

# Adaptation Mechanism of Paper Mulberry (*Broussonetia papyrifera*) to Environmental Stress

Wan Zhang<sup>1</sup>, Yunlin Zhao<sup>1</sup>, Yongcheng Tang<sup>1</sup>, Liang Wu<sup>1</sup>, Yi Ding<sup>1</sup>, Zhenggang Xu<sup>1,2\*</sup>

<sup>1</sup>Hunan Research Center of Engineering Technology for Utilization of Environmental and Resources Plant, Central South University of Forestry and Technology, Changsha Hunan

<sup>2</sup>School of Chemistry & Material, Hunan City University, Yiyang Hunan

Email: zw2278578018@163.com, \*rssq198677@163.com

Received: Sep. 7<sup>th</sup>, 2017; accepted: Sep. 21<sup>st</sup>, 2017; published: Sep. 27<sup>th</sup>, 2017

## Abstract

*Broussonetia papyrifera* (Moraceae), one genus of *Broussonetia*, is widely distributed in eastern Asia and Pacific islands and has important economic value and ecological value. In order to study the tolerance mechanism of *Broussonetia papyrifera* under drought, salinity and heavy metals stress, we analyzed the morphological characters, physiological and biochemical reactions and molecular mechanisms of *Broussonetia papyrifera* under various stress treatments. It provides an important theoretical basis for exploring the response mechanism of *Broussonetia papyrifera* in hard environment, establishing drought resistance, saline-alkali tolerance and anti-heavy metal cultivation techniques. It also provides theoretical reference for further development and utilization of *Broussonetia papyrifera* resources.

## Keywords

*Broussonetia papyrifera*, Environmental Stress, Adaptation Mechanism, Drought, Saline-Alkali Stress

# 构树对干旱、盐碱和重金属胁迫的适应机制研究进展

张婉<sup>1</sup>, 赵运林<sup>1</sup>, 唐永成<sup>1</sup>, 吴良<sup>1</sup>, 丁一<sup>1</sup>, 徐正刚<sup>1,2\*</sup>

<sup>1</sup>中南林业科技大学湖南省环境资源植物开发与利用工程技术研究中心, 湖南 长沙

<sup>2</sup>湖南城市学院化学与材料工程学院, 湖南 益阳

\*通讯作者。

文章引用: 张婉, 赵运林, 唐永成, 吴良, 丁一, 徐正刚. 构树对干旱、盐碱和重金属胁迫的适应机制研究进展[J]. 植物学研究, 2017, 6(5): 325-332. DOI: 10.12677/br.2017.65043

Email: zw2278578018@163.com, \*rssq198677@163.com

收稿日期: 2017年9月7日; 录用日期: 2017年9月21日; 发布日期: 2017年9月27日

## 摘要

构树为桑科构树属植物, 广泛分布于亚洲东部和太平洋岛屿, 具有重要的经济价值和生态价值。为了研究构树在干旱、盐碱以及重金属等环境胁迫条件下的耐受适应机制, 对国内外有关构树在各种胁迫处理情况下的形态结构特征、生理生化反应和分子适应机制等问题的研究进展作出了综合分析, 为探明构树在恶劣环境下的响应机理, 确立构树抗旱、抗盐碱和抗重金属栽培技术以及育种方面提供重要的理论基础, 也为深入开发利用构树资源提供理论参考。

## 关键词

构树, 环境胁迫, 适应机制, 干旱, 盐碱胁迫

Copyright © 2017 by authors and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

## 1. 引言

构树(*Broussonetia papyrifera*)为桑科(*Moraceae*)构树属(*Broussonetia*)落叶乔木或灌木, 广泛分布于我国长江、黄河和珠江流域地区[1]。在全球范围内, 主要集中于亚洲东部和太平洋岛屿[2]。构树是一种速生、适应性强、抗污染的优良资源树种和乡野树种[3]。作为一个综合效益较高的野生型经济树种, 构树叶片不仅是良好的猪饲料[4] [5], 而且可以作为大气污染的生物监测器[6], 也是优良的重金属吸附剂, 可以有效地用于未来的技术开发[7] [8]; 构树韧皮富含纤维素, 含量高达 63.76%, 是优质的造纸原材料[9]; 构树花是天然抗氧化剂, 富含钙、铁、锌等矿物质和维生素 E, 可用于膳食补充剂或作为食品添加剂[10] [11]; 构树其它部位如果实、根、乳汁、种子等都具有较高的药用价值[4] [12], 对构树进行深入研究意义重大。基于构树优良的环境性状和经济价值, 2015 年“构树扶贫”成为十大精准扶贫工程之一。

构树对不良环境的适应是构树广泛分布的基础, 也是构树推广应用的前提。当前国内外有关构树的研究主要集中在资源的综合利用[4] [12] [13]、化学成分[14] [15] [16] [17]、繁殖技术[18] [19] [20] [21] [22]、遗传基础研究[23] [24] [25]等方面。构树对不良环境的适应方面, 研究集中在干旱[26] [27]、盐碱[25] [27] [28] [29]和重金属[30] [31] [32] [33]胁迫下的生理生化响应机理和基因调控等方面。为了更好的了解构树对不良环境的适应机理, 挖掘构树环境应用价值, 本论文对构树在干旱、盐碱和重金属胁迫条件下的响应机制进行综述, 为构树新产品的开发以及进一步探讨其它抗性机制提供参考, 也为推进构树扶贫工程做出贡献。

## 2. 构树对干旱的适应机制

随着水资源的日益短缺, 植物对干旱胁迫的响应和适应机制一直以来都是科学研究的重点。干旱胁迫下植物的抗旱机制有: 根系、叶片等形态变化; 光合作用、叶绿素含量变化等生理反应; 保护酶体系、

渗透调节基因和转录因子等分子适应机制等[34]。构树耐贫瘠，萌生能力强，在形态变化、种子萌发和幼苗生长等生理反应、保护酶和功能基因等内部分子适应机制方面表现较强的抗旱性。

### 2.1. 构树适应干旱的形态特征

为研究构树解剖结构特性与抗旱性的关系，丁菲等[35]采用石蜡切片法和光学显微操作的方法，对构树根、茎、叶的显微结构进行观察，发现各组织中分布着大量的结晶细胞，含有许多的染色较深的代谢物质，具备明显的抗旱结构特征。

这与构树叶表皮丰富的毛和较厚的角质层、具有发达髓部的茎，以及木质部比例较大的根有着最直接的关系。

### 2.2. 构树适应干旱的生理生化反应

种子的萌发从吸胀作用开始，直到萌发结束都需要有水的参与[36]，随着水分的减少即干旱程度的增加，萌发率和萌发速率会发生相应的变化。杨平等[37]的研究表明构树种子萌发可在一定水分胁迫的干旱生境中完成，说明构树具有一定的耐旱性。张克丽等[18]通过控制不同的空气湿度证实了空气湿度不是构树种子萌发的主要生态因子。而关于种子萌发耐旱机理目前没有明确的报道，需要通过微观生物学方法进一步剖析。

构树幼苗在干旱胁迫梯度加强的情况下，其净光合速率、气孔导度、蒸腾速率等光合性能均会逐渐降低，但胁迫后复水对构树幼苗光合特性又具有一定缓解作用[38]。这样在长时间的胁迫下，构树幼苗便呈现出一定的适应性。植物体内的过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化氢酶(CAT)三种抗氧化酶，是酶促防御系统的重要保护酶[39]，也是植物适应高温干旱、盐碱以及重金属等恶劣环境胁迫的活性氧自由基清除剂，可以减轻活性氧对植物体造成的伤害，防止膜脂过氧化反应，维持植物的正常生长发育[40]。吴永波等[26]研究高温和干旱复合胁迫对构树幼苗三种抗氧化酶活性、活性氧代谢和丙二醛(MDA)含量的影响，结果三种抗氧化酶活性均增加，活性氧代谢物和丙二醛含量也高于正常情况，形成脂质过氧化保护机制，与该理论相符。

### 2.3. 构树应对干旱胁迫的分子适应机制

通过转基因的方法获得 *AtNHX5* 过表达植物构树，在干旱胁迫下具有较高的存活率(>66%)，显示出高耐旱性，其叶片含水率和叶绿素含量较高，积累较多的可溶性糖和脯氨酸。说明 *AtNHX5* 基因可以通过更有效的促进渗透剂(可溶性糖、脯氨酸、离子)的积累来抵抗由非生物因素引起的渗透胁迫，从而提高构树对多种环境胁迫的耐受性[27]。

可见，构树为了适应干旱胁迫，通过改变自身形态特征，发生相应的生理生化反应，以及改变体内的保护酶体系来维持正常的生长，为在荒漠化和土壤贫瘠地区的生长创造先决条件。

## 3. 构树对盐碱的适应机制

盐碱胁迫是威胁世界各地农业生产力的一个重要的非生物环境压力因素，会破坏土壤渗透势和离子平衡，影响植物蛋白质合成、光合作用、以及能量和脂质代谢过程[41]。为了适应和耐受盐碱胁迫，植物通过离子稳态、渗透物合成、ROS 清除和激素平衡等多种生物化学途径来应对恶劣环境对其造成的伤害[42]。在分子水平上，这种适应包括激活基因调控的级联和防御代谢物的合成[41]。有关构树对盐碱胁迫的响应研究以 NaCl 胁迫较多，主要包括构树种子萌发和幼苗生理生化反应、离子含量变化、基因组学等机制研究。

### 3.1. 构树适应盐碱胁迫的生理生化反应

植物的生长和形态特征变化是应对环境胁迫的最直观的特征。吴纲等[43]研究低浓度 NaCl 胁迫对构树种子萌发和根的生长具有促进作用,随着盐浓度的增加,种子萌发率、平均发芽时间、幼苗的生长都会受到限制,整个过程中 SOD、POD 活性先升高后降低,可以反映构树的耐盐机理与抗氧化防御系统有关。而对其细胞超微结构变化研究也可为抗逆机理研究提供依据,蒋泽平等[29]的研究发现低浓度盐胁迫下构树叶片线粒体含量增加,来填补盐胁迫对呼吸作用和膜结构破坏造成的影响。对构树种子和幼苗的游离脯氨酸、MDA 以及可溶性蛋白含量等生理指标的变化研究同样可以反映其抗性机理[44]。

### 3.2. 构树适应盐碱胁迫的离子变化

杨帆等[45]对构树幼苗经土壤 NaCl 胁迫后  $\text{Na}^+$ 、 $\text{Cl}^-$ 、 $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$  的吸收、分配和转移以及盐损伤症状进行研究,发现构树可以通过吸收和积累  $\text{Na}^+$ 、 $\text{Cl}^-$  来有效抵抗土壤盐分渗透胁迫的损伤,但  $\text{Na}^+$  和  $\text{Cl}^-$  的过度积累可能诱发盐毒害。但对构树在吸收盐分的同时如何抵御离子的毒害机理方面没有进行透彻的分析。

在此基础上,张敏等[46]运用扫描电镜和 X 射线能谱仪分析不同浓度 NaCl 胁迫下构树离子相对含量及能谱的分布,解决了构树抵御离子的毒害机理,即低浓度盐胁迫下,构树植株可通过提高对离子的吸收,并且选择性地运输来有效调控离子在各个组织和器官间的区域化分布,从而减少  $\text{Na}^+$  和  $\text{Cl}^-$  向光合器官的运输,保持光合器官高  $\text{K}^+$  含量,降低了 NaCl 胁迫对植株的伤害。

### 3.3. 构树适应盐碱胁迫的基因组学研究

盐碱胁迫会抑制植物体内一些正常基因的表达和增强抗胁迫相关基因的表达,植物的耐盐碱性不是由单个基因决定,而是多个抗逆基因共同表达来调控的[42]。Zhang Min 等[25]在盐胁迫下分析构树根和叶片中  $\text{H}^+$ -ATP 酶基因的表达,发现其在维持构树细胞内的离子稳态中发挥重要作用,而且根中  $\text{H}^+$ -ATP 酶亚基因的增强表达与构树对盐胁迫的适应性有关,这与 Meiru Li 等[27]的研究结果一致。通过转基因生物技术获得 *AtNHX5* 转录基因,通过促进可溶性糖、脯氨酸、离子等渗透剂的积累来抵抗由非生物因素引起的渗透胁迫,从而提高构树对多种环境胁迫的耐受性。孙静文[47]采用 RACE 的克隆方法,从构树中克隆到一个 DREB 类转录因子,该转录因子具有启动下游抗性基因、提高构树对盐碱胁迫抵御能力的功能。

盐碱胁迫损害构树叶片细胞膜通透性,影响离子平衡,抑制叶绿素的合成,导致活性氧积累。低浓度下构树通过提高叶绿素含量来增强自身光合作用,以适应盐胁迫,但盐分胁迫过强时,叶绿素合成受到破坏,含量降低;其次,增强抗氧化酶活性来清除过多的活性氧自由基,但活性氧自由基过分积累时,酶系统遭到破坏,抗氧化酶活性则降低;另外基因调控也成为构树适应盐胁迫的主要抗性机理。

## 4. 构树与重金属胁迫

由于工业化和地球化学活动的影响,地表和地下水等重金属污染已经成为限制作物生产和通过食物链威胁人类健康的严重环境问题[48]。对于直接与土壤接触的植物来说,种子的萌发和幼苗的生长变化可以反映重金属的毒害机理,研究植物对重金属胁迫的适应和抗性机制有益于保护生态环境和维持人类健康。目前关于植物对重金属的耐受机制研究主要从两个方面着手:一是植物适应重金属胁迫的生理生化机理研究,包括 SOD、POD、CAT 活性变化研究和可溶性蛋白、可溶性糖、脯氨酸、MDA 以及无机离子等渗透调节物质研究;二是通过诱导植物形成结合蛋白、导入抗性基因以及植物螯合肽的形成等分子生物学机理研究[49] [50] [51] [52] [53]。然而,对构树抗逆性研究仅仅局限于干旱和盐胁迫两个方面,对

重金属污染条件下的耐受性机理研究却较少。

#### 4.1. 构树对重金属胁迫的适应机理

对重金属胁迫下构树的响应机制研究到目前为止只有少数对生理生化方面的研究。马英超[33]通过设置不同铅浓度梯度从叶绿素荧光、光合作用、生理影响这三方面对构树幼苗综合研究,发现在低浓度时,叶绿素 SPAD 值、气孔导度(Gs)、净光合速率(Pn)、蒸腾速率(Tr)均高于对照,随着铅浓度的升高,上述指标出现先升后降趋势,表明低浓度可以促进构树的光合作用,浓度升高时,构树能够通过自身修复来恢复生理机制,表现出良好的抗逆性。对构树幼苗的理化性质进行研究,结果显示 SOD、POD、CAT 三种抗氧化酶活性为了清除过多的活性氧自由基,防止膜脂过氧化而持续升高;脯氨酸为了调节构树细胞的渗透平衡也处于上升趋势;作为膜脂氧化的最终产物 MDA 含量发生了巨大差异,出现先升后降的趋势,说明构树由于长期受铅胁迫的影响导致叶片膜系统受损,超出了自身防御能力。而在此研究之前,陈国维等[31]也对铅胁迫下构树幼苗的抗氧化酶活性进行研究,得出与此不同的结论,其中 SOD 和 CAT 活性先增后减,POD 结果显示一致,这种差异可能与构树本身结构和生理特征、重金属浓度以及机体产生的 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 有毒物质的积累有关。其他的如李志辉等[40]对冷水江锑矿区构树抗氧化酶活性与丙二醛的四季变化研究,结果也不尽相同,但总体的生理生化响应机理相似。

王成等[32]运用 FTIR-NIR 联合技术测定了构树幼苗在不同浓度 Cd 胁迫下叶片的红外光谱,揭示了构树试管苗叶片可以通过合成更多的纤维素、蛋白质、羧酸和部分酯类有机物来响应 Cd 胁迫,但具体的对重金属胁迫抗性机理研究还需要通过诱导蛋白质络合物的形成、导入转录因子等分子生物学方法进一步证实。

#### 4.2. 构树与重金属富集

近年来,随着我国矿山开采、化工制造、金属冶炼等行业的发展,工业废弃物以及矿山尾矿的滞留造成了严重的土壤重金属污染,已经成为目前亟待解决的环境问题[54] [55]。为了缓解重金属污染通过土壤间接对人体造成的伤害,植物便发挥着巨大的作用,筛选重金属超富集植物成为研究的热点。构树作为抗逆性强、生活力旺盛的优良野生树种,对其重金属富集特性研究有利于矿山修复和构树资源的开发利用。

童方平等[56]为探索构树对重金属的富集特征,研究了锑矿区重金属污染地与非重金属污染地构树各器官的生物量,发现两者构成没有差别,而且构树根、茎、叶对 Sb、As、Cd 和 Hg 等多种重金属具有较强的累积能力。陈勤等[57]研究也发现构树对多种重金属具有较强的富集和转移能力,暗示了该木本植物在重金属修复技术领域的巨大应用前景。高红真等[58]对 20 种植物在不同铅浓度梯度下的生长情况进行研究,其中构树地上部分含铅量为 11.87~164.502 mg/kg,同样证明构树不仅可以作为干旱地和盐碱贫瘠土地的优势树种,防止水土流失,而且有益于重金属污染土地和矿山植被的修复。

### 5. 杂交构树与精准扶贫

2015 年构树扶贫工程被国务院扶贫办确定为精准扶贫十大工程之一,而构树则成为唯一精准扶贫树种,同年 9 月份构树扶贫工程推进会在贵州省遵义市务川县顺利召开[59] [60]。与野生构树相比,杂交构树具有耐抗、耐伐、高产和速生等优良特性,在造纸、饲料、生态绿化等方面具有较高的经济价值和环境价值,被称为“未来软黄金”,而且杂交构树易于通过组织培养繁殖技术获得优良基因[21],在我国山西、安徽、贵州等地大量种植,既可以帮助农民脱贫致富、解决农牧矛盾,又可以改善贫困地区的生态环境,因此,杂交构树扶贫工程是一项集“生态-经济-社会”为一体的利国惠民工程。

## 6. 展望

构树应对胁迫的可溶性蛋白和无机离子等渗透调节机理研究目前较为成熟,但根据 *JrVHAG1* 在拟南芥中的过表达,表明过表达基因可以提高植物对 ABA 信号通路的渗透压的耐受性[61],同样可以通过转基因生物技术获得 *AtNHX5* 转录基因,提高构树对多种环境胁迫的耐受性;有关抗氧化酶活性研究居多,但不同植物的抗氧化酶防御机制不同,同种植物不同抗氧化酶活性对不同胁迫的反应也不尽相同,因此,对构树在不同胁迫下生理研究还有待进一步探讨;从分子生物学角度分析构树响应机制也主要体现在干旱和耐盐胁迫,研究也不够深入。随着生态环境的不断恶化,国内外对构树的环境价值研究不断深入,研究高温、干旱、盐碱和重金属胁迫下的适应机理,培育构树耐性新品种,是修复我国干旱、半干旱地区,盐碱地和废弃矿山的有效生物途径。在构树对不良环境的适应机理研究中,如何通过外源物质的加入和真菌协同效应来筛选耐盐基因和对重金属具有较强抗性菌株,研究多个转录因子调控与构树干旱、盐碱和重金属胁迫有关的功能基因表达是未来着重研究的内容。

构树除在生态环境修复方面具有重要作用外,在新药功能产品开发、新型保健食品开发、新型饲料研发等领域也具有重要的应用前景[62]。目前已在构树根皮中分离出植物抗毒素和抑制酪氨酸酶的活性物质,为植物保护性药物的开发和化妆品美白成分的研发提供了资源;其次,构树果实当中不仅含有糖类、氨基酸等多种营养物质外,还含有黄酮类等生理活性成分,将其加工制成天然果汁饮料,可作为第 4 代功能性饮料;而且构树叶片粗纤维和蛋白含量较高,应用生物发酵技术处理构树叶,可将其蛋白分解为易被吸收的氨基酸等小分子物质,大大提高了构树叶饲料的吸收转化率,增加了养殖效益。因此,构树作为一种多功能性树种,在未来的研究中,可以尝试研发不同的新产品。

## 资助信息

湖南省林业科技计划项目(XKL201731)、湖南省科技计划项目(2016TP2007、2016TP1014、2016NK2148)、国家自然科学基金项目(31700332)资助。

## 参考文献 (References)

- [1] 祁承经, 汤庚国. 树木学: 南方本[M]. 北京: 中国林业出版社, 2015: 331-335.
- [2] Johany, P., Gabriela, O., Ximena, M., Claudia, P., Chang, C.S., et al. (2016) Sex Distribution of Paper Mulberry (*Broussonetia papyrifera*) in the Pacific. *Plos One*, **11**, 8.
- [3] 张庆费. 环境修复先锋树种构树[J]. 园林, 2010(9): 67.
- [4] 张玉霞, 陈国豪. 构树经济价值研究初探[C]//第十四届中国科协年会第 6 分会场: 林业新兴产业科技创新与绿色增长学术研讨会. 中国河北石家庄, 2012.
- [5] 聂琳, 彭杰, 常军, 等. 构树研究现状及应用前景[J]. 陕西农业科学, 2013, 59(2): 124-126.
- [6] Daud, M., Khalid, N., Iqbal, J., Ahmad, S., Zaidi, J.H. (2006) Potential of *Broussonetia papyrifera* Leaves as Biomonitoring for Atmospheric Pollution: Use of INAA and AAS Techniques. *Radiochimica Acta*, **94**, 871-877. <https://doi.org/10.1524/ract.2006.94.12.871>
- [7] Liu, Y.J., Ding, H. and Zhu, Y.G. (2005) Metal Bioaccumulation in Plant Leaves from An Industrious Area and the Botanical Garden in Beijing. *Journal of Environmental Sciences*, **17**, 294-300.
- [8] Nagpal, U.M.K., Bankar, A.V., Pawar, N.J., Kapadnis, B.P. and Zinjarde, S.S. (2011) Equilibrium and Kinetic Studies on Biosorption of Heavy Metals by Leaf Powder of Paper Mulberry (*Broussonetia papyrifera*). *Water, Air, & Soil Pollution*, **215**, 177-188. <https://doi.org/10.1007/s11270-010-0468-z>
- [9] Zhang, X., Qu, L.J. and Guo, X.Q. (2011) Study on Structure and Property of *Broussonetia papyrifera* (BP) Fiber. *Advanced Materials Research*, 146-147, 1593-1596. <https://doi.org/10.4028/www.scientific.net/AMR.146-147.1593>
- [10] Sun, J., Zhang, C.S., Yu, L.N., Bi, J., Liu, S.F., Zhu, F. and Yang, Q.L. (2011) Chemical Composition of *Broussonetia papyrifera* Flowers. *Advanced Materials Research*, 236-238, 2581-2585. <https://doi.org/10.4028/www.scientific.net/AMR.236-238.2581>

- [11] Sun, J., Zhang, C.S., Yu, L.N., Bi, J., Liu, S.F., Zhu, F. and Yang, Q.L. (2012) Antioxidant Activity and Total Phenolics of *Broussonetia papyrifera* Flower Extracts. *Applied Mechanics and Materials*, **140**, 263-267. <https://doi.org/10.4028/www.scientific.net/AMM.140.263>
- [12] 杨小建, 王金锡, 胡庭兴. 中国构树资源的综合利用[J]. 四川林业科技, 2007, 28(1): 39-43.
- [13] 魏会琴, 刘忠华, 万文. 构树研究概况及展望[J]. 福建林业科技, 2008, 35(4): 261-266.
- [14] 冯卫生, 李红伟, 郑晓珂. 构树化学成分的研究进展[J]. 中国新药杂志, 2008, 17(4): 272-278.
- [15] Wu, W.T. (2012) Evaluation of Anti-Inflammatory Effects of *Broussonetia papyrifera* Stem Bark. *Indian Journal of Pharmacology*, **44**, 26-30. <https://doi.org/10.4103/0253-7613.91862>
- [16] Pang, S.Q., Wang, G.Q., Lin, J.S., Diao, Y. and Xu, R.A. (2014) Cytotoxic Activity of the Alkaloids from *Broussonetia papyrifera* Fruits. *Pharmaceutical Biology*, **52**, 1315-1319. <https://doi.org/10.3109/13880209.2014.891139>
- [17] Ming, Z., Yan, M., Pan, Y.H., Zhang, C.H. and Yuan, W.X. (2011) A Hevein-Like Protein and a Class I Chitinase with Antifungal Activity from Leaves of the Paper Mulberry. *Biomedical Chromatography*, **25**, 908-912. <https://doi.org/10.1002/bmc.1543>
- [18] 张克丽, 夏玉芳, 张雪燕. 构树种子萌发的生理生态学特征[J]. 贵州农业科学, 2012, 40(10): 41-43 + 46.
- [19] 蒙先举. 构树形态特征及种子育苗技术[J]. 现代农业科技, 2015(9): 176.
- [20] 杨秀淦, 王洪峰. 构树繁殖与栽培技术[J]. 热带林业, 2012, 40(1): 18-21.
- [21] 徐凯南, 杨笑如. 杂交构树开放式组培快繁技术研究[J]. 科技创新与应用, 2017(6): 19-20.
- [22] 陶文丞, 韦景枫, 程友忠, 等. 构树组培快繁技术[J]. 黑龙江生态工程职业学院学报, 2010, 23(5): 27-28.
- [23] 周敏. 构树遗传多样性的 AFLP 研究[D]: [硕士学位论文]. 昆明: 西南林学院, 2008.
- [24] 廖声熙, 崔凯, 周敏, 等. 云南河谷构树的遗传多样性研究[J]. 林业科学研究, 2013, 26(5): 588-592.
- [25] Zhang, M., Fang, Y.M., Liang, Z.H. and Huang, L.B. (2012) Enhanced Expression of Vacuolar H<sup>+</sup>-ATPase Subunit E in the Roots Is Associated with the Adaptation of *Broussonetia papyrifera* to Salt Stress. *PLoS ONE*, **7**, e48143.
- [26] 吴永波, 叶波. 高温干旱复合胁迫对构树幼苗抗氧化酶活性和活性氧代谢的影响[J]. 生态学报, 2016, 36(2): 403-410.
- [27] Li, M.R., Li, Y., Li, H.Q. and Wu, G.J. (2011) Over Expression of AtNHX5 Improves Tolerance to Both Salt and Drought Stress in *Broussonetia papyrifera* (L.) Vent. *Tree Physiology*, **31**, 349-357. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpr003>
- [28] 王爱霞, 方发明. NaCl 胁迫对不同种源构树种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 江苏农业科学, 2016, 44(8): 257-261.
- [29] 蒋泽平, 肖小君, 何开跃. NaCl 胁迫对构树、光叶楮生理及细胞结构的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2010, 34(3): 77-82.
- [30] 赵红芳. 构树的品质评价及重金属胁迫下的种内变异研究[D]: [硕士学位论文]. 福州: 福建中医药大学, 2011.
- [31] 陈国维, 杨洪琴, 陈坤浩. 铅胁迫对构树幼苗抗氧化酶活性的影响[J]. 现代农业科技, 2014(14): 135-136 + 138.
- [32] 王成, 蒋泽平, 李文青, 等. FTIR-NIR 研究镉胁迫对构树试管幼苗生长的影响与机理[J]. 农业环境科学学报, 2014, 33(4): 673-679.
- [33] 马英超. 铅胁迫对构树幼苗光合和生理生化性质的影响[D]: [硕士学位论文]. 南昌: 江西农业大学, 2016.
- [34] 李洁. 植物干旱胁迫适应机制研究进展[J]. 广东农业科学, 2014(19): 154-159.
- [35] 丁菲, 杨帆, 李德龙, 等. 构树解剖结构特征与抗旱性研究[J]. 安徽农业科学, 2010, 38(36): 20949-20952.
- [36] Bewley, J.D., Bradford, K., Hilhorst, H., Nonogaki, H., Bewley, J.D., Bradford, K., Hilhorst, H. and Nonogaki, H. (2013) Seeds: Physiology of Development, Germination and Dormancy. *Seed Science Research*, **23**, 289-289. <https://doi.org/10.1007/978-1-4614-4693-4>
- [37] 杨平, 朱学慧, 姬慧娟, 等. 温度和水分胁迫对构树种子萌发的影响[J]. 四川林业科技, 2015, 36(6): 90-92.
- [38] 叶波, 吴永波, 邵维, 等. 高温干旱复合胁迫及复水对构树(*Broussonetia papyrifera*)幼苗光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. 生态学杂志, 2014, 33(9): 2343-2349.
- [39] 陈少裕. 膜脂过氧化对植物细胞的伤害[J]. 植物生理学通讯, 1991, 27(2): 84-90.
- [40] 李志辉, 董晓辉, 童方平. 矿区构树叶片保护酶与丙二醛的四季变化及抗性[J]. 中南林业科技大学学报, 2010, 30(5): 106-109 + 138.
- [41] Muchate, N.S., Nikalje, G.C., Rajurkar, N.S., Suprasanna, P. and Nikam, T.D. (2016) Plant Salt Stress: Adaptive Responses, Tolerance Mechanism and Bioengineering for Salt Tolerance. *Botanical Review*, **82**, 371-406.

<https://doi.org/10.1007/s12229-016-9173-y>

- [42] 刘倩, 高娅妮, 柳旭, 等. 植物对盐碱胁迫的响应机制研究进展[J]. 生态学报, 2017, 37(16): 1-13.
- [43] 吴纲, 肖小君, 何开跃, 等. NaCl 胁迫对构树种子发芽及幼苗生理生化指标的影响[J]. 江苏林业科技, 2009, 36(4): 8-12.
- [44] 李荣锦, 张敏, 蒋泽平, 等. NaCl 胁迫对构树组培苗抗氧化酶活性及同工酶谱的影响(英文)[J]. 林业科学, 2009, 45(2): 40-47.
- [45] 杨帆, 丁菲, 杜天真. 盐胁迫下构树幼苗各器官中 K<sup>+</sup>、Ca<sup>2+</sup>、Na<sup>+</sup>和 Cl<sup>-</sup>含量分布及吸收特征[J]. 应用生态学报, 2009, 20(4): 767-772.
- [46] 张敏, 黄利斌, 王磊. NaCl 胁迫下构树离子相对含量及分布的能谱分析[J]. 西南林业大学学报, 2011, 31(1): 17-21.
- [47] 孙静文. 构树 DREB 转录因子及木质素合成代谢相关基因的克隆及功能分析[D]: [博士学位论文]. 北京: 中国科学院研究生院(植物研究所), 2006.
- [48] Zhang, X.X., Li, C.J. and Nan, Z.B. (2012) Effects of Cadmium Stress on Seed Germination and Seedling Growth of *Elymus dahuricus* Infected with the *Neotyphodium endophyte*. *Science China Life Sciences*, **55**, 793-799. <https://doi.org/10.1007/s11427-012-4359-y>
- [49] 安志装, 王校常, 严蔚东, 等. 植物螯合肽及其在重金属胁迫下的适应机制[J]. 植物生理学通讯, 2001, 37(5): 463-467.
- [50] 李兆君, 马国瑞, 徐建民, 等. 植物适应重金属 Cd 胁迫的生理及分子生物学机理[J]. 土壤通报, 2004, 35(2): 234-238.
- [51] 闫研, 李建平, 赵志国, 等. 超富集植物对重金属耐受和富集机制的研究进展[J]. 广西植物, 2008, 28(4): 505-510.
- [52] 薛亮, 刘建锋, 史胜青, 等. 植物响应重金属胁迫的蛋白质组学研究进展[J]. 草业学报, 2013, 22(4): 300-311.
- [53] 张正庆, 鲍美娥, 陈嘉斌, 等. 植物对重金属的耐性机制[J]. 甘肃科技, 2013, 29(5): 69-71.
- [54] 邢艳帅, 乔冬梅, 朱桂芬, 等. 土壤重金属污染及植物修复技术研究进展[J]. 中国农学通报, 2014, 30(17): 208-214.
- [55] 张富运, 陈永华, 吴晓芙, 等. 铅锌超富集植物及耐性植物筛选研究进展[J]. 中南林业科技大学学报, 2012, 32(12): 92-96.
- [56] 童方平, 龙应忠, 杨勿享, 等. 锑矿区构树富集重金属的特性研究[J]. 中国农学通报, 2010, 26(14): 328-331.
- [57] 陈勤, 沈羽, 方炎明, 等. 紫湖流域重金属污染风险与植物富集特征[J]. 农业工程学报, 2014, 30(14): 198-205.
- [58] 高红真, 郭伟珍, 毕君. 20种植物对铅的耐性和富集能力研究[J]. 中国农学通报, 2014, 30(19): 19-24.
- [59] 王立伟. 做大做强构树产业扶贫为贫困地区发展注入强大动力[J]. 吉林农业, 2015(19): 119-120.
- [60] 邹敏. 全国构树扶贫工程推进会在务川召开[J]. 中国扶贫, 2015(20).
- [61] Xu, Z.G., Zhao, Y.L., Ge, Y., Peng, J., Dong, M. and Yang, G.Y. (2017) Characterization of a Vacuolar H<sup>+</sup>-ATPase G Subunit Gene from *Juglans regia* ( JrVHAG1 ) Involved in Mannitol-Induced Osmotic Stress Tolerance. *Plant Cell Reports*, **36**, 407-418. <https://doi.org/10.1007/s00299-016-2090-z>
- [62] 彭慧娟. 构树资源的开发应用前景及技术措施研究[J]. 种子科技, 2017, 35(5): 87-88.



**期刊投稿者将享受如下服务：**

1. 投稿前咨询服务 (QQ、微信、邮箱皆可)
2. 为您匹配最合适的期刊
3. 24 小时以内解答您的所有疑问
4. 友好的在线投稿界面
5. 专业的同行评审
6. 知网检索
7. 全网络覆盖式推广您的研究

投稿请点击：<http://www.hanspub.org/Submission.aspx>

期刊邮箱：[br@hanspub.org](mailto:br@hanspub.org)