐性。同一草坪草的不同品种的耐盐性也可从不同抗氧化酶活性反映出来。研究发现高浓度盐处理不同品种的草地早熟禾, ‘月夜’和‘午夜’这两个品种可以通过启动POD和CAT活性来提高耐盐性, ‘抢手股’则通过维持较高的SOD活性来适应盐胁迫(刘燕等2019)。

1.3 小分子物质

小分子物质在植物生长发育以及逆境调节中都有重要作用。盐胁迫下, 小分子物质可以通过调节渗透平衡、氧化还原以及胁迫基因表达等方式影响植物的耐盐能力, 还可以作为外源物质触发一系列的抗盐反应机制, 作为生长调节物质调节植物盐应答响应。

1.3.1 氨基酸

脯氨酸是重要的渗透调节物质, 盐胁迫下可以与膜磷脂及转运蛋白相互作用, 保护细胞膜和生物大分子结构的完整性和稳定性。盐胁迫下草坪草内的脯氨酸含量主要呈上升趋势(魏晓艳等2017)。例如, 盐胁迫下草地早熟禾主要以积累脯氨酸等物质来调节渗透压, 从而提高耐盐性(张强等2017)。耐盐性更强的草种, 在盐胁迫下的脯氨酸含量和积累速度均要强于耐盐性较差的草种, 也可以作为草坪草耐盐性指示性指标(李时雨2015)。 γ -氨基丁酸(γ -aminobutyric acid, GABA)是一类四碳非蛋白质氨基酸, 作为细胞内源信号分子普遍存在于动植物组织中(葛甜甜等2022)。Li等(2020)研究发现对匍匐翦股颖(*Agrostis stolonifera*)施加外源GABA可以提高内源GABA水平, 增强 Na^+ 区隔化能力, 减轻细胞质溶胶中 Na^+ 毒性, 降低气孔导度和蒸腾作

用, 减少水分流失, 并增加糖与氨基酸的积累和代谢, 提高对盐的耐受性。5-氨基乙酰丙酸(5-amino-levulinic acid, ALA)是一种叶绿素前体, 匍匐翦股颖中外源施加ALA能抑制 Na^+ 的积累, 增强与光合作用、呼吸、渗透调节、抗氧化防御相关的生理活动, 促进有机酸、氨基酸和糖类的积累及代谢活动, 提高植株耐盐性(Yang等2014)。肌肽是目前发现的最简单的生物活性物质之一, 被用作抗氧化剂和自由基清除剂。研究发现通过叶片喷施肌肽的方法可以提高羊茅抗氧化系统活性, 保持细胞膜的结构完整性, 增强耐盐性(王岩2016)。

1.3.2 无机物

非生物胁迫可以导致植物内源氢气的释放。外源富氢水(hydrogen-rich water, HRW)处理也可以刺激内源氢气的产生, 缓解非生物胁迫带来的不利影响。在盐胁迫下外源施加HRW能显著降低ROS含量, 增加细胞膜稳定性和部分抗氧化酶的活性, 提高草地早熟禾的耐盐性(张韦钰等2021)。硫化氢(hydrogen sulfide, H_2S)作为一种气态分子能参与植物对多种非生物胁迫的响应。研究发现经 H_2S 供体氢硫化钠处理的狗牙根在盐胁迫过程中电解质渗透减少, CAT、POD和GR等抗氧化酶活性增强, 减轻了ROS含量升高引起的细胞损伤, 增加了对盐胁迫的抗性(Shi等2013)。一氧化氮(nitric oxide, NO)作为一种气体信号分子在各种生理过程中起着至关重要的作用。在盐胁迫下NO对维持狗牙根细胞膜稳定、减轻氧化损伤、维持离子稳态和植物光合作用具有一定作用(Liu等2016)。盐胁迫下氮氙激光照射处理激活了高羊茅幼苗体内各类抗氧化物酶基因的转录活性, 提高了表达水平, 从而促进了内源NO信号分子的合成, 减轻了盐胁迫带来的氧化损伤, 维持了质膜和液泡膜质子泵活性, 提高了高羊茅的耐盐性(Li等2016)。硅是一种重要的植物成分, 主要以氧化物和硅酸盐形式存在。外源硅的添加可以减轻盐胁迫带来的离子毒害作用, 增加抗氧化酶POD、CAT和SOD的活性, 降低ROS的积累, 从而提高狗牙根、高羊茅、草地早熟禾等对高盐胁迫的抗性(赵春旭等2020; 顾跃等2019; 宋锐等2016)。此外, 刘璐璐(2015)发现盐胁迫下叶面喷施外源物质 K_2SO_4 可以通过离子调节途径提高多

年生黑麦草的耐盐性,在一定程度上缓解盐胁迫的伤害。

1.3.3 甜菜碱、多胺和糖类

盐胁迫下植物甜菜碱(glycine betaine, GB)可以迅速在细胞质中积累以调节细胞渗透压。盐胁迫下叶面喷施GB可以通过渗透调节和抗氧化调节途径缓解盐胁迫的伤害,提高多年生黑麦草和高羊茅的耐盐性(林之林等2022; 刘璐璐2015)。近些年发现胆碱作为GB和磷脂的前体,对草坪草耐盐性也有重要影响。在不同耐盐性的海滨雀稗(体内可合成GB)中发现外源胆碱可以通过调节脂质和GB代谢来提高耐盐性(Gao等2020),而在草地早熟禾(体内不合成GB)中发现,盐胁迫下外源添加胆碱并不影响GB含量,但仍可以降低ROS对膜的破坏,维持细胞的含水量,并能通过增加单半乳糖基二酰基甘油、磷脂酰胆碱和磷脂酰乙醇胺的含量,降低磷脂酸含量来调控草地早熟禾的耐盐性(Zhang等2021a)。

多胺是一类脂肪族含氮物质,主要包括二胺腐胺(putrescine, Put)、亚精胺(spermidine, Spd)和精胺(spermine, Spm),对植物生长发育以及抵御外界不利环境有一定的作用。研究发现施用5 mmol·L⁻¹ Put、5 mmol·L⁻¹ Spd或5 mmol·L⁻¹ Spm均能显著增强狗牙根植株对盐胁迫的适应能力(Shi等2013)。近些年在草坪草耐盐性研究中对Spd的功能有较深入的研究。例如,施加外源Spd增强了日本结缕草中多胺代谢以及精氨酸脱羧酶(arginine decarboxylase, ADC)、S-腺苷甲硫氨酸脱羧酶(S-adenosylmethionine decarboxylase, SAMDC)和二胺氧化酶(diamine oxidase, DAO)活性,并且Spd、Spm含量与多胺生物合成酶(ADC、SAMDC)、抗氧化酶活性之间呈正相关,与H₂O₂、MDA水平呈负相关,表明外源Spd可能通过调控多胺的代谢以及在蛋白和转录水平提高抗氧化酶的活性来提高草坪草耐盐性(Li等2017b)。此外, Puyang等(2015)发现外源Spd处理除增强了草地早熟禾渗透调节能力外,还可以加强离子平衡能力,稳定细胞膜结构,提高耐盐性。

可溶性糖包括葡萄糖、果糖、蔗糖等,可以为植物提供能量和代谢中间产物。当盐胁迫对植物

造成伤害时,可溶性糖含量升高,渗透调节能力增强,从而提高草地早熟禾耐盐性(王超2013)。高浓度盐处理下,温度对可溶性糖含量影响较大,相比于20~25°C条件,6~15°C时草地早熟禾体内可溶性糖含量显著提高,从而减小盐胁迫对植物的损伤,提高耐盐性(赵明德等2018)。海藻糖是植物体的结构成分,更是一种重要的应激代谢物。研究发现对多年生黑麦草添加外源海藻糖可以促进K⁺在根中的积累,维持细胞内离子稳态,从而延缓盐胁迫对生长发育的抑制作用(连俊方等2012)。壳聚糖是一种天然多糖,在植物体内具有多种胁迫适应调节功能。在盐胁迫下施加外源壳聚糖可提高匍匐翦股颖中抗氧化酶活性,减少对植物的氧化损伤,诱导蔗糖、GABA、多胺等渗透调节物质的积累,并上调*AsHKT1*基因,编码Na⁺/H⁺交换基因(Na⁺/H⁺ exchange or antiporter, *NHX*)的表达,调节Na⁺转运,提高植株的耐盐性(Geng等2020)。

1.4 植物激素

草坪草可以通过调节植物激素的活性和含量来调节植物盐胁迫下的生理生化反应。脱落酸(abscisic acid, ABA)可以调控盐胁迫响应基因的表达、气孔关闭、离子平衡以及代谢变化等,参与植物耐盐性调节。外源ABA能够促进盐胁迫下高羊茅形态结构的建成,提高叶片相对含水量和叶绿素含量,维持细胞膜的稳定性,降低电解质渗透率,从而提高耐盐性(Zhao等2020)。近年来研究发现,油菜素甾醇可以调节植物对盐胁迫的耐受性。外源施加2,4-表油菜素内酯(2,4-epibrassinolide, EBL)可以提高多年生黑麦草盐胁迫下特定激素水平和SOD、CAT活性,促进多年生黑麦草中脯氨酸和K⁺、Ca²⁺、Mg²⁺的积累,提高盐胁迫耐受性(Wu等2017)。添加EBL可以有效缓解盐对沟叶结缕草的胁迫并促进愈伤组织的生长和再生,获得耐盐性更强的沟叶结缕草植株(Song等2020)。褪黑素(melatonin, MT)是广泛存在于植物体内的小分子胺类物质,可以参与植株生长与发育,调控植物对盐胁迫的响应(贾文飞等2022)。外源施加MT主要通过涉及光呼吸、碳水化合物和氮代谢的主要代谢途径,来减轻盐胁迫引起的ROS产生和细胞损伤,提高狗牙根的耐盐性(Shi等2015)。水杨酸(salicylic acid, SA)是植

物体内一类重要的酚类化合物, 在植物应对胁迫过程中发挥信号分子的作用。近年来, 通过SA诱导来缓解盐胁迫对草坪草的影响已见成效, 单独施加SA, 或赤霉素、SA、壳聚糖三种植物生长调节剂复配剂混合施加均可以提高盐胁迫下高羊茅和草地早熟禾的耐盐性(江生泉等2021; 赵丹等2020; 马小丽2016)。

1.5 内生真菌

植物内生真菌是指生活在植物组织内的, 不引起植物组织明显病害, 与宿主植物形成互惠共生关系, 为植物应对生物胁迫或非生物胁迫提供保护的一类真菌。丛枝菌根(*arbuscular mycorrhiza*, AM)真菌作为一种有益的土壤微生物, 可以与90%的植物形成共生关系, 提高植物的耐逆性。杨海霞等(2014)发现盐胁迫下AM真菌能够通过增强高羊茅的抗氧化系统的响应, 降低氧化胁迫的伤害, 减缓 Na^+ 和 Cl^- 毒害, 维持高羊茅体内平衡, 改善耐盐性。闫智臣等(2018)发现AM真菌和禾草内生真菌协同作用对多年生黑麦草的耐盐性有一定的提高作用。棘孢曲霉(*Aspergillus aculeatus*)是一种特异性的曲霉菌属真菌, 还是一种天然存在于污染土壤中的微生物。Xie等(2019)从湖南浏阳和株洲矿区污染土壤中分离出棘孢曲霉, 发现施加它可以刺激高羊茅的生长, 显著提高其光合作用效率, 降低 H_2O_2 含量, 减轻盐诱导的脂质过氧化, 并降低其对 Na^+ 的吸收, 维持较低的 Na^+/K^+ 比, 以多种方式参与调节草坪草的耐盐性。海滨雀稗中可分离得到植物内生肠杆菌(*Enterobacter*)。赵欣桐等(2021)在研究植物内生肠杆菌对狗牙根耐盐性的调控研究中发现, 盐胁迫处理后接种混合内生细菌狗牙根种子萌发率显著提高, 在盐胁迫环境中的适应能力明显增加。从梭梭根际中分离得到枯草芽孢杆菌(*Bacillus subtilis*), 接种多年生黑麦草后提高了可溶性糖、脯氨酸含量以及过氧化氢酶活性, 提高了 K^+/Na^+ 比, 降低了叶片渗透势, 提高了耐盐性(姚丹等2020)。近年来还有研究发现从麦冬根际土中分离筛选到的琥珀酸黄杆菌(*Flavobacterium succinicans*)可以促进盐胁迫下多年生黑麦草的生长, 调节植物体内氧化还原平衡, 提高耐盐性(张新飞等2021)。

2 草坪草耐盐分子机制

2.1 抗盐相关基因

2.1.1 转录调节因子

转录因子又被称为反式作用因子, 是一类重要的DNA结合蛋白, 可以与基因上游的特异核苷酸序列相结合, 进行基因转录的精细起始和转录效率的调控。DREB (dehydration-responsive element-binding protein)转录因子在胁迫相关基因的调控中起重要作用。研究发现盐胁迫可以调节野牛草*Bd-DREB2*的表达, 并且通过转基因烟草验证了其参与非生物胁迫响应与调控机制的功能(Zhang等2014)。DST (drought and salt tolerance)基因编码一个C2H2锌指转录因子, 负向调节水稻(*Oryza sativa*)的耐盐性; 过表达*OsDST-SRDX*基因可以提高多年生黑麦草的耐盐性(Cen等2016)。NF-Y (nuclear factor Y)是一种普遍存在的转录因子, 由3个不同的亚基构成, 即NF-YA、NF-YB和NF-YC。研究发现, 狗牙根中ABA、 H_2O_2 和NO参与盐胁迫下*Cdt-NF-YC1*基因的转录调控, *Cdt-NF-YC1*基因也可以通过调控ABA依赖和ABA非依赖途径中的基因来提高转基因植物对盐胁迫的耐受性(Chen等2015a)。海滨雀稗中过表达*CdtNF-YC1*基因也可以提高植株耐盐性(Wu等2018)。bHLH (basic helix-loop-helix)转录因子在多种植物对非生物胁迫的响应过程中起重要作用。Zuo等(2021, 2020)研究发现过表达*Zjb-HLH076/ZjICE1*基因增强了转基因结缕草植株对盐胁迫的耐受性, 此外还发现*ZjICE1*和*ZjICE2*基因在非生物胁迫反应中起着积极调节作用; 在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中过表达*ZjICE1*和*ZjICE2*基因均可以增强植株对盐胁迫的耐受性。上述转录因子基因可以作为结缕草耐盐性分子育种的目标候选基因。此外, 研究发现其他转录调节因子如ZFN (zinc finger protein)和GRP (glycine-rich RNA-binding protein)在结缕草耐盐性调节中有着重要作用。*ZjZFN1*基因在拟南芥中表达改善了种子萌发, 增强了植物对盐胁迫的适应能力, 提高了绿色子叶比率, 影响了ROS的积累, 调节了盐胁迫响应基因的转录, 是植物耐盐胁迫的潜在关键参与者(Teng等2018); 而*ZjGRP*基因表达受NaCl的影响, 拟南芥

中过表达*ZjGRP*基因降低了植株耐盐性,出现了发芽率降低、幼苗生长延缓的现象,影响了离子转运、渗透和抗氧化能力,说明*ZjGRP*基因对调节植物盐敏感性起重要作用(Teng等2017)。

2.1.2 离子转运蛋白基因

SOS信号转导通路在植物的离子稳态和耐盐性中起关键作用。研究发现共表达拟南芥*SOS1*、*SOS2*、*SOS3*三个基因使得转基因植物的 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 流入量高于野生型植物,可以增强高羊茅的耐盐性(Ma等2014, 2016)。狗牙根可以通过无性系分株来抵抗盐胁迫,主要是通过诱导SOS基因在受胁迫分株中表达,减少 Na^+ 在叶和根中的积累,并上调受胁迫和非胁迫分株中CAT和POD的编码基因表达和酶活性,使得整个植株的耐盐性更强(Yin等2022)。NHX类转运蛋白在植物受到盐胁迫后对调节离子平衡具有重要意义。多年生黑麦草中发现*LpTIP1*基因和 Na^+ 之间以及*LpNHX1*基因和 K^+/Na^+ 之间存在显著相关性,*LpNHX1*等位基因变异可能影响多年生黑麦草的耐盐性(Tang等2013)。植物液泡 H^+ -焦磷酸酶(vacuolar H^+ -pyrophosphatase, VP)可以通过 H^+ 泵来促使 Na^+ 区隔化,提高植株的耐盐性。大穗结缕草的ZmVP1是一种功能性VP,可以通过调节液泡中的 Na^+ 区隔化、 K^+ 同化以及渗透调节和抗氧化反应来提高耐盐性(Chen等2015b)。此外,转*AtAVP1*匍匐翦股颖植株较野生型植株耐盐性有明显的提高,表现为在盐胁迫下转基因植株内脯氨酸含量、叶片相对含水量和 Na^+ 吸收量增加,根中 Na^+ 、 K^+ 、 Cl^- 、总磷浓度增加,相对电导率降低(Li等2010)。高亲和性 K^+ 转运蛋白(high-affinity K^+ transporter, HKT)将木质部中的 Na^+ 卸载到木质部薄壁组织,防止 Na^+ 在地上部分过度积累破坏光合组织。AKT1 (low affinity K^+ channel)和SKOR (steellar K^+ outward rectifier)可以调控 K^+ 的吸收与长距离运输,共同维持植物体内 K^+ 的稳定。高盐胁迫下*Lp-HKT1;4*和*LpHKT1;5*在多年生黑麦草耐盐品种中具有较高的表达量,且*LpSKOR*和*LpAKT1*调节了盐胁迫下体内 K^+ 的稳态平衡,上述基因可以共同维持 Na^+ 和 K^+ 的平衡从而调节植株耐盐性(Song 2019)。此外,研究发现高盐胁迫下互花米草(*Sporobolus virginicus*) SvHKT1;1对防止 Na^+ 在芽中过

量积累起关键作用(Kawakami等2020)。

2.1.3 热激蛋白和酶基因

小热激蛋白(small heat shock protein, sHSP)是植物中普遍存在的应激蛋白家族,作为分子伴侣保护其他蛋白质免受胁迫诱导的损伤,与植物生长和发育以及应对环境应激反应有关(Sun等2021)。研究发现匍匐翦股颖sHSP基因*AsHSP17*可能通过调节光合作用和依赖ABA的信号途径,来负调节植物对盐胁迫的响应(Sun等2016)。同样,*AsHSP26.8a*基因能调节热休克转录因子基因的表达,通过调节ABA和其他胁迫信号途径对植物响应盐胁迫起负调控作用(Sun等2020)。蛋白质二硫键异构酶(protein disulfide isomerase, PDI)是硫氧还蛋白超家族的重要成员。咖啡酸-O-甲基转移酶(cafeic acid O-methyltransferase, COMT)在调节植物生长、发育和胁迫响应中起重要作用。过表达白颖苔草(*Carex rigescens*) *CrCOMT*的转基因拟南芥在盐胁迫下盐响应基因的转录更加活跃,提高了耐盐性,且褪黑素含量高于野生型(Zhang等2019)。植物糖基转移酶(UDP-glycosyltransferase, UGT)被认为在应对非生物胁迫时起重要作用。盐胁迫下白颖苔草*CrUGT87A1*基因可以影响类黄酮基因表达,增加类黄酮的积累,在抵抗盐胁迫中发挥重要作用(Zhang等2021b)。

2.1.4 microRNA

microRNA (miRNA)不仅在各种生物过程中发挥着重要作用,而且可以增强植物对环境胁迫的抵抗力(Amombo等2020)。目前草坪草中已有的关于miRNA功能的研究主要集中在匍匐翦股颖中。例如,miR319已被证明可靶向编码植物特异性转录因子的*TCP*基因。过表达水稻*miR319*基因*OsamiR319a*的转基因匍匐翦股颖叶蜡含量增加,保水性增加, Na^+ 吸收减少,从而增强耐盐性(Zhou等2013); miR528是一种保守的单子叶植物特异性小RNA,具有介导多种应激反应的潜力。在匍匐翦股颖中过度表达水稻miR528 (*Osa-miR528*)可以改善植株发育并提高对盐胁迫和氮缺乏的耐受性(Yuan等2015); miR396通过调节其靶标生长调节因子(growth regulating factor, GRF)基因参与多种物种的植株生长、发育和非生物胁迫响应。将水稻miRNA-

396基因*Osa-miR396c*转入匍匐翦股颖, 可以提高转基因植株耐盐性, 这与高盐胁迫期间的保水性、叶绿素含量增加、细胞膜完整性以及 Na^+ 排斥有关(Yuan等2019); 此外, 过表达水稻*pri-miR393a* (*Osa-miR393a*)基因的匍匐翦股颖与野生型相比分蘖更少且长, 通过气孔密度降低和角质层加密, 增加钾吸收, 从而使耐盐性增强(Zhao等2019)。

2.2 转录组

转录组是细胞内所有转录产物的集合, 能反映不同环境、不同生长阶段植物体某一组织在特定条件下所有基因表达情况(陈燕等2022)。对比盐处理后24与48 h高羊茅转录组差异基因, 发现大多数发生上调的基因是与植物耐盐性调节和光合作用相关的基因(Amombo等2018)。Zhang等(2020)分析白颖苔草转录组发现盐敏感的‘北京’基因型中ABA信号转导途径在耐盐胁迫中起重要的作用, 而海藻糖和果胶的生物合成以及几丁质分解代谢相关基因为耐盐的‘黄骅’基因型中所特有, 这可能与不同材料的耐盐性有关。Wang等(2020b)比较了正常条件和盐胁迫下的大穗结缕草的转录组, 发现不同表达基因主要通过植物激素信号转导调节植物生长、盐分泌和渗透压调节物质积累, 维持离子稳态, 增加ROS清除系统活性以防止氧化损伤, 这些变化是大穗结缕草对盐胁迫的重要响应机制。Bushman等(2016)分析草地早熟禾耐盐(PI 372742)种质和盐敏感(PI 368233)种质基因表达图谱, 确定了盐响应基因家族, 发现了转录因子、离子和水转运基因以及参与氧化还原过程的基因在耐盐性调节中发挥重要作用。Wang等(2020a)对盐处理24 h的结缕草GO富集通路和KEGG通路进行了比较分析, 发现生长素信号转导家族、ABA信号转导家族、WRKY家族和bHLH家族等差异基因是参与结缕草盐胁迫调控的重要家族基因。Hu等(2015b)通过分析狗牙根根尖响应盐胁迫的转录组, 发现与胁迫响应和生长调节相关的主要转录因子(MYB、bHLH、WRKY)存在差异表达, 这些基因参与调节木质素合成和过氧化物酶控制的ROS稳态, 通过促进细胞壁松弛和调节盐胁迫下根系生长的植物激素信号转导影响耐盐性。Shao等(2021)分析200 mmol·L⁻¹ NaCl水培1、6、24 h后狗牙根根的转录组数据, 发

现盐处理1和24 h后的盐响应基因属于短期盐胁迫中常见或差异表达基因, 表明根中存在适应性盐响应机制。

2.3 蛋白组

蛋白质组学是指系统研究某一基因组所表达的所有蛋白质的学科, 包括蛋白质一级结构的氨基酸序列、蛋白质丰度、蛋白质修饰以及蛋白之间的相互作用。近年来, 蛋白质组学被广泛应用于盐胁迫下草坪草响应机理的研究。研究发现外源多胺预处理提高了狗牙根的耐盐性; 通过蛋白质组学分析, 成功鉴定了至少两种多胺在狗牙根中共同调控36个蛋白, 包括12个上调蛋白、20个下调蛋白和其他4个特异表达蛋白。其中, 参与电子传递和能量途径的蛋白质被大量富集, 核苷二磷酸激酶和3种抗氧化酶被多胺广泛调节(Shi等2015)。Ye等(2016)分析狗牙根蛋白质组, 鉴定了在干旱和盐胁迫下参与光合作用、磷酸氧化戊糖、糖酵解和氧化还原代谢途径的总共77个蛋白, 其中36个蛋白由两种处理调控, 而其他40和13个蛋白分别由干旱和盐特异调控, 共有15个蛋白参与碳代谢途径。Li等(2017a)通过对盐胁迫处理12 h后白颖苔草的蛋白质组学分析, 共鉴定到897个差异表达蛋白在叶片中特异表达, 900个差异蛋白在根中特异表达, 其中酮鞘氨醇还原酶和钠偶联中性氨基酸转运体2对盐胁迫具有较强的响应, 该结果为进一步研究白颖苔草和其他植物的盐胁迫反应和耐盐机制提供了基础。

2.4 代谢组

代谢组学是基于核磁共振、色谱法、液相色谱-质谱等分析手段, 通过对代谢产物进行定量、定性和基因功能分析揭示生命活动代谢本质的一种方法。目前的研究表明盐胁迫下许多初级和次级代谢产物参与了耐盐代谢调控。Hu等(2015a)发现盐处理后狗牙根中可溶性糖和与氮代谢相关的代谢物(谷氨酸、天冬氨酸和天冬酰胺)向根库转移并积累, 这可能有助于维持根库强度, 促进恢复地上部和根之间的功能平衡, 有助于维持根系功能(即水分和养分吸收、 Na^+ 外排)和盐胁迫适应能力。Ye等(2016)研究发现狗牙根中有37种代谢物(包括氨基酸、有机酸、糖和糖醇)的含量受干旱和盐处

理的调节, 其中18种代谢物被鉴定参与碳和氨基酸代谢途径。Hu等(2021)对盐处理下白颖苔草脂组进行了分析, 发现乙酸处理增加了磷脂和糖脂以及信号通路相关的磷脂酸、卵磷脂磷脂酰乙醇胺等的含量, 降低了游离脂肪酸的含量, 说明乙酸可以通过调节脂质代谢来增强白颖苔草的耐盐性。此外, 在匍匐翦股颖中研究发现盐胁迫下Spm处理增加了GABA分流(GABA、谷氨酸和丙氨酸)和TCA循环(乌头酸)的中间代谢物, 同时上调了多种氨基酸(如谷氨酰胺、缬氨酸等)、有机酸(没食子酸)等代谢物含量, 这些代谢物在盐胁迫调控的能量代谢、信号转导和抗氧化防御中发挥着重要作用(Li等2022)。

3 问题和展望

当前农业中, 改良并利用盐渍土是一个重要问题, 而筛选耐盐草坪草种质资源、研究其耐盐机制并加以利用是解决这一问题的重要手段。近些年草坪草耐盐性研究涌现大批成果, 但仍存在很多问题亟待解决。例如: 大部分草坪草耐盐生理生化实验的进行都基于实验室模拟环境, 缺乏在真实环境下的验证, 实验结果的可推广性有待探究。耐盐性机制的研究大多模仿模式植物或作物中已研究的基础进行, 且研究数量和深度落后, 如在“不同草坪草在盐胁迫下生长的植物学与形态学规律”、“草坪草对盐胁迫信号的感知、传递与响应”、“不同离子协同调控草坪草耐盐性”等方面的研究较少。耐盐分子机制多为单基因功能研究, 无多基因整合效应研究。许多草坪草受到没有准确的倍性及基因组信息, 以及稳定成熟的遗传转化体系的影响, 研究的可深入程度以及耐盐新种质的创制都大大受限。

解决上述问题首先需要研究人员在研究草坪草耐盐性时先在室内确定表型的基础上, 增加田间实验, 在真实的自然环境下去验证实验室的结果, 并且增加盐胁迫下特定草坪品种的植物学与形态学规律以及生产性能的相关研究, 这样才能更好地将研究成果应用到生产中。随着高通量组学技术不断进步, 可以从转录、蛋白、代谢等多层次去挖掘耐盐调控的网络, 准确地找到抗盐性相

关的基因等遗传信息, 与草坪草自身的生长、生理生化以及草坪的建植与养护(生长速度、绿期、再生性等)特性相结合, 作为重要方向去探究其特有的耐盐分子机制。随着基因组测序与三代测序技术的发展, 草坪草基因组信息正在被逐步破解, 结合分子标记、基因编辑技术等现代育种手段可以加速突破草坪草遗传育种的限制, 借着分子设计育种的快车道, 加速对优良耐盐草坪草新品种的创制, 可以更好地推动盐碱地的改良与利用。

参考文献(References)

- Amombo E (2019). Association mapping, transcriptome analysis and hormonal regulation of salt tolerance in tall fescue and bermudagrass (dissertation). Wuhan: University of Chinese Academy of Sciences (in Chinese with English abstract) [Amombo E (2019). 高羊茅和狗牙根的连锁不平衡, 转录组分析和耐盐激素调节(学位论文). 武汉: 中国科学院大学]
- Amombo E, Li X, Wang G, et al (2018). Comprehensive transcriptome profiling and identification of potential genes responsible for salt tolerance in tall fescue leaves under salinity stress. *Genes*, 9: 466
- Bushman BS, Amundsen KL, Warnke SE, et al (2016). Transcriptome profiling of Kentucky bluegrass (*Poa pratensis* L.) accessions in response to salt stress. *BMC Genomics*, 17: 48
- Cai SW, Cao Q, Yao SF, et al (2022). Advances in salt tolerance and molecular mechanism of *Nitroaria sibirica* Pall. *North Hortic*, (3): 125–131 (in Chinese with English abstract) [蔡粟唯, 曹茜, 姚耸峰等(2022). 西伯利亚白刺的耐盐性及分子机制研究进展. *北方园艺*, (3): 125–131]
- Cen H, Ye W, Liu Y, et al (2016). Overexpression of a chimeric gene, *OsDST-SRDX*, improved salt tolerance of perennial ryegrass. *Sci Rep*, 6: 27320
- Chen JB, Niu JW, Tian HY, et al (2014). Effect of NaCl stress on growth and Na⁺ and K⁺ accumulation of cultivars ‘Suzhi No. 2’ and ‘Tifgreen’ of hybrid bermudagrass (*Cynodon dactylon* × *C. transvaalensis*). *J Plant Resour Environ*, 23 (3): 45–51 (in Chinese with English abstract) [陈静波, 牛佳伟, 田海燕等(2014). NaCl胁迫对杂交狗牙根品种‘苏植2号’和‘Tifgreen’生长及Na⁺和K⁺积累的影响. *植物资源与环境学报*. 23 (3): 45–51]
- Chen M, Zhao Y, Zhuo C, et al (2015a). Overexpression of a *NF-YC* transcription factor from bermudagrass confers tolerance to drought and salinity in transgenic rice. *Plant Biotechnol J*, 13 (4): 482–491
- Chen Y, Li L, Zong J, et al (2015b). Heterologous expression

- of the halophyte *Zoysia matrella* H^+ -pyrophosphatase gene improved salt tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol Biochem*, 91: 49–55
- Chen Y, Zheng J, Yu JM, et al (2022). A review of transcriptome studies in papaya. *China Fruits*, (8): 1–5, 27 (in Chinese with English abstract) [陈燕, 郑剑, 余江敏等(2022). 番木瓜转录组学研究进展. *中国果树*, (8): 1–5, 27]
- Ding Y, Chi CY, Cang J (2010). Effects of NaCl stress on some physiological indexes in *Lolium perenne*. *Anhui Agr Sci Bull*, 16 (13): 63–65 (in Chinese with English abstract) [丁一, 池春玉, 苍晶(2010). NaCl胁迫对黑麦草几种抗逆生理指标的影响. *安徽农学通报*, 16 (13): 63–65]
- Gao Y, Li M, Zhang X, et al (2020). Up-regulation of lipid metabolism and glycine betaine synthesis are associated with choline-induced salt tolerance in halophytic seashore *paspalum*. *Plant Cell Environ*, 43 (1): 159–173
- Ge TT, Wang N, Gao J (2022). Effects of γ -aminobutyric acid on seed germination of *Glycyrrhiza uralensis* under saline-alkaline stress. *Chin Wild Plant Resour*, 41 (3): 1–7 (in Chinese with English abstract) [葛甜甜, 王楠, 高静等(2022). γ -氨基丁酸对盐碱胁迫下甘草种子萌发的影响. *中国野生植物资源*, 41 (3): 1–7]
- Geng W, Li Z, Hassan MJ, et al (2020). Chitosan regulates metabolic balance, polyamine accumulation, and Na^+ transport contributing to salt tolerance in creeping bentgrass. *BMC Plant Biol*, 20 (1): 506
- Gu Y, Zhao Y, Ji CD (2019). Effects of silicon fertilizer on physiological and biochemical characteristics of three bermuda grass under salinity stress. *Chin J Grassl*, 41 (3): 30–37 (in Chinese with English abstract) [顾跃, 赵云, 姬承东(2019). 硅肥对盐胁迫下狗牙根生理生化特征的影响. *中国草地学报*, 41 (3): 30–37]
- Hou BF, Jiang SK, Yang CM, et al (2022). Research progress on structure and function of salt glands in Poaceae. *Heilongjiang Agr Sci*, (8): 74–78 (in Chinese with English abstract) [侯本福, 姜树坤, 杨传铭等(2022). 禾本科植物盐腺的结构和功能研究进展. *黑龙江农业科学*, (8): 74–78]
- Hu L, Chen L, Liu L, et al (2015a). Metabolic acclimation of source and sink tissues to salinity stress in bermudagrass (*Cynodon dactylon*). *Physiol Plant*, 155 (2): 166–179
- Hu L, Li H, Chen L, et al (2015b). RNA-seq for gene identification and transcript profiling in relation to root growth of bermudagrass (*Cynodon dactylon*) under salinity stress. *BMC Genomics*, 16: 575
- Hu L, Li H, Pang H, et al (2012). Responses of antioxidant gene, protein and enzymes to salinity stress in two genotypes of perennial ryegrass (*Lolium perenne*) differing in salt tolerance. *J Plant Physiol*, 169 (2): 146–156
- Hu Q, Cui H, Ma C, et al (2021). Lipidomic metabolism associated with acetic acid priming-induced salt tolerance in *Carex rigescens*. *Plant Physiol Biochem*, 167: 665–677
- Jia WF, Ma JH, Pei T (2022). Research progress on salt-alkali tolerance of plant and application of exogenous melatonin. *Spec Wild Econ Anim Plant Res*, doi: 10.16720/j.cnki.tcyj.2022.092 (in Chinese with English abstract) [贾文飞, 马靖恒, 裴彤等(2022). 植物耐盐碱性研究进展及外源褪黑素应用研究. *特产研究*, doi: 10.16720/j.cnki.tcyj.2022.092]
- Jiang SQ, Xue ZS, Liang JJ, et al (2021). Effects of exogenous salicylic acid on growth and physiology of tall fescue under salt stress. *J Hunan Agr Univ Nat Sci*, 47 (2): 166–170 (in Chinese with English abstract) [江生泉, 薛正帅, 梁建军等(2021). 外源水杨酸对盐胁迫高羊茅生长和生理的影响. *湖南农业大学学报(自然科学版)*, 47 (2): 166–170]
- Kawakami Y, Imran S, Katsuhara M, et al (2020). Na^+ transporter SvHKT1;1 from a halophytic turf grass is specifically upregulated by high Na^+ concentration and regulates shoot Na^+ concentration. *Int J Mol Sci*, 21 (17): 6100
- Li M, Zhang K, Long R, et al (2017a). iTRAQ-based comparative proteomic analysis reveals tissue-specific and novel early-stage molecular mechanisms of salt stress response in *Carex rigescens*. *Environ Exp Bot*, 143: 99–114
- Li S (2015). Study on selecting salt-resistant plants and their physiological response and salt-tolerance under different salt stress (dissertation). Beijing: Beijing Forestry University (in Chinese with English abstract) [李时雨(2015). 耐盐植物筛选及其在不同盐分胁迫下的生理变化和耐盐性研究(学位论文). 北京: 北京林业大学]
- Li S, Cui L, Zhang Y, et al (2017b). The variation tendency of polyamines forms and components of polyamine metabolism in zoysiagrass (*Zoysia japonica* Steud.) to salt stress with exogenous spermidine application. *Front Physiol*, 8: 208
- Li Y (2013). Effects of NaCl stress and cold stress on growth and physiological indexes of five warm season turfgrasses (dissertation). Nanjing: Nanjing Agricultural University (in Chinese with English abstract) [李源(2013). NaCl胁迫和低温胁迫对五种暖季型草坪草生长及生理指标的影响(学位论文). 南京: 南京农业大学]
- Li Y, Gao L, Han R (2016). Endogenous nitric oxide mediates He-Ne laser-induced adaptive responses in salt stressed-tall fescue leaves. *Biosci Biotechnol Biochem*, 80 (10): 1887–1897
- Li Z, Baldwin CM, Hu Q, et al (2010). Heterologous expression of *Arabidopsis* H^+ -pyrophosphatase enhances salt tolerance in transgenic creeping bentgrass (*Agrostis stolonifera* L.). *Plant Cell Environ*, 33 (2): 272–289

- Li Z, Cheng B, Liu W, et al (2022). Global metabolites reprogramming induced by spermine contributing to salt tolerance in creeping bentgrass. *Int J Mol Sci*, 23 (9): 4472
- Li Z, Cheng B, Zeng W, et al (2020). Proteomic and metabolomic profilings reveal crucial functions of γ -aminobutyric acid in regulating ionic, water, and metabolic homeostasis in creeping bentgrass under salt stress. *J Proteome Res*, 19 (2): 769–780
- Lian JF, Yan DL, Guo K, et al (2012). Effect of trichalose on the growth and ion balance of *Lolium perenne* under NaCl stress in seedling stage. *Anhui For Sci Technol*, 38 (4): 9–12 (in Chinese with English abstract) [连俊方, 闫道良, 郭坤等(2012). 海藻糖对NaCl胁迫下多年生黑麦草苗期生长和离子平衡的影响. *安徽林业科技*, 38 (4): 9–12]
- Lin ZL, Hao T, Yu JJ, et al (2022). Effects of three exogenous substances on the physiological indexes of tall fescue under salt stress. *Pratac Sci*, 39 (4): 720–730 (in Chinese with English abstract) [林之林, 郝田, 于景金等(2022). 盐胁迫下3种外源物对高羊茅生理指标的影响. *草业科学*, 39 (4): 720–730]
- Liu A, Fan J, Gitau MM, et al (2016). Nitric oxide involvement in bermudagrass response to salt stress. *J Am Soc Hortic Sci*, 141 (5): 425–433
- Liu LL (2015). Character Evaluation of different perennial ryegrass and physiological responses to three small molecules under salt stress (dissertation). Nanjing: Nanjing Agricultural University (in Chinese with English abstract) [刘璐璐(2015). 不同多年生黑麦草品种的性状评价及盐胁迫下对三种小分子物质的生理响应(学位论文). 南京: 南京农业大学]
- Liu Y, Yang W, Ma HL, et al (2019). Effects of salt stress on seedling physiological characteristics of six Kentucky bluegrass. *J Gansu Agr Univ*, 54 (5): 140–150, 162 (in Chinese with English abstract) [刘燕, 杨伟, 马晖玲等(2019). 盐胁迫对6种草地早熟禾幼苗生理特性的影响. *甘肃农业大学学报*, 54 (5): 140–150, 162]
- Luo D, Luo D, Qian YQ, et al (2019). Response of root tip Ca^{2+} flux of *Buchloe dactyloides* clonal fragments under heterogeneous NaCl stress. *Pratac Sci*, 36 (1): 210–215 (in Chinese with English abstract) [罗迪, 罗栋, 钱永强等(2019). 盐胁迫下野牛草相连分株根尖钙离子流变化. *草业科学*, 36 (1): 210–215]
- Ma DM (2014). Analysis of salt-tolerant multiple gene co-transformation and integration of biology effects in tall fescue (dissertation). Yinchuan: Ningxia University (in Chinese with English abstract) [麻冬梅(2014). 高羊茅耐盐多基因遗传转化及其生物学整合效应分析(学位论文). 银川: 宁夏大学]
- Ma DM, Qin C, Ni X, et al (2016). Introduction of *AtSOS* pathway genes into tall fescue to improve salt tolerance. *Acta Pratac Sin*, 25 (12): 170–179 (in Chinese with English abstract) [麻冬梅, 秦楚, 倪星等(2016). 高羊茅应答盐胁迫的*AtSOS*途径基因的效应分析. *草业学报*, 25 (12): 170–179]
- Ma DM, WR WX, Li HW, et al (2014). Co-expression of the *Arabidopsis SOS* genes enhances salt tolerance in transgenic tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.). *Protoplasma*, 251 (1): 219–231
- Ma XL (2016). Effects of three plant growth regulators on the growth of Kentucky bluegrass (*Poa pratensis* L.) under salt stress (dissertation). Beijing: Beijing Forestry University (in Chinese with English abstract) [马小丽(2016). 三种植物生长调节剂复配剂对盐胁迫下草地早熟禾生长的影响研究(学位论文). 北京: 北京林业大学]
- Puyang X, An M, Han L, et al (2015). Protective effect of spermidine on salt stress induced oxidative damage in two Kentucky bluegrass (*Poa pratensis* L.) cultivars. *Ecotoxicol Environ Saf*, 117: 96–106
- Shao A, Wang W, Fan S, et al (2021). Comprehensive transcriptional analysis reveals salt stress-regulated key pathways, hub genes and time-specific responsive gene categories in common bermudagrass [*Cynodon dactylon* (L.) Pers.] roots. *BMC Plant Biol*, 21 (1): 175
- Shen WY, Feng ZJ, Qin WF, et al (2020). Effects of saline-alkali stress on the growth and ion micro-distribution of ryegrass plants. *Acta Pratac Sin*, 29 (2): 52–63 (in Chinese with English abstract) [申午艳, 冯政君, 秦文芳等(2020). 盐碱胁迫下黑麦草生长及离子微区分布特征. *草业学报*, 29 (2): 52–63]
- Shi H, Jiang C, Ye T, et al (2015). Comparative physiological, metabolomic, and transcriptomic analyses reveal mechanisms of improved abiotic stress resistance in bermudagrass [*Cynodon dactylon* (L.) Pers.] by exogenous melatonin. *J Exp Bot*, 66 (3): 681–694
- Shi H, Ye T, Chan Z (2013). Exogenous application of hydrogen sulfide donor sodium hydrosulfide enhanced multiple abiotic stress tolerance in bermudagrass [*Cynodon dactylon* (L.) Pers.]. *Plant Physiol Biochem*, 71: 226–234
- Song JY, Lin TY, Xu WJ, et al (2020). Effects of epibrassinolide on callus growth and regeneration of *Zoysia matrella* (L.) Merr. under salt stress. *J Nucl Agr Sci*, 34 (7): 1440–1446 (in Chinese with English abstract) [宋靓苑, 林恬逸, 许静雯等(2020). 盐胁迫下表油菜素内酯对沟叶结缕草愈伤组织生长和再生的影响. *核农学报*, 34 (7): 1440–1446]
- Song R, Lin LG, Wang KY, et al (2016). Effects of silicon supply on the biomass and physiochemical features of tall fescue seedlings under different salinization conditions. *Acta Pratac Sin*, 25 (8): 91–97 (in Chinese with English abstract)

- abstract) [宋锐, 林丽果, 王康英等(2016). 不同盐生境下硅对高羊茅生物量及生理生化特征的影响. 草业学报, 25 (8): 91–97]
- Song X (2019). The key gene excavation and association analysis with salinity tolerance in perennial ryegrass (dissertation). Lanzhou: Lanzhou University (in Chinese with English abstract) [宋鑫(2019). 多年生黑麦草耐盐关键基因的挖掘与关联分析(学位论文). 兰州: 兰州大学]
- Song YL, Wang KQ, Zhang YF, et al (2017). Effects of short-term salt stresses on growth of 3 cool season turfgrasses. Grassl Turf, 37 (4): 38–46 (in Chinese with English abstract) [宋娅丽, 王克勤, 张艳芬等(2017). 3种冷季型草坪草对短期盐胁迫的生长响应. 草原与草坪, 37 (4): 38–46]
- Sun X, Huang N, Li X, et al (2021). A chloroplast heat shock protein modulates growth and abiotic stress response in creeping bentgrass. Plant Cell Environ, 44 (6): 1769–1787
- Sun X, Sun C, Li Z, et al (2016). AsHSP17, a creeping bentgrass small heat shock protein modulates plant photosynthesis and ABA-dependent and independent signalling to attenuate plant response to abiotic stress. Plant Cell Environ, 39 (6): 1320–1337
- Sun X, Zhu J, Li X, et al (2020). AsHSP26.8a, a creeping bentgrass small heat shock protein integrates different signaling pathways to modulate plant abiotic stress response. BMC Plant Biol, 20 (1): 184
- Tang J, Yu X, Luo N, et al (2013). Natural variation of salinity response, population structure and candidate genes associated with salinity tolerance in perennial ryegrass accessions. Plant Cell Environ, 36 (11): 2021–2033
- Teng K, Tan P, Guo W, et al (2018). Heterologous expression of a novel *Zoysia japonica* C₂H₂ zinc finger gene, *ZjZFN1*, improved salt tolerance in *Arabidopsis*. Front Plant Sci, 9: 1159
- Teng K, Tan P, Xiao G, et al (2017). Heterologous expression of a novel *Zoysia japonica* salt-induced glycine-rich RNA-binding protein gene, *ZjGRP*, caused salt sensitivity in *Arabidopsis*. Plant Cell Rep, 36 (1): 179–191
- Wang C (2013). Effects of silicon and potassium on growth and physiological characteristics of kentucky bluegrass under NaCl stress (dissertation). Harbin: Northeast Agricultural University (in Chinese with English abstract) [王超(2013). 硅钾处理对NaCl胁迫下草地早熟禾生长及生理特性的影响(学位论文). 哈尔滨: 东北农业大学]
- Wang J, An C, Guo H, et al (2020a). Physiological and transcriptomic analyses reveal the mechanisms underlying the salt tolerance of *Zoysia japonica* Steud. BMC Plant Biol, 20 (1): 114
- Wang R, Wang X, Liu K, et al (2020b). Comparative transcriptome analysis of halophyte *Zoysia macrostachya* in response to salinity stress. Plants, 9 (4): 458
- Wang Y (2016). Effects of exogenous carnosine and ethionine on tall fescue under salt stress (dissertation). Nanjing: Nanjing Agricultural University (in Chinese with English abstract) [王岩(2016). 外源肌肽和乙硫氨酸对高羊茅耐盐性的影响(学位论文). 南京: 南京农业大学]
- Wei XY, Liang DN, Pang DM, et al (2017). Physiological responses of 14 cultivars of perennial *Lolium perenne* L. to salt stress during seedling stage. J Anhui Agr, 45 (1): 8–12 (in Chinese with English abstract) [魏晓艳, 梁丹妮, 庞丁铭等(2017). 14个多年生黑麦草品种幼苗期对盐胁迫的生理响应. 安徽农业科学, 45 (1): 8–12]
- Wu W, Zhang Q, Ervin EH, et al (2017). Physiological mechanism of enhancing salt stress tolerance of perennial ryegrass by 24-epibrassinolide. Front Plant Sci, 8: 1017
- Wu X, Shi H, Guo Z (2018). Overexpression of a NF-YC gene results in enhanced drought and salt tolerance in transgenic seashore paspalum. Front Plant Sci, 9: 1355
- Xie Y, Sun X, Feng Q, et al (2019). Comparative physiological and metabolomic analyses reveal mechanisms of *Aspergillus aculeatus*-mediated abiotic stress tolerance in tall fescue. Plant Physiol Biochem, 142: 342–350
- Yan ZC, Li LD, Cheng WJ, et al (2018). Effects of AM fungi and grass endophyte on the growth of ryegrass under different salt concentrations. Grassl Turf, 38 (1): 63–70 (in Chinese with English abstract) [闫智臣, 李应德, 程维佳等(2018). 不同盐浓度下AM真菌和禾草内生真菌对多年生黑麦草生长的影响. 草原与草坪, 38 (1): 63–70]
- Yang HX, Liu RJ, Guo SX, et al (2014). Effects of arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* on the growth characteristics of *Festuca arundinacea* under salt stress conditions. Acta Pratac Sin, 23(4): 195–203 (in Chinese with English abstract) [杨海霞, 刘润进, 郭绍霞(2014). AM真菌摩西球囊霉对盐胁迫条件下高羊茅生长特性的影响. 草业学报, 23 (4): 195–203]
- Yang Z, Chang Z, Sun L, et al (2014). Physiological and metabolic effects of 5-aminolevulinic acid for mitigating salinity stress in creeping bentgrass. PLOS One, 9 (12): e116283
- Yao D, Niu SQ, Zhao Q, et al (2020). Induced salt tolerance of ryegrass by *Bacillus subtilis* strain WM13-24 from the rhizosphere of *Haloxylon ammodendron*. Acta Ecol Sin, 40 (20): 7419–7429 (in Chinese with English abstract) [姚丹, 牛舒琪, 赵祺等(2020). 梭梭根际枯草芽孢杆菌 WM13-24对多年生黑麦草耐盐性的影响. 生态学报, 40 (20): 7419–7429]
- Ye T, Shi H, Wang Y, et al (2016). Contrasting proteomic and metabolomic responses of bermudagrass to drought and salt stresses. Front Plant Sci, 7: 1694

- Yin YL, Xu YN, Li XN, et al (2022). Physiological integration between Bermudagrass ramets improves overall salt resistance under heterogeneous salt stress. *Physiol Plant*, 174 (2): e13655
- Yuan S, Li Z, Li D, et al (2015). Constitutive expression of rice *MicroRNA528* alters plant development and enhances tolerance to salinity stress and nitrogen starvation in creeping bentgrass. *Plant Physiol*, 169 (1): 576–593
- Yuan S, Zhao J, Li Z, et al (2019). MicroRNA396-mediated alteration in plant development and salinity stress response in creeping bentgrass. *Hortic Res*, 6: 48
- Zhang K, Cui H, Cao S, et al (2019). Overexpression of *CrCOMT* from *Carex rigescens* increases salt stress and modulates melatonin synthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Rep*, 38 (12): 1501–1514
- Zhang K, Cui H, Li M, et al (2020). Comparative time-course transcriptome analysis in contrasting *Carex rigescens* genotypes in response to high environmental salinity. *Ecotoxicol Environ Saf*, 194: 110435
- Zhang K, Lyu W, Gao Y, et al (2021a). Choline-mediated lipid reprogramming as a dominant salt tolerance mechanism in grass species lacking glycine betaine. *Plant Cell Physiol*, 61 (12): 2018–2030
- Zhang K, Sun Y, Li M, et al (2021b). *CrUGT87A1*, a UDP-sugar glycosyltransferases (UGTs) gene from *Carex rigescens*, increases salt tolerance by accumulating flavonoids for antioxidation in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol Biochem*, 159: 28–36
- Zhang P, Yang P, Zhang Z, et al (2014). Isolation and characterization of a buffalograss (*Buchloe dactyloides*) dehydration responsive element binding transcription factor, *BdDREB2*. *Gene*, 536 (1): 123–128
- Zhang Q, Liu NF, Xiang ZX, et al (2017). Effects of neutral and alkaline salt stresses on the growth and physiological metabolism of kentucky bluegrass. *Acta Pratac Sin*, 26 (12): 67–76 (in Chinese with English abstract) [张强, 刘宁芳, 向佐湘等(2017). 盐碱胁迫对草地早熟禾生长和生理代谢的影响. *草业学报*, 26 (12): 67–76]
- Zhang T (2014). Effect of NaCl on growth and physiology of *Seashore Paspalum* and *Zoysia japonica* (dissertation). Nanjing: Nanjing Agricultural University (in Chinese with English abstract) [张涛(2014). NaCl对海滨雀稗和结缕草生长和生理的影响(学位论文). 南京: 南京农业大学]
- Zhang WY, Wang CY, Du HM (2021) Effect of hydrogen-rich water on salt-tolerance of Kentucky bluegrass and antioxidant enzymes activity. *Acta Agrest Sin*, 29 (7): 1436–1445 (in Chinese with English abstract) [张伟钰, 王春勇, 杜红梅(2021). 富氢水对草地早熟禾耐盐性的影响以及与抗氧化酶活性的关系. *草地学报*, 29 (7): 1436–1445]
- Zhang XF, She MZ, Li HY, et al (2021). Growth promotion mechanisms of *flavobacterium succinicans* and their physiological regulation on the growth and stress tolerance in *Lolium perenne*. *Acta Agrest Sin*, 29 (8): 1704–1711 (in Chinese with English abstract) [张新飞, 余木子, 李晗玉等(2021). 琥珀酸黄杆菌促生机理及其对多年生黑麦草生长和抗逆性的生理调控作用. *草地学报*, 29 (8): 1704–1711]
- Zhao C, Zhang H, Song C, et al (2020). Mechanisms of plant responses and adaptation to soil salinity. *Innovation*, 1 (1): 100017
- Zhao CX, Zhao P, Zhang R, et al (2020). Effect of exogenous silicon on germination and seedling growth of *Poa pratensis* under NaHCO₃ stress. *Grassl Turf*, 40 (2): 45–52 (in Chinese with English abstract) [赵春旭, 赵鹏, 张然等(2020). 外源硅对NaHCO₃胁迫下草地早熟禾萌发及幼苗生长的影响. *草原与草坪*, 40 (2): 45–52]
- Zhao D, Ji P, He XL, et al (2020). Research progress of effect of SA on seed germination and seedling physiological characteristics of herbaceous plants under salt stress. *J Heilongjiang Bayi Agr Univ*, 32 (3): 7–12 (in Chinese with English abstract) [赵丹, 纪鹏, 何晓蕾等(2020). SA对盐胁迫下草本植物种子萌发及幼苗生理特性影响的研究进展. *黑龙江八一农垦大学学报*, 32 (3): 7–12]
- Zhao J, Yuan S, Zhou M, et al (2019). Transgenic creeping bentgrass overexpressing *Osa-miR393a* exhibits altered plant development and improved multiple stress tolerance. *Plant Biotechnol J*, 17 (1): 233–251
- Zhao JL, Tang FL, Liu YJ (2021). Thoughts on development of China's turf industry in the context of ecological civilization construction. *Pratac Sci*, 38 (10): 2077–2086 (in Chinese with English abstract) [赵金龙, 唐芳林, 刘永杰(2021). 生态文明建设背景下我国草坪业发展的思考. *草业科学*, 38 (10): 2077–2086]
- Zhao MD, Liu P, Yang C, et al (2018). Effects of salt stress on physiological indexes of perennial forage seedlings in Qinghai-Tibet plateau. *Ecol Sci*, 37 (3): 123–130 (in Chinese with English abstract) [赵明德, 刘攀, 杨冲等(2018). 盐胁迫对青藏高原多年生牧草幼苗生理指标的影响. *生态科学*, 37 (3): 123–130]
- Zhao XT, Chen XD, Li ZJ, et al (2021). An evaluation of the effects of the plant endophyte *Enterobacter* on the salt tolerance of bermudagrass. *Acta Pratac Sin*, 30 (9): 127–136 (in Chinese with English abstract) [赵欣桐, 陈晓东, 李子吉等(2021). 植物内生肠杆菌对狗牙根耐盐性的调控研究. *草业学报*, 30 (9): 127–136]
- Zhou M, Li D, Li Z, et al (2013). Constitutive expression of a *miR319* gene alters plant development and enhances salt and drought tolerance in transgenic creeping bentgrass. *Plant Physiol*, 161 (3): 1375–1391

Zuo ZF, Kang HG, Hong QC, et al (2020). A novel basic helix-loop-helix transcription factor, *ZjICE2* from *Zoysia japonica* confers abiotic stress tolerance to transgenic plants via activating the *DREB/CBF* regulon and enhancing ROS scavenging. *Plant Mol Biol*, 102 (4–5): 447–462

Zuo ZF, Sun HJ, Lee HY, et al (2021). Identification of *bHLH* genes through genome-wide association study and antisense expression of *ZjbHLH076/ZjICE1* influence tolerance to low temperature and salinity in *Zoysia japonica*. *Plant Sci*, 313: 111088