

DOI: 10.5846/stxb202102260542

罗达, 吴正保, 史彦江, 宋锋惠. 盐胁迫对 3 种平欧杂种榛幼苗叶片解剖结构及离子吸收、运输与分配的影响. 生态学报, 2022, 42(5): 1876-1888.
Luo D, Wu Z B, Shi Y J, Song F H. Effects of salt stress on leaf anatomical structure and ion absorption, transportation and distribution of three Ping'ou hybrid hazelnut seedlings. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(5): 1876-1888.

盐胁迫对 3 种平欧杂种榛幼苗叶片解剖结构及离子吸收、运输与分配的影响

罗 达^{1,2,3}, 吴正保^{1,2,3}, 史彦江¹, 宋锋惠^{1,*}

1 新疆林业科学院经济林研究所, 乌鲁木齐 830063

2 新疆林木资源与利用国家林草局重点实验室, 乌鲁木齐 830063

3 新疆林果树种选育与栽培重点实验室, 乌鲁木齐 830063

摘要: 研究盐胁迫下 3 个品种平欧杂种榛幼苗叶片解剖结构和离子代谢特征, 以揭示盐胁迫响应与适应机制及不同品种的耐盐性差异。以‘达维’、‘辽榛 7 号’、‘玉坠’2 年生压条苗为材料, 在盆栽条件下经轻度、中度、重度 (分别为 50、100、200 mmol/L NaCl) 盐胁迫处理, 设对照为 0, 研究幼苗叶片显微解剖结构参数和 Na^+ 、 K^+ 、 Cl^- 、 Ca^{2+} 含量的变化及其在根、茎、叶中的吸收、运输和分配特征。不同品种平欧杂种榛叶片厚度、上表皮厚度、下表皮厚度、栅栏组织和海绵组织厚度随着盐胁迫程度的增强呈现出先增加后降低的特点, 轻度和中度胁迫下各参数显著高于对照。中度盐胁迫显著提高了各品种叶片结构紧密度。盐胁迫导致平欧杂种榛根、茎、叶 Na^+ 和 Cl^- 含量明显高于对照。盐胁迫下, Na^+ 和 Cl^- 在叶中的绝对含量明显高于茎和根, 但二者的增幅以根中最大, 叶中最小, 表明平欧杂种榛根系首先会吸收并截留一定数量的 Na^+ 和 Cl^- , 然后将其运输至茎和叶中。与对照相比, 轻度和中度盐胁迫下根、茎对 K^+ 和 Ca^{2+} 的吸收保持稳定或减少, 叶对 K^+ 和 Ca^{2+} 的吸收则有所增加, 重度胁迫下根、茎、叶 K^+ 含量以及茎、叶中 Ca^{2+} 含量显著减少。盐胁迫导致不同品种平欧杂种榛根、茎、叶 K^+/Na^+ 比和 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 比显著降低。随着盐胁迫程度的增强, 不同品种平欧杂种榛从根到叶以及从茎到叶的 $S_{\text{K}^+, \text{Na}^+}$ 和 $S_{\text{Ca}^{2+}, \text{Na}^+}$ 均表现为先升高后降低的趋势, 盐胁迫对‘辽榛 7 号’和‘玉坠’从根到茎的 $S_{\text{K}^+, \text{Na}^+}$ 影响不显著。盐胁迫下, 平欧杂种榛叶片通过一系列形态结构的调整来适应盐渍化生境, 在积累盐离子的同时, 通过加强对 K^+ 和 Ca^{2+} 的选择性吸收和运输能力来维持体内的离子平衡以及较高的 K^+/Na^+ 和 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 比, 进而维持盐胁迫下机体正常的生理代谢活动。盐胁迫下‘辽榛 7 号’表现出更强的形态与生理适应性, 其耐盐性强于‘达维’和‘玉坠’。

关键词: 盐胁迫; 平欧杂种榛; 解剖结构; 离子平衡; 耐盐性

Effects of salt stress on leaf anatomical structure and ion absorption, transportation and distribution of three Ping'ou hybrid hazelnut seedlings

LUO Da^{1,2,3}, WU Zhengbao^{1,2,3}, SHI Yanjiang¹, SONG Fenghui^{1,*}

1 Institute of Economic Forests, Xinjiang Academy of Forestry Science, Urumqi 830063, China

2 Key Laboratory of Forest Resources and Utilization in Xinjiang of National Forestry and Grassland Administration, Urumqi 830063, China

3 Key Laboratory of Fruit Tree Species Breeding and Cultivation in Xinjiang, Urumqi 830063, China

Abstract: This study investigated the leaf anatomical structure and ion metabolism characteristics of seedlings of three Ping'ou hybrid hazelnut varieties under salt stress, to reveal the salt stress response and adaptation mechanism, and the salt tolerance differences of different varieties. Three Ping'ou hybrid hazelnut varieties (Dawei, Liaozhen 7, Yuzhui) were

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31960324)

收稿日期: 2021-02-26; 网络出版日期: 2021-11-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: sfh1111@126.com

selected as testing materials. The two-year-old seedlings were treated with control, mild, moderate and severe salt stress (0, 50, 100, and 200 mmol/L NaCl concentrations, respectively) in a pot experiment. Subsequently, the leaf microanatomic structure parameters and the variation of ions (Na^+ , K^+ , Cl^- , Ca^{2+}) content were analyzed. The absorption, transportation and distribution of these ions in roots, stems and leaves were investigated. With the increase of salt stress, the leaf thickness, upper epidermis thickness, lower epidermis thickness, palisade tissue and spongy tissue thickness of different Ping'ou hybrid hazelnut varieties increased first and then decreased, and these parameters under mild and moderate stress were significantly higher than those of the control group. The moderate salt stress significantly improved the leaf structure tightness of all varieties. Compared with the control, salt stress significantly increased the Na^+ and Cl^- content in roots, stems and leaves of Ping'ou hybrid hazelnut. Under salt stress, the absolute contents of Na^+ and Cl^- in leaves were significantly higher than those in stems and roots, however, the increase of the two was the largest in roots and the smallest in leaves, which indicated that the roots of Ping'ou hybrid hazelnut could absorb and intercept a certain amount of Na^+ and Cl^- and then transport them to stems and leaves. Compared with the control, the absorption of K^+ and Ca^{2+} by roots and stems remained stable or decreased under mild and moderate salt stress, while K^+ content in roots, stems and leaves and Ca^{2+} content in leaves and stems decreased significantly under severe salt stress. Salt stress significantly reduced the K^+/Na^+ and $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ ratios in roots, stems and leaves. With the increase of salt stress, the $S_{\text{K}^+,\text{Na}^+}$ and $S_{\text{Ca}^{2+},\text{Na}^+}$ from root to leaf and from stem to leaf of different Ping'ou hybrid hazelnut varieties increased first and then decreased. The effects of salt stress on $S_{\text{K}^+,\text{Na}^+}$ from root to stem of Liaozhen 7 and Yuzhui were not significant. Under salt stress, the leaves of Ping'ou hybrid hazelnut could adapt to the saline habitat through a series of morphological structure adjustment. When accumulating salt ions, Ping'ou hybrid hazelnut could enhance the selective absorption and transportation capacity of K^+ and Ca^{2+} to maintain the ion balance and high K^+/Na^+ and $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ ratios, so as to maintain the normal physiological and metabolic activities under salt stress. The Liaozhen 7 showed stronger morphological and physiological adaptability to salt stress, and its salt tolerance was stronger than that of Dawei and Yuzhui.

Key Words: salt stress; Ping'ou hybrid hazelnut; anatomical structure; ion homeostasis; salt tolerance

土壤盐渍化是自然界的主要灾害之一,也是威胁农作物生长最严重的非生物胁迫之一。我国土壤盐渍化问题尤为突出,主要发生在西北、华北和东北干旱半干旱地区^[1]。盐胁迫对植物生长发育的各个阶段(如种子萌发、生长、开花结实等)以及生理代谢的各个过程(如水分代谢、光合作用、酶系统代谢等)都造成影响,进而使农作物产量和品质下降,严重时甚至颗粒无收。因此,为了提高盐渍化土地资源的利用率,保障生态安全并实现农林业优质高产,开展植物耐盐机理研究、培育耐盐植物品种显得尤为迫切和重要。

植物在遭受盐胁迫时,通常会在根、茎、叶等形态结构上表现出一系列的适应性特征。叶片作为植物生长发育过程中可塑性较强的器官,其形态结构特别是解剖结构特征的变化与植物的耐盐性密切相关^[2]。研究表明,随着盐胁迫程度的增强,耐盐性强的象草(*Pennisetum purpureum*)叶片厚度,上、下表皮厚度呈先上升后下降的趋势^[3];葡萄(*Vitis vinifera*)叶表皮厚度、栅栏组织和海绵组织厚度显著增加,栅栏组织/海绵组织比显著降低^[4]。盐碱环境下的杏(*Prunus armeniaca*)表现出叶片肉质化,角质层增厚,栅栏组织发达,气孔下陷等典型的耐盐碱特征^[5]。盐胁迫下,沼泽小叶桦(*Betula microphylla* var. *paludosa*)叶片栅栏组织厚度^[6]和紫花苜蓿(*Medicago sativa*)叶片栅栏组织/海绵组织比^[7]增大。由此可见,开展盐碱胁迫下的叶片解剖结构特征研究有助于进一步揭示植物对盐碱环境的形态响应与适应机制。

盐胁迫下,以 Na^+ 为首的盐离子通过直接干扰或竞争性地抑制细胞质膜对 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 等营养离子的吸收和转运,造成植物体内的离子失衡、离子毒害和营养亏缺,进而影响植物的正常生长发育^[8-10]。植物可以通过细胞膜上的 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白将胞质中的 Na^+ 外排以维持胞质中低水平的 Na^+ ,或是通过液泡膜上的 Na^+/H^+ 逆向转运蛋白将 Na^+ 区隔于液泡中,从而避免 Na^+ 带来的离子胁迫并保持胞内离子平衡^[11];也可通过

减少体内 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 等营养离子的流失来提高其保有能力,进而提高耐盐性^[12-14]。Yang 等^[15] 认为植物维持适宜的细胞质 K^+/Na^+ 比值是耐盐植物对过量离子反应的重要适应性状。研究表明,不同品种或种源植物的离子代谢特征对盐胁迫的响应和适应存在差异。盐胁迫下,蓝莓 (*Vaccinium corymbosum*) ‘蓝丰’ 幼苗根、茎、叶对 Na^+ 和 Cl^- 的吸收低于蓝莓 ‘奥尼尔’,对 Mg^{2+} 的吸收则高于 ‘奥尼尔’,其维持体内离子平衡的能力以及 K^+ 和 Mg^{2+} 的整体离子选择性运输能力强于 ‘奥尼尔’,耐盐性也相对较强^[16]。与银川种源沙枣 (*Elaeagnus angustifolia*) 相比,阿拉尔种源沙枣 (*Elaeagnus angustifolia*) 能更有效地将 Na^+ 阻隔于根系中,减少向地上部分运输,并能更好地减少幼苗各组织中 K^+ 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 的流失,进而维持离子平衡以保证体内各生理代谢过程的正常进行^[17]。

平欧杂种榛 (*Corylus heterophylla* × *Corylus avellan*) 是由辽宁省经济林研究所利用原产于我国的平榛 (*C. heterophylla*) 与外来的欧洲榛 (*C. avellan*) 种间杂交选育而来,因其兼具平榛 (耐寒、耐瘠薄、适应性强) 与欧洲榛 (果大、壳薄、丰产) 的优良遗传特性^[18],是目前我国广泛推广栽培的榛树品种。新疆自 2001 年开始开展榛子的区域化引种试验,经过 20 年的引种、驯化、选育等一系列研究工作,现已筛选出 ‘达维’、‘辽榛 7 号’、‘玉坠’、‘辽榛 3 号’、‘平欧 15 号’ 等几个适宜推广栽培的优良品种。土壤盐渍化问题一直是制约农林业开发及可持续发展的重大限制条件和障碍因素。目前,国内外仅在生长和生理生态特性^[19-21] 等方面对平欧杂种榛的耐盐性开展过相关研究,如盐胁迫下,‘达维’、‘辽榛 7 号’、‘玉坠’ 3 个品种平欧杂种榛幼苗的新梢生长量、根、茎、叶生物量以及幼苗总生物量显著降低,根冠比则随着盐胁迫的增强而增加,且不同品种的盐胁迫响应差异明显^[21]。而对盐胁迫下不同品种的叶片解剖结构以及体内离子平衡的盐适应机制和响应差异的研究尚未探及。本文以不同品种平欧杂种榛幼苗为试材,采用盆栽控盐对比试验,研究盐胁迫下幼苗叶片显微解剖结构以及根、茎、叶中 Na^+ 、 K^+ 、 Cl^- 、 Ca^{2+} 的吸收、运输和分配特征,以期探明平欧杂种榛的盐胁迫响应与适应机制及不同品种的耐盐性差异。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料为 3 个优良品种的平欧杂种榛: ‘达维’、‘辽榛 7 号’、‘玉坠’,苗木为 2 年生压条根蘖苗,由伊犁琨源农林开发有限责任公司提供。

1.2 试验设计

试验在新疆林业科学院树木实验园内进行,试验期间采用美国 HOBO 小型自动气象站监测 6—9 月的日平均气温为 15.3—28.2℃,相对湿度 20.2%—44.3%,太阳辐射 125.6—434.4 W/m²。为确保苗木一致性,选择地径和株高基本一致的幼苗进行盆栽试验。将苗木定植在 40 cm×35 cm 的白色塑料钵中,每钵定植 1 株,之后将苗木统一截干至 10 cm 高,供试基质为经自来水和蒸馏水冲洗过的蛭石。

幼苗定植后,对其进行日常浇水管理,待新梢长至 20 cm 左右时开始进行盐胁迫处理。盐胁迫处理前 4 d 停止浇水,以保证盐溶液在基质中均匀扩散。试验采用随机区组试验设计,根据张丽^[20] 的试验结果,本研究设置 3 个盐浓度梯度的胁迫水平,即轻度 (50 mmol/L NaCl)、中度 (100 mmol/L NaCl)、重度 (200 mmol/L NaCl),设对照为 0。盐胁迫处理分 3 个试验区组,每个试验区组每种盐胁迫处理 12 盆,共计 144 盆。所用盐溶液为相应质量的 NaCl 溶于 1/2 Hoagland 营养液配置而成,每盆植株浇灌 1.5 L 相应浓度的处理液。为了防止盐溶液对苗木的盐冲击效应,盐溶液分 3 次浇灌完成,胁迫第 1 d 用 500 mL 相应浓度的处理液浇灌 1 次,第 2、3 d 各补 500 mL。盐胁迫期间根据盆内基质水分状况适时补水 (去离子水),每次补水以充分灌透且溶液刚刚渗出为宜,期间每 20 d 用不加 NaCl 的 1/2 Hoagland 营养液浇灌 1 次,以保证营养供应。试验期间,盆底垫塑料托盘,以保证补水和浇灌营养液时渗出的盐分及时返还盆中,确保盆中盐分总量。试验期间对供试苗木进行日常养护管理。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 样品采集与处理

盐胁迫处理 4 个月后,随机选取各处理试验苗木 9 株作为样株。为确保试验结果的一致性,采集样株一年生枝条由上往下第 3—4 枚健康成熟叶片足够量,立即放入提前配置好的 FAA 固定液(70%乙醇 90 mL+甲醛 5 mL+乙酸 5 mL)中,并迅速带回实验室用于叶片解剖结构分析。之后,分别采集幼苗根、茎、叶样品,装入信封后编号带回实验室用于离子含量测定。

1.3.2 叶片解剖结构

参照徐青^[22]的方法,采用改进后的双重染色技术对叶样进行石蜡切片分析。将固定好的叶片,经各个梯度酒精(70%、85%、95%和 100%)脱水、番红染色、二甲苯透明、石蜡包埋切片(厚度 6—8 μm)、番红-固绿双重染色,中性树胶封片,于显微镜相连的 Nikon 照相机下观察、拍照。利用显微镜对各处理的样叶切片依次观测以下叶片解剖结构指标:叶片厚度、上表皮厚度、下表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度,所有叶片各指标观测 10—15 个视野后取平均值。计算栅栏组织厚度/海绵组织厚度比值,并按下列公式计算结构紧密度和疏松度:

$$\text{结构紧密度} = \text{栅栏组织厚度} / \text{叶片厚度}$$

$$\text{结构疏松度} = \text{海绵组织厚度} / \text{叶片厚度}$$

1.3.3 离子代谢特征

取幼苗根、茎、叶样品一定量,经 105 $^{\circ}\text{C}$ 烘箱杀青 20 min 后,于 80 $^{\circ}\text{C}$ 烘干至恒质量,磨碎过 40 目筛后各称取 1.0 g,加入 30 mL 去离子水,摇匀后沸水浴中放置 2 h,冷却后定容至 50 mL 备测。其中, Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 含量采用原子吸收光谱仪(PerkinElmer PinAAcle 900T)测定; Cl^- 含量采用电位滴定仪(ZDJ-4A)测定。计算各器官的 K^+/Na^+ 和 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 比值,并按下列公式计算不同器官对离子的吸收和选择性运输能力(S_{X,Na^+})^[23]:

$$S_{X,\text{Na}^+} = \text{库器官}[X/\text{Na}^+] / \text{源器官}[X/\text{Na}^+]$$

式中, X 为 K^+ 含量或 Ca^{2+} 含量, S_{X,Na^+} 值越大表示源器官控制 Na^+ 、促进 X 向库器官的运输能力越强,即库器官的选择性运输能力越强。

1.4 数据处理

采用 Excel 2007 和 SPSS 22.0 软件对数据进行统计分析。采用单因素(one-way ANOVA)和 Duncan 法进行方差分析和多重比较($\alpha=0.05$)。利用 Origin Pro 9.0 软件完成绘图。图中数据为平均值 $\pm$ 标准差。

2 结果与分析

2.1 盐胁迫对叶片解剖结构的影响

图 1 可见,平欧杂种榛为异面叶,平均厚度约 195.46 μm 。叶片由上表皮细胞、下表皮细胞,栅栏组织和海绵组织构成。表皮细胞排列紧密,其中,上表皮细胞呈长形至椭圆形,平均厚度约 14.16 μm ;下表皮细胞小而不规则,平均厚度约 10.87 μm 。叶肉中栅栏组织呈长柱形,排列整齐、紧凑,平均厚度约 107.96 μm ;海绵组织形状不规则,排列疏松,细胞间隙较大,平均厚度约 50.85 μm 。

从图 2 可以看出,盐胁迫对平欧杂种榛幼苗叶片各解剖结构参数均产生不同程度的影响。不同品种叶片厚度、上表皮厚度、下表皮厚度、栅栏组织厚度和海绵组织厚度均随着盐胁迫程度的增强呈现出先增加后降低的特点。其中,轻度和中度胁迫下,不同品种叶片各解剖结构参数均显著高于对照($P<0.05$);重度胁迫下,‘达维’叶片上表皮厚度显著低于对照($P<0.05$),‘辽榛 7 号’叶片厚度、上表皮厚度、栅栏组织厚度和海绵组织厚度均显著高于对照($P<0.05$),‘玉坠’叶片上表皮厚度、栅栏组织厚度显著高于对照($P<0.05$),其余叶片解剖结构参数均降低至对照水平($P>0.05$)。轻度和中度盐胁迫下,‘达维’、‘玉坠’叶片栅栏组织/海绵组织比显著提高($P<0.05$),不同程度盐胁迫对‘辽榛 7 号’的影响不显著($P>0.05$)。中度盐胁迫显著提高了不同品种叶片的结构紧密度($P<0.05$)。与对照相比,轻度和中度盐胁迫下,‘达维’、‘玉坠’叶片结构疏松度显著

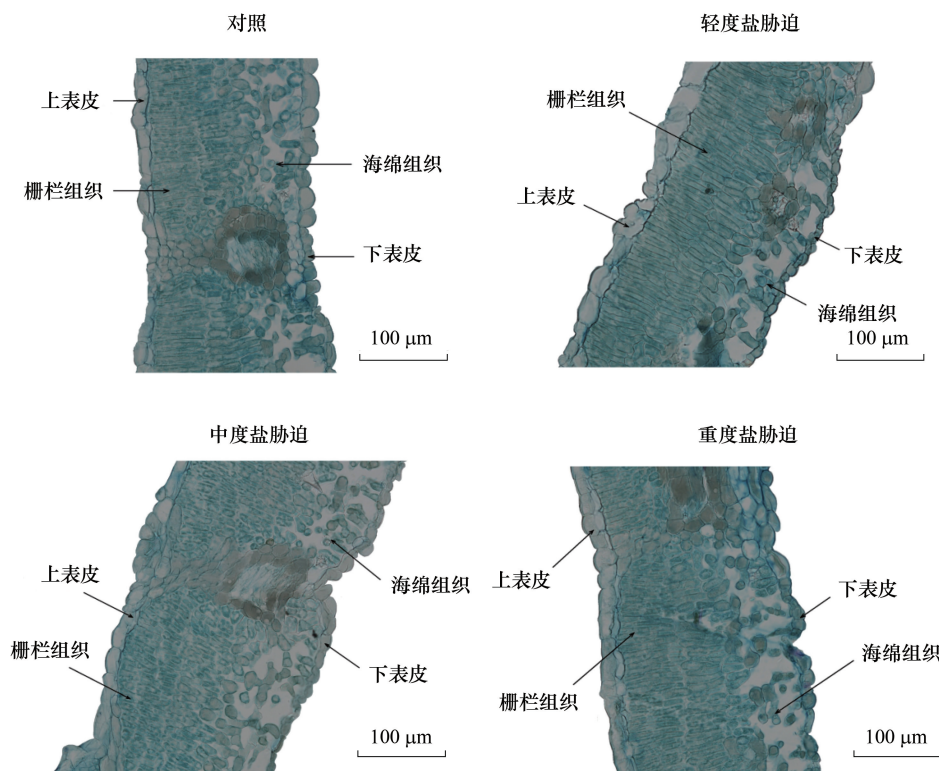


图1 盐胁迫下‘辽榛7号’叶片解剖结构图

Fig.1 Leaf anatomical structure diagram of Liaozhen 7 under salt stress

CK:对照 Control; T₁:轻度盐胁迫 Mild salt stress; T₂:中度盐胁迫 Moderate salt stress; T₃:重度盐胁迫 Severe salt stress

降低 ($P < 0.05$), ‘辽榛7号’则显著提高 ($P < 0.05$)。从不同品种来看,盐胁迫下叶片各解剖结构参数也存在不同程度的差异。轻度胁迫下,叶片厚度、上表皮厚度、下表皮厚度表现为‘达维’>‘玉坠’>‘辽榛7号’;中度胁迫下,栅栏组织厚度、海绵组织厚度、结构紧密度均表现为‘辽榛7号’>‘玉坠’>‘达维’。

2.2 盐胁迫对离子含量的影响

2.2.1 盐胁迫对 Na⁺含量的影响

从图3可知,盐胁迫显著影响平欧杂种榛幼苗根、茎、叶 Na⁺含量 ($P < 0.05$)。随着盐胁迫程度的增强,不同品种各器官 Na⁺含量呈递增趋势。不同程度盐胁迫下,叶 Na⁺含量始终高于根和茎。但从 Na⁺增幅来看,轻度、中度和重度胁迫下3个品种根 Na⁺含量分别平均提高1.14、2.24、4.35倍,茎 Na⁺含量分别平均提高0.75、2.83、4.15倍,高于叶 Na⁺含量增幅的0.26、0.76、1.42倍,表明盐胁迫处理后根开始积聚大量 Na⁺。从不同品种来看,同一器官 Na⁺含量也存在明显差异。轻度、中度和重度胁迫下,‘辽榛7号’根、茎、叶 Na⁺含量及增幅均低于‘达维’和‘玉坠’,表明盐胁迫对‘辽榛7号’Na⁺吸收的影响小于其它2个品种。

2.2.2 盐胁迫对 Cl⁻含量的影响

图4显示,盐胁迫显著影响平欧杂种榛幼苗根、茎、叶 Cl⁻含量。随着盐胁迫程度的增强,不同品种各器官 Cl⁻含量呈明显增加趋势,并在重度胁迫下达到最大值。不同程度盐胁迫下,叶 Cl⁻含量最高,其次为茎,根最低。但从 Cl⁻增幅来看,轻度、中度和重度胁迫下3个品种根 Cl⁻含量分别平均提高0.53、1.13、1.59倍,高于茎 Cl⁻含量增幅的0.39、0.88、1.32倍,且明显高于叶 Cl⁻含量增幅的0.16、0.41、0.77倍,表明盐胁迫处理后根系开始大量积累 Cl⁻,并在之后将其转运至茎和叶中。从不同品种来看,同一器官 Cl⁻含量也存在不同程度的差异。不同程度盐胁迫下,‘辽榛7号’根、茎、叶 Cl⁻含量及增幅总体低于‘达维’和‘玉坠’。

2.2.3 盐胁迫对 K⁺含量的影响

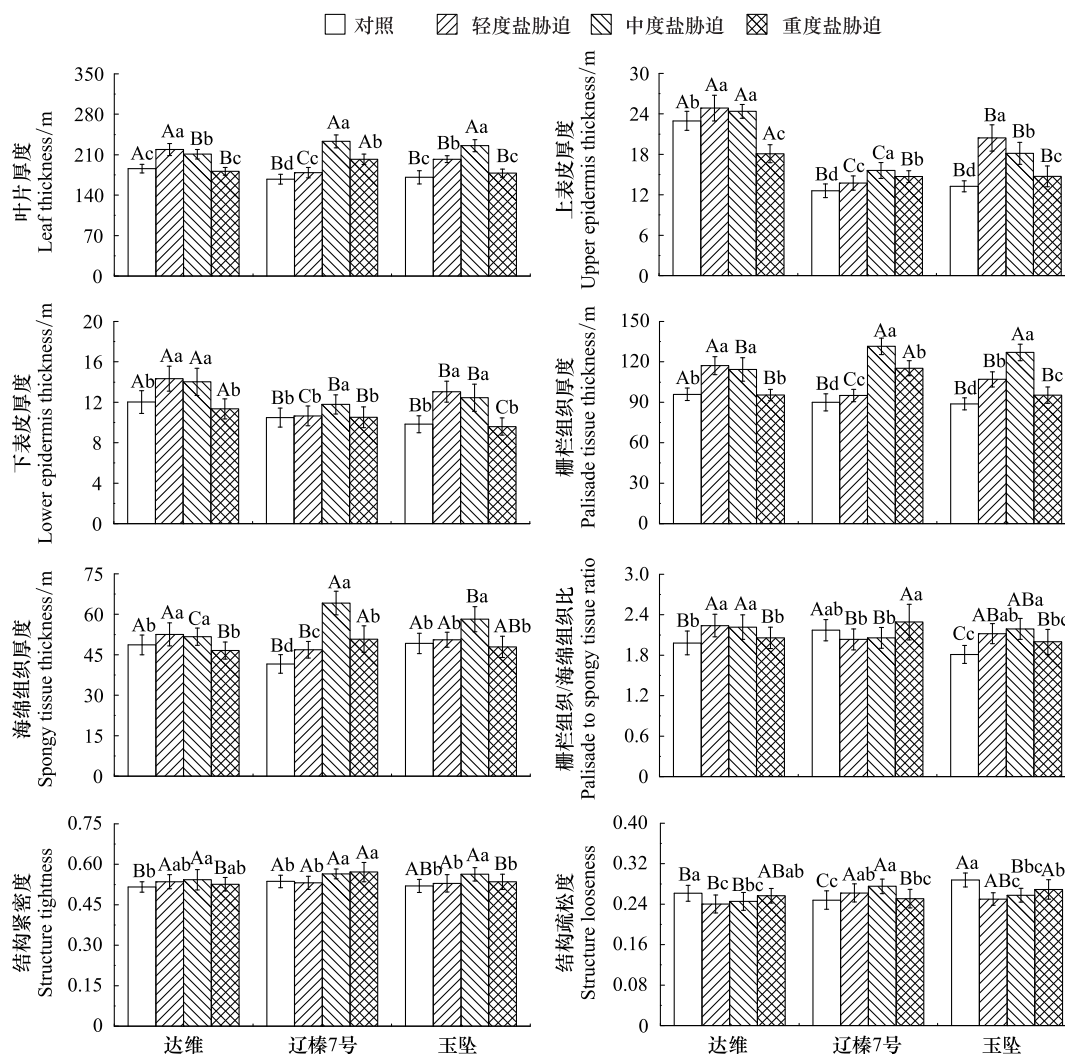


图2 盐胁迫下平欧杂种榛幼苗叶片解剖结构参数

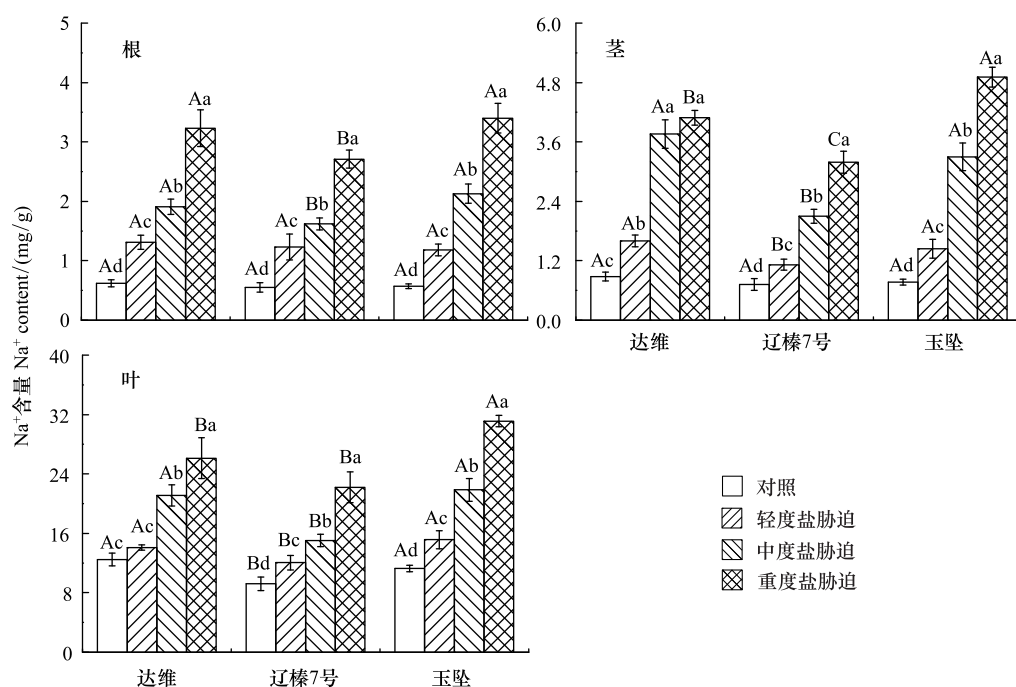
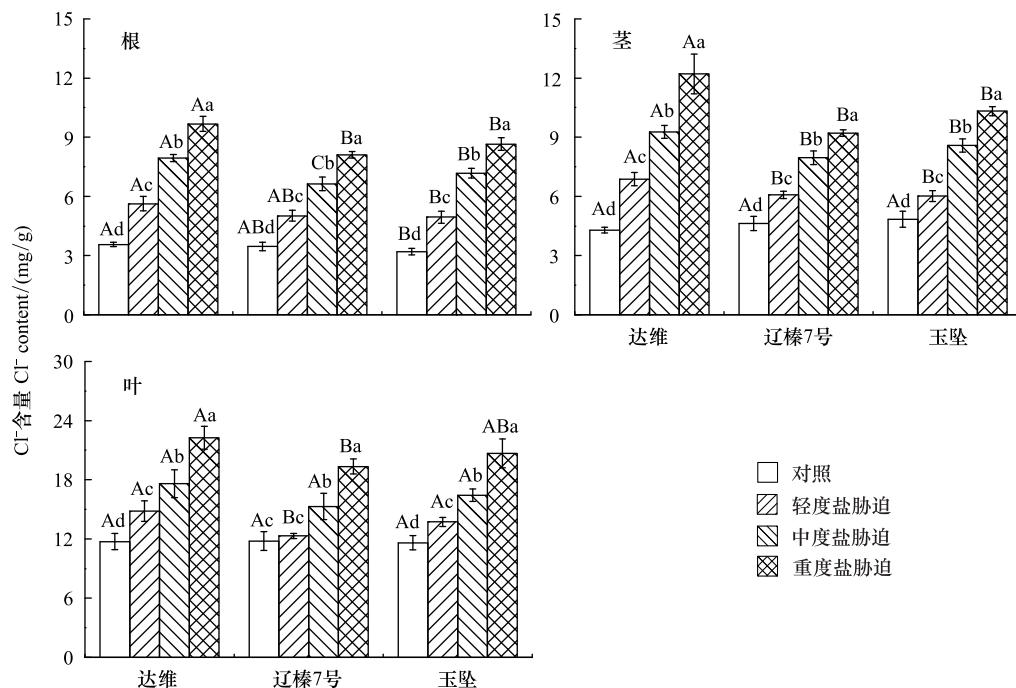
Fig.2 Leaf anatomical structure parameters of Ping'ou hybrid hazelnut seedlings under salt stress

同一品种不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$), 同一处理不同大写字母表示品种间差异显著 ($P < 0.05$)

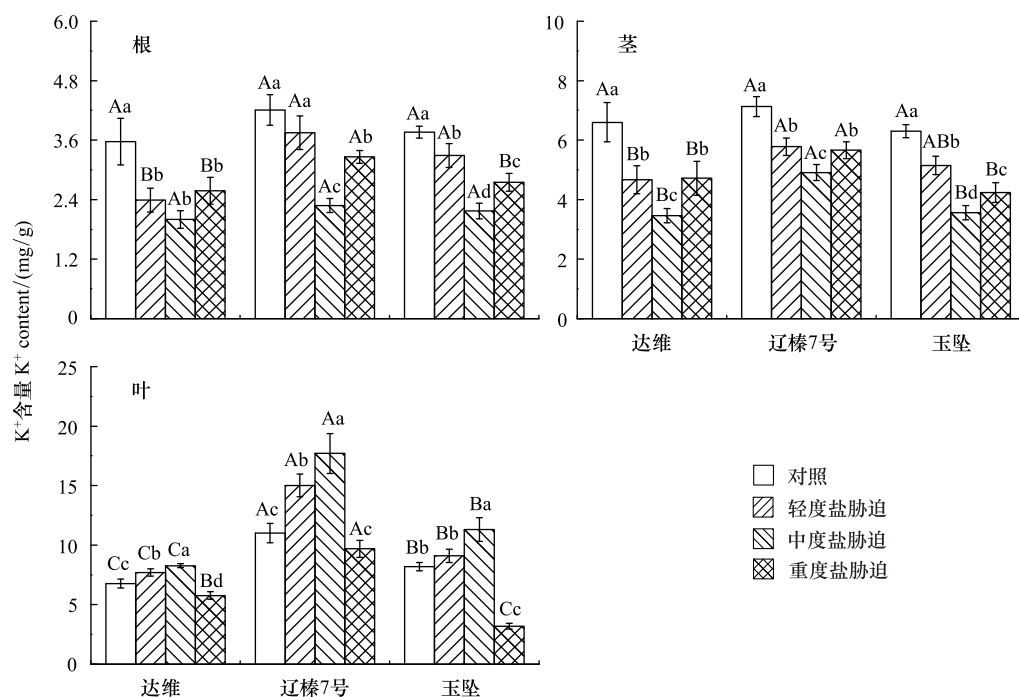
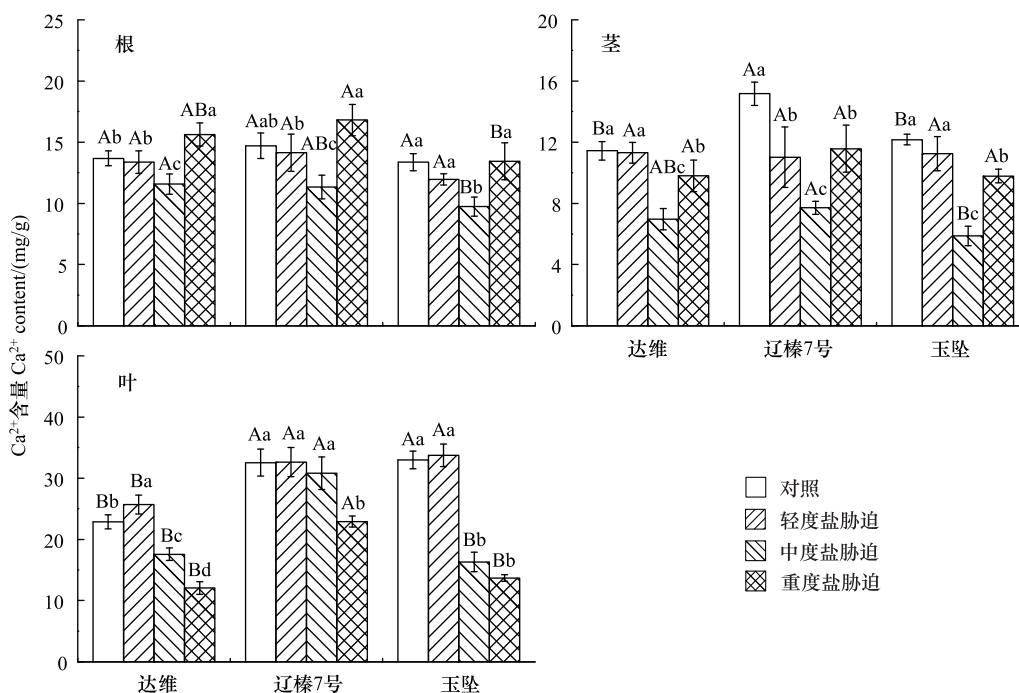
从图 5 可以看出,盐胁迫下不同器官对 K^+ 的吸收规律存在差异。随着盐胁迫程度的增强,不同品种根、茎 K^+ 含量呈先降低后略有回升的趋势。轻度、中度和重度胁迫下,根 K^+ 较对照分别显著降低 18.9%、44.0% 和 25.7% ($P < 0.05$),茎 K^+ 较对照分别显著降低 22.1%、40.7% 和 27.2% ($P < 0.05$)。盐胁迫下,叶 K^+ 呈先增加后急剧下降的趋势,轻度、中度胁迫下叶 K^+ 较对照分别增加 20.3% 和 40.3% ($P < 0.05$),重度胁迫较对照降低 29.4%。总体来看,盐胁迫抑制了各品种根、茎 K^+ 的吸收,但适度盐胁迫促进了 K^+ 在叶片中的积累,这对于植株维持正常的生理活动具有重要作用。不同品种间,各器官 K^+ 含量总体表现为‘辽榛 7 号’>‘玉坠’>‘达维’。同时,‘辽榛 7 号’根、茎 K^+ 的降幅始终低于‘达维’和‘玉坠’,叶 K^+ 的增幅则始终高于‘达维’和‘玉坠’。

2.2.4 盐胁迫对 Ca^{2+} 含量的影响

图 6 表明,盐胁迫下,不同器官对 Ca^{2+} 的吸收规律不同。其中,根、茎 Ca^{2+} 随着盐胁迫程度的增强表现为先降低后升高,轻度胁迫下根、茎 Ca^{2+} (‘辽榛 7 号’茎除外) 与对照无显著差异 ($P > 0.05$),中度胁迫下根、茎 Ca^{2+} 较对照分别显著降低 21.8% 和 46.7% ($P < 0.05$)。轻度胁迫显著提高了‘达维’叶 Ca^{2+} ($P < 0.05$),对‘辽榛 7 号’和‘玉坠’叶 Ca^{2+} 的影响不显著 ($P > 0.05$);重度胁迫显著抑制了各品种叶对 Ca^{2+} 的吸收 ($P < 0.05$)。从不

图3 盐胁迫下平欧杂种榛幼苗根、茎、叶中 Na⁺ 含量Fig.3 Na⁺ content in root, stem and leaf of Ping'ou hybrid hazelnut seedlings under salt stress图4 盐胁迫下平欧杂种榛幼苗根、茎、叶中 Cl⁻ 含量Fig.4 Cl⁻ content in root, stem and leaf of Ping'ou hybrid hazelnut seedlings under salt stress

同品种来看,同一器官 Ca²⁺ 含量也存在显著差异 ($P < 0.05$)。不同程度盐胁迫下,‘辽榛7号’根、茎、叶 Ca²⁺ 含量总体高于‘达维’和‘玉坠’,表明盐胁迫下‘辽榛7号’维持 Ca²⁺ 吸收的能力强于其它2个品种。

图5 盐胁迫下平欧杂种榛幼苗根、茎、叶中 K^+ 含量Fig.5 K^+ content in root, stem and leaf of Ping'ou hybrid hazelnut seedlings under salt stress图6 盐胁迫下平欧杂种榛幼苗根、茎、叶中 Ca^{2+} 含量Fig.6 Ca^{2+} content in root, stem and leaf of Ping'ou hybrid hazelnut seedlings under salt stress

2.3 盐胁迫对离子比值的影响

图7显示,盐胁迫对不同品种平欧杂种榛幼苗各器官 K^+/Na^+ 比和 Ca^{2+}/Na^+ 比均产生显著影响 ($P <$

0.05)。总体来看,盐胁迫导致不同品种各器官 K^+/Na^+ 比和 Ca^{2+}/Na^+ 比显著降低 ($P<0.05$)。从不同品种来看,各器官 K^+/Na^+ 比和 Ca^{2+}/Na^+ 比在品种间也存在显著差异 ($P<0.05$),具体表现为‘辽榛7号’>‘玉坠’>‘达维’,而盐胁迫增强时 K^+/Na^+ 比和 Ca^{2+}/Na^+ 比的降幅为‘达维’>‘玉坠’>‘辽榛7号’,表明盐胁迫下‘辽榛7号’维持体内离子平衡的能力最强,其次为‘玉坠’,‘达维’最弱。

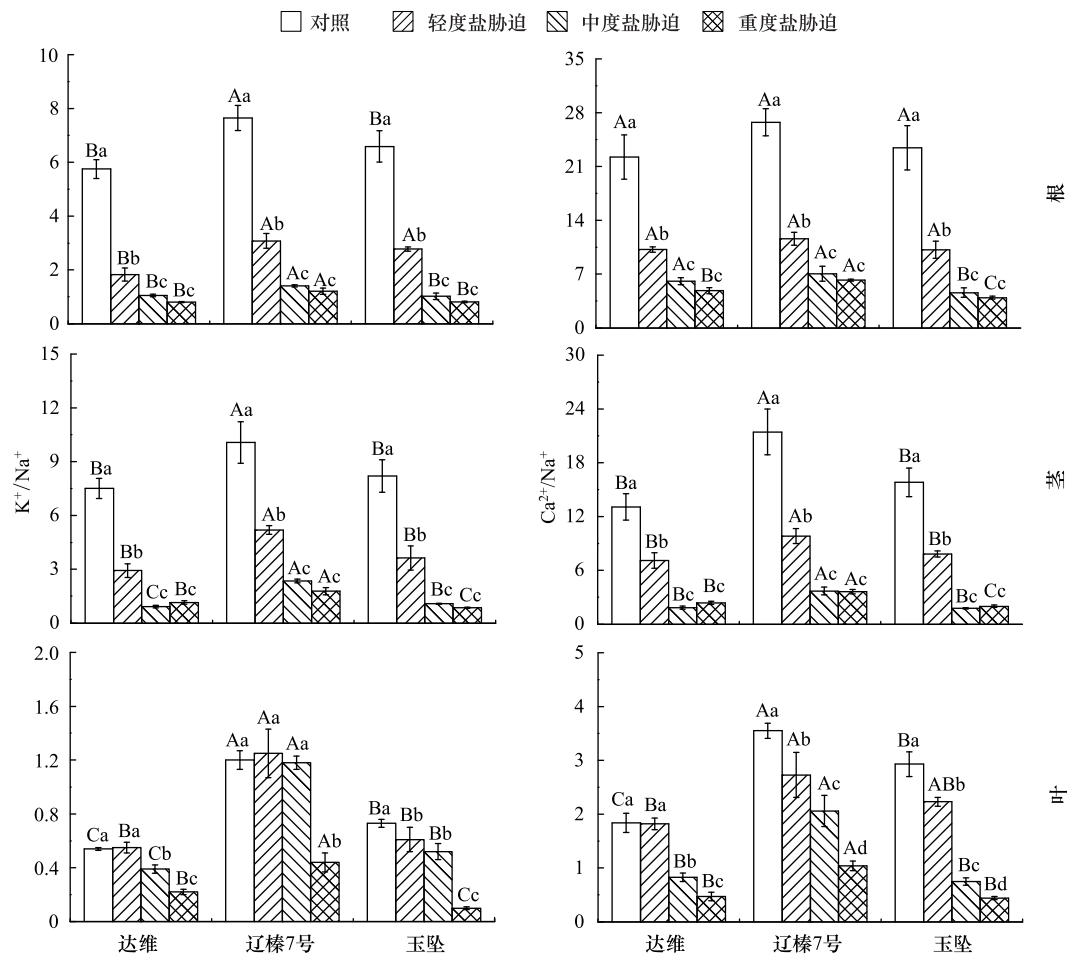


图7 盐胁迫下平欧杂种榛幼苗根、茎、叶 K^+/Na^+ 、 Ca^{2+}/Na^+

Fig.7 K^+/Na^+ , Ca^{2+}/Na^+ in root, stem and leaf of Ping'ou hybrid hazelnut seedlings under salt stress

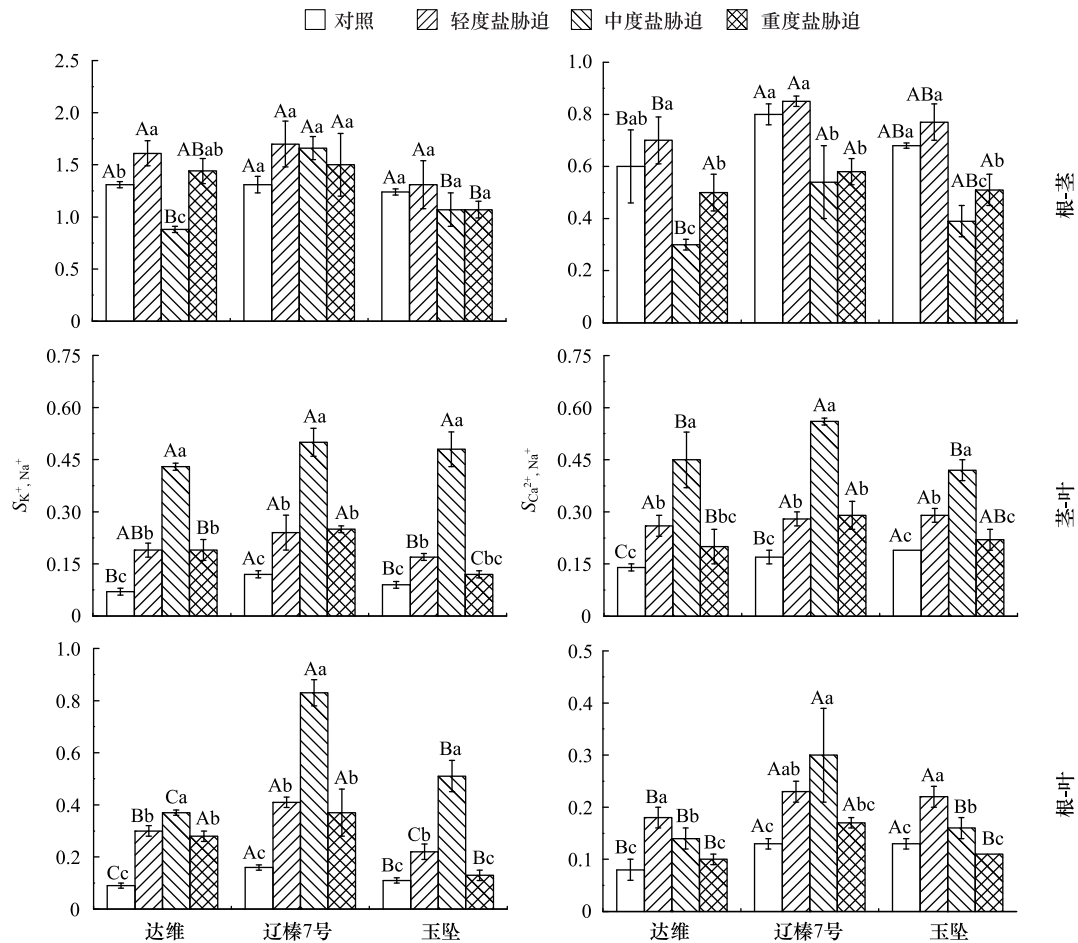
2.4 盐胁迫对离子选择性运输能力的影响

从图8可以看出,‘达维’从根到茎的 S_{K^+,Na^+} 和 S_{Ca^{2+},Na^+} 随着盐胁迫程度的增强呈升-降-升的趋势。盐胁迫对‘辽榛7号’和‘玉坠’从根到茎的 S_{K^+,Na^+} 影响不显著 ($P>0.05$),中度和重度胁迫下‘辽榛7号’和‘玉坠’从根到茎的 S_{Ca^{2+},Na^+} 显著降低 ($P<0.05$)。随着盐胁迫程度的增强,不同品种平欧杂种榛从茎到叶以及从根到叶的 S_{K^+,Na^+} 和 S_{Ca^{2+},Na^+} 均表现为先升高后降低的特点,并在轻度或中度胁迫下达到最大值,重度胁迫下显著高于或维持在对照水平。从不同品种来看,各器官间的 S_{K^+,Na^+} 和 S_{Ca^{2+},Na^+} 在品种间也存在差异,具体表现为从根到茎、从茎到叶以及从根到叶的 S_{K^+,Na^+} 在不同程度盐胁迫下的均值表现为‘辽榛7号’>‘达维’>‘玉坠’, S_{Ca^{2+},Na^+} 则表现为‘辽榛7号’>‘玉坠’>‘达维’。

3 讨论

3.1 叶片解剖结构特征对盐胁迫的响应与适应

盐碱生境下的植物通常具有一些特殊的叶片解剖结构特征,如角质层增厚,叶片肉质化,栅栏组织发达,

图 8 盐胁迫对平欧杂种榛幼苗 S_{K^+, Na^+} 、 S_{Ca^{2+}, Na^+} 的影响Fig.8 Effects of salt stress on S_{K^+, Na^+} , S_{Ca^{2+}, Na^+} of Ping'ou hybrid hazelnut seedlings

气孔下陷,叶片有盐腺分布等^[2,24]。本研究中,不同品种平欧杂种榛叶片厚度、上表皮厚度、下表皮厚度、栅栏组织和海绵组织厚度均随着盐胁迫程度的增强呈先增加后降低的特点,轻度、中度胁迫下各参数显著提高,重度胁迫下又有所下降,可能是高浓度盐胁迫引起叶片失水所致。张霞等^[3]在研究盐胁迫对象草叶片解剖结构的影响时也得到类似的结论。一般而言,叶片栅栏组织越厚,细胞排列越紧实,栅栏组织/海绵组织比和结构紧密度越大,植物的耐盐性越强;海绵组织越厚,细胞排列越疏松,植物的耐盐性越差^[6-7]。本研究表明,盐胁迫引起平欧杂种榛叶片栅栏组织/海绵组织比、结构紧密度显著增加或维持在对照水平,‘达维’和‘玉坠’叶片结构疏松度则表现出不同程度降低。结合前期研究与本研究可以得出,盐胁迫下,平欧杂种榛叶面积变小^[21],上、下表皮增厚,叶片肉质化,栅栏组织细胞伸长,细胞层数增多,胞间隙变小,排列紧密,这些特征的变化是平欧杂种榛对盐环境的解剖结构响应,也是其对生境中大量盐离子造成的生理胁迫的一种适应性表现。一方面,叶小、厚实且紧密的叶肉细胞通过减少体内水分流失,降低蒸腾速率,从而提高水分利用效率^[6];另一方面,栅栏组织不仅能高效运输水分,同时细胞内较多、较大的叶绿体能够增强光合作用^[4]。

从不同品种来看,轻度和中度盐胁迫引起 3 个品种平欧杂种榛叶片厚度、上表皮厚度、下表皮厚度、栅栏组织厚度和海绵组织厚度显著增加,但重度盐胁迫下,‘达维’叶片厚度、下表皮厚度、栅栏组织厚度和海绵组织厚度以及‘玉坠’叶片厚度、下表皮厚度和海绵组织厚度均降低至对照水平,而‘辽榛 7 号’叶片厚度、上表皮厚度、栅栏组织厚度和海绵组织厚度仍显著高于对照。同时,重度盐胁迫下‘辽榛 7 号’叶片结构紧密度较对照显著提高 6.5%,明显高于‘达维’的 2.0%和‘玉坠’的 2.8%。上述结果表明,‘辽榛 7 号’叶片在盐胁迫

下特别是重度盐胁迫下仍能通过一些解剖结构特征的调整表现出更强的形态结构适应性与耐盐性。

3.2 离子代谢特征对盐胁迫的响应与适应

NaCl 胁迫下,植物体大量吸收并积累 Na^+ 和 Cl^- , 并因此引起离子毒害或渗透胁迫,最终导致植物生长严重受阻^[25]。面对 NaCl 胁迫,植物往往通过根系的离子选择性吸收来拒 Na^+ 或排 Na^+ , 或通过 Na^+ 区隔化来维持细胞内离子平衡,以此提高对盐胁迫的适应性^[2,26-27]。尽管如此,不同植物对盐离子的区隔化方式存在差异,如唐古特白刺 (*Nitraria tangutorum*)^[28]、西伯利亚白刺 (*Nitraria sibirica*)^[29]、河滩芦苇 (*Phragmites australis*)^[30] 将 Na^+ 和 Cl^- 主要集中在叶中,红砂 (*Reaumuria soongorica*)^[31] 的 Cl^- 主要在茎部积累,而槲树 (*Quercus dentata*) 将 Na^+ 主要集中在根系^[32]。也有研究表明,耐盐型和盐敏感型植物的离子区隔化方式不同,前者将 Na^+ 主要集中在根部,后者则将 Na^+ 主要集中在叶中^[33]。本研究中,不同品种平欧杂种榛根、茎、叶中 Na^+ 和 Cl^- 含量均随着盐胁迫程度的增强而显著增加,与对照相比,不同程度盐胁迫下以根中 Na^+ 和 Cl^- 含量增幅最大,叶中增幅最小,表明盐胁迫下 Na^+ 和 Cl^- 主要在根中积累,其次为茎,叶中积累最少。但从 Na^+ 和 Cl^- 的绝对含量来看,叶中 Na^+ 和 Cl^- 分布最多,根中分布最少,表明根系作为植物体最早感受盐胁迫信号的器官和最直接的受害部位,盐胁迫下首先会吸收并截留一定数量的 Na^+ 和 Cl^- , 然后将其运输至茎和叶中,这与杨秀艳等^[28] 对唐古特白刺的研究结果一致。相关研究认为,这种适应机制一方面降低了盐离子对根系的毒害作用,保证植株对其它营养元素的吸收;另一方面,植株将盐离子更多地分布于叶中,可以利用盐离子作为无机渗透调节物质来增大地上部分与地下部分的渗透势差,促进水分吸收及其向上运输进而稀释液泡的高盐环境^[29,34]。

作为植物生长发育所必需的营养元素, K^+ 在离子平衡调控、细胞膨压和渗透调节等生理方面发挥着重要作用;而 Ca^{2+} 作为植物信号传导中重要的第二信使参与植物的抗逆信号传导,调节着植物对逆境变化的响应过程^[35], K^+ 和 Ca^{2+} 能调节植物的耐盐性^[36-37]。本研究中,轻度和中度盐胁迫下不同品种平欧杂种榛根、茎对 K^+ 和 Ca^{2+} 的吸收保持稳定或减少,而叶对 K^+ 和 Ca^{2+} 的吸收有所增加,表明在一定盐胁迫范围内尽管平欧杂种榛根、茎的 K^+ 和 Ca^{2+} 吸收下降,但叶具有一定的 K^+ 和 Ca^{2+} 保有能力,进而维持体内离子的相对稳定来提高耐盐性。这与乌凤章等^[16] 对 2 个蓝莓品种的研究结果一致。一般来说,盐胁迫会抑制植物对营养离子 (K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 等) 的吸收^[17,32]。然而本研究发现,随着盐胁迫程度的持续增强,重度胁迫下不同品种平欧杂种榛根、茎对 K^+ 和 Ca^{2+} 的吸收较中度甚至轻度胁迫时增加。与本研究结果相似,杨秀艳等^[28] 在研究唐古特白刺以及唐晓倩等^[34] 在研究西伯利亚白刺幼苗的盐胁迫响应时发现,300 mmol/L NaCl 胁迫下两种白刺的根对 K^+ 的吸收以及唐古特白刺茎对 Ca^{2+} 的吸收较 200 mmol/L NaCl 和 100 mmol/L NaCl 胁迫时增强,特别是两种白刺根中 K^+ 含量显著增加。引起这一现象的原因可能在于 Na^+ 和 K^+ 的水合半径相似,白刺可能通过增强根对 K^+ 的吸收以及茎对 Ca^{2+} 的吸收来抑制根系过多的吸收 Na^+ , 从而在一定程度上减缓盐离子造成的危害。此外,研究发现盐胁迫处理四翅滨藜 (*Atriplex canescens*) 7 d 后,300 mmol/L 胁迫下叶片中的 Ca^{2+} 含量较对照和 150 mmol/L 胁迫时显著提高^[38]。由此可见,植物在响应盐胁迫时对离子的吸收规律可能因植物材料、胁迫强度和胁迫阶段的不同而存在差异。

Na^+ 是造成植物盐害的主要离子, K^+ 是植物生长发育所必需的大量元素和渗透调节物质的重要组分。然而,由于 2 种离子具有相似的离子半径和水合能,盐胁迫下 Na^+ 对 K^+ 的吸收位点和活性位点呈现出明显的竞争性抑制作用,根细胞中的 K^+ 被 Na^+ 所取代,导致 K^+ 吸收减少,依赖 K^+ 的酶活性及代谢过程受到抑制^[39]。因此,盐渍化土壤上的植物往往受到 Na^+ 毒害和 K^+ 亏缺的双重伤害,维持细胞中高水平的 K^+ 及 K^+/Na^+ 比可以减少盐离子造成的毒害,是机体进行正常生理代谢所必须的^[40]。此外,盐胁迫下茎、花等组织中维持适宜的 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 比已被证实是植物耐盐的关键^[41]。本研究中,盐胁迫导致平欧杂种榛各器官 K^+/Na^+ 比和 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 比显著降低,与盐胁迫下蓝莓^[16] 和大麦 (*Hordeum vulgare*)^[42] 的离子代谢特征相一致。盐胁迫下,植物对 Na^+ 的大量吸收通过直接干扰和抑制细胞质膜对营养元素 (K^+ 和 Ca^{2+}) 的吸收和转运,造成离子失衡,各器官 K^+/Na^+ 比和 $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$ 比下降^[38], 并由此进一步引起植株生长发育受阻。前期我们在研究盐胁迫对 3 个品种

平欧杂种榛生长性状的影响时也得出,盐胁迫显著抑制幼苗的生长量和生物量^[21]。

3.3 不同品种平欧杂种榛耐盐性差异

盐胁迫下,植物维持体内相对较高的 K^+/Na^+ 比和 Ca^{2+}/Na^+ 比是植物耐盐性强的一种表现。因此,植物能否在盐渍环境条件下生存在很大程度上取决于其体内维持 K^+/Na^+ 和 Ca^{2+}/Na^+ 平衡的能力^[11]。本研究中,不同品种平欧杂种榛各器官 K^+/Na^+ 比和 Ca^{2+}/Na^+ 比在品种间均存在显著差异,具体表现为‘辽榛 7 号’>‘玉坠’>‘达维’,而 K^+/Na^+ 比和 Ca^{2+}/Na^+ 比的降幅表现为‘达维’>‘玉坠’>‘辽榛 7 号’,表明‘辽榛 7 号’对盐胁迫的适应性最强,其次为‘玉坠’,‘达维’最弱。张丽^[20]采用主成分分析对盐胁迫下 19 个榛种质资源的 14 项生长和生理指标进行综合评价时也得出,本研究中的 3 个品种耐盐性由强到弱依次为‘辽榛 7 号’>‘玉坠’>‘达维’。

离子选择性运输系数表征植物对离子向上运输的选择能力,盐胁迫下营养离子的选择性运输系数越大,表明植株促进营养离子向上运输的能力同时抑制盐离子向上运输的能力越强,留在根中的盐离子越多,其耐盐性也越强^[43]。本研究中,随着盐胁迫程度的增强,不同品种平欧杂种榛从根到叶以及从茎到叶的 S_{K^+,Na^+} 、 S_{Ca^{2+},Na^+} 均表现为先升高后降低的趋势,且在重度胁迫下仍显著高于或维持在对照水平,表明尽管盐胁迫抑制了平欧杂种榛对营养离子 K^+ 、 Ca^{2+} 的吸收,但为了缓解因离子吸收受阻造成的不利影响,植株通过提高从根到叶以及从茎到叶的 K^+ 、 Ca^{2+} 选择性运输以维持较高的生理代谢水平,进而减小盐胁迫对植株生长发育的影响。从不同品种来看,平欧杂种榛各器官间的离子选择性运输能力存在显著差异,其中, S_{K^+,Na^+} 在不同程度盐胁迫下的均值表现为‘辽榛 7 号’>‘达维’>‘玉坠’, S_{Ca^{2+},Na^+} 则表现为‘辽榛 7 号’>‘玉坠’>‘达维’,表明‘辽榛 7 号’通过加强对 K^+ 和 Ca^{2+} 的选择性运输来维持体内离子平衡的能力强于其它 2 个品种。

4 结论

平欧杂种榛通过增加上、下表皮厚度,延伸栅栏组织长度,增加细胞层数且排列紧密,减小细胞间隙,形成肉质化叶片等一系列形态结构特征的调整来适应盐渍化生境。盐胁迫下,平欧杂种榛根系首先会吸收并截留一定数量的 Na^+ 和 Cl^- , 然后将其运输至茎和叶中;‘辽榛 7 号’在积累盐离子的同时,通过加强对 K^+ 和 Ca^{2+} 的选择性吸收和运输能力来维持体内的离子平衡以及较高的 K^+/Na^+ 和 Ca^{2+}/Na^+ 比,进而维持盐胁迫下机体正常的生理代谢活动,耐盐性强于‘达维’和‘玉坠’。尽管本研究从静态离子代谢的角度揭示了平欧杂种榛的盐胁迫响应与适应机制及不同品种的耐盐性差异,然而,离子平衡调控的动态转运机制和分子机制仍未明确,未来将利用非损伤微测技术(NMT)和转录组测序技术(RNA-seq)进一步深入探究根细胞离子流(Na^+ 、 H^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+})的动态转运过程以及耐盐基因的调控机制。

参考文献(References):

- [1] 张晓琴, 胡明贵. 紫花苜蓿对盐渍化土地理化性质的影响. 草业科学, 2004, 21(11): 31-34.
- [2] Albaladejo I, Meco V, Plasencia F, Flores F B, Bolarin M C, Egea I. Unravelling the strategies used by the wild tomato species *Solanum pennellii* to confront salt stress: from leaf anatomical adaptations to molecular responses. Environmental and Experimental Botany, 2017, 135: 1-12.
- [3] 张霞, 孙旭春, 钟小仙, 杨杰, 顾洪如, 李晟. 海盐胁迫下苏牧 2 号象草叶片解剖结构的适应性变化. 江苏农业科学, 2014, 42(4): 162-164.
- [4] 李学孚, 倪智敏, 吴月燕, 李美芹, 刘蓉, 饶慧云. 盐胁迫对‘鄞红’葡萄光合特性及叶片细胞结构的影响. 生态学报, 2015, 35(13): 4436-4444.
- [5] 朱丹, 陆静梅, 吴勇辉, 李春娇, 牛陆, 李岩, 吴东梅. 杏的抗盐碱结构比较研究. 东北师大学报: 自然科学版, 2012, 44(1): 128-131.
- [6] 王斌, 巨波, 赵慧娟, 张群, 朱义, 崔心红. 不同盐梯度处理下沼泽小叶桦的生理特征及叶片结构. 林业科学, 2011, 47(10): 29-36.
- [7] 田晨霞, 张咏梅, 王凯, 张万. 紫花苜蓿组织解剖结构对 $NaHCO_3$ 盐碱胁迫的响应. 草业学报, 2014, 23(5): 133-142.
- [8] 彭云玲, 保杰, 叶龙山, 王永健, 燕利斌. $NaCl$ 胁迫对不同耐盐性玉米自交系萌动种子和幼苗离子稳态的影响. 生态学报, 2014, 34(24): 7320-7328.
- [9] Zhai Y M, Yang Q, Hou M M. The effects of saline water drip irrigation on tomato yield, quality, and blossom-end rot incidence: a 3a case study in the south of China. PLoS One, 2015, 10(11): e0142204.
- [10] Kalhor N A, Rajpar I, Kalhor S A, Ali A, Raza S, Ahmed M, Kalhor F A, Ramzan M, Wahid F. Effect of salts stress on the growth and yield of wheat (*Triticum aestivum* L.). American Journal of Plant Sciences, 2016, 7(15): 2257-2271.

- [11] Sun J, Chen S L, Dai S X, Wang R G, Li N Y, Shen X, Zhou X Y, Lu C F, Zheng X J, Hu Z M, Zhang Z K, Song J, Xu Y. Ion flux profiles and plant ion homeostasis control under salt stress. *Plant Signaling & Behavior*, 2009, 4(4): 261-264.
- [12] Acosta-Motos J R, Ortuño M F, Bernal-Vicente A, Diaz-Vivancos P, Sanchez-Blanco M J, Hernandez J A. Plant responses to salt stress: adaptive mechanisms. *Agronomy*, 2017, 7(1): 18.
- [13] 黄清荣, 祁琳, 柏新富. 根环境供氧状况对盐胁迫下棉花幼苗光合及离子吸收的影响. *生态学报*, 2018, 38(2): 528-536.
- [14] Zhao C Z, Zhang H, Song C P, Zhu J K, Shabala S. Mechanisms of plant responses and adaptation to soil salinity. *The Innovation*, 2020, 1(1): 100017.
- [15] Yang Y Q, Guo Y. Elucidating the molecular mechanisms mediating plant salt-stress responses. *New Phytologist*, 2018, 217(2): 523-539.
- [16] 乌凤章, 朱心慰, 胡锐锋, 王贺新, 陈英敏. NaCl 胁迫对 2 个蓝莓品种幼苗生长及离子吸收、运输和分配的影响. *林业科学*, 2017, 53(10): 40-49.
- [17] 杨升, 张华新, 刘涛, 武海雯, 杨秀艳, 倪建伟, 陈秋夏. NaCl 胁迫下沙枣幼苗的离子代谢特性. *林业科学研究*, 2016, 29(1): 140-146.
- [18] 张宇和, 柳盛, 梁维坚, 张育明. 中国果树志: 板栗 榛子卷. 北京: 中国林业出版社, 2005.
- [19] 张丽, 贾志国, 马庆华, 张钢, 王贵禧. 盐碱胁迫对平欧杂种榛枝条电阻抗图谱参数及离子含量的影响. *应用生态学报*, 2014, 25(11): 3131-3138.
- [20] 张丽. 平欧杂种榛抗盐碱生理机制研究及其耐盐性评价[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2015.
- [21] 罗达, 史彦江, 宋锋惠, 李嘉诚. 盐胁迫对平欧杂种榛幼苗生长、光合荧光特性及根系构型的影响. *应用生态学报*, 2019, 30(10): 3376-3384.
- [22] 徐青. 植物石蜡切片双重染色技术的改进. *宁夏农学院学报*, 1999, 20(2): 89-90.
- [23] 杨帆, 丁菲, 杜天真. 盐胁迫下构树幼苗各器官中 K^+ , Ca^{2+} , Na^+ 和 Cl^- 含量分布及吸收特征. *应用生态学报*, 2009, 20(4): 767-772.
- [24] Hameed M, Ashraf M, Naz N. Anatomical adaptations to salinity in cogon grass [*Imperata cylindrica* (L.) Raeuschel] from the salt range, Pakistan. *Plant and Soil*, 2009, 322(1/2): 229-238.
- [25] Egea I, Pineda B, Ortíz-Atienza A, Plasencia F A, Drevensek S, García-Sogo B, Yuste-Lisbona F J, Barrero-Gil J, Atarés A, Flores F B, Barneche F, Angosto T, Capel C, Salinas J, Vriezen W, Esch E, Bowler C, Bolarín M C, Moreno V, Lozano R. The SLICBL10 calcineurin B-like protein ensures plant growth under salt stress by regulating Na^+ and Ca^{2+} homeostasis. *Plant Physiology*, 2018, 176(2): 1676-1693.
- [26] 王树凤, 胡韵雪, 李志兰, 孙海菁, 陈益泰. 盐胁迫对弗吉尼亚栎生长及矿质离子吸收、运输和分配的影响. *生态学报*, 2010, 30(17): 4609-4616.
- [27] Deinlein U, Stephan A B, Horie T, Luo W, Xu G H, Schroeder J I. Plant salt-tolerance mechanisms. *Trends in Plant Science*, 2014, 19(6): 371-379.
- [28] 杨秀艳, 张华新, 张丽, 刘正祥, 杨升, 武香. NaCl 胁迫对唐古特白刺幼苗生长及离子吸收、运输与分配的影响. *林业科学*, 2013, 49(9): 165-171.
- [29] Tang X Q, Yang X Y, Li H Y, Zhang H X. Maintenance of K^+/Na^+ balance in the roots of *Nitraria sibirica* Pall. in response to NaCl stress. *Forests*, 2018, 9(10): 601.
- [30] 陈琳, 张俪文, 刘子亭, 路峰, 冯光海, 颜坤, 韩广轩. 黄河三角洲河滩与潮滩芦苇对盐胁迫的生理生态响应. *生态学报*, 2020, 40(6): 2090-2098.
- [31] 赵昕, 杨小菊, 石勇, 何明珠, 谭会娟, 李新荣. 盐胁迫下荒漠共生植物红砂与珍珠的根茎叶中离子吸收与分配特征. *生态学报*, 2014, 34(4): 963-972.
- [32] 郝汉, 曹磊, 陈伟楠, 胡增辉, 冷平生. 盐胁迫对槲树 (*Quercus dentata*) 幼苗离子平衡及其生理生化特性的影响. *生态学报*, 2020, 40(19): 6897-6904.
- [33] Balal R M, Khan M M, Shahid M A, Mattson N S, Abbas T, Ashfaq M, Garcia-Sanchez F, Ghazanfer U, Gimeno V, Iqbal Z. Comparative studies on the physiobiochemical, enzymatic, and ionic modifications in salt-tolerant and salt-sensitive citrus rootstocks under NaCl stress. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2012, 137(2): 86-95.
- [34] 唐晓倩, 李焕勇, 杨秀艳, 刘正祥, 张华新. 短期 NaCl 胁迫对西伯利亚白刺幼苗 Na^+ 、 K^+ 分配和平衡的影响. *林业科学研究*, 2017, 30(6): 1022-1027.
- [35] Cao Y B, Zhang M, Liang X Y, Li F R, Shi Y L, Yang X H, Jiang C F. Natural variation of an EF-hand Ca^{2+} -binding-protein coding gene confers saline-alkaline tolerance in maize. *Nature Communications*, 2020, 11(1): 186.
- [36] Larbi A, Kchaou H, Gaaliche B, Gargouri K, Boulal H, Morales F. Supplementary potassium and calcium improves salt tolerance in olive plants. *Scientia Horticulturae*, 2020, 260: 108912.
- [37] Mulaudzi T, Hendricks K, Mabiya T, Muthevhuli M, Ajayi R F, Mayedwa N, Gehring C, Iwuoha E. Calcium improves germination and growth of *Sorghum bicolor* seedlings under salt stress. *Plants*, 2020, 9(6): 730.
- [38] 毛桂莲, 李国旗, 许兴, 张新学. $NaHCO_3$ 胁迫下 3 种灌木 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 的吸收及转运. *应用生态学报*, 2014, 25(3): 718-724.
- [39] Shabala S, Cuin T A. Potassium transport and plant salt tolerance. *Physiologia Plantarum*, 2008, 133(4): 651-669.
- [40] Kopittke P M. Interactions between Ca, Mg, Na and K: alleviation of toxicity in saline solutions. *Plant and Soil*, 2012, 352(1/2): 353-362.
- [41] Manaa A, Faurobert M, Valot B, Bouchet J P, Grasselly D, Causse M, Ahmed H B. Effect of salinity and calcium on tomato fruit proteome. *OMICS: A Journal of Integrative Biology*, 2013, 17(6): 338-352.
- [42] Mahlooji M, Sharifi R S, Razmjoo J, Sabzalain M R, Sedghi M. Effect of salt stress on photosynthesis and physiological parameters of three contrasting barley genotypes. *Photosynthetica*, 2018, 56(2): 549-556.
- [43] Teakle N L, Flowers T J, Real D, Colmer T D. *Lotus tenuis* tolerates the interactive effects of salinity and waterlogging by 'excluding' Na^+ and Cl^- from the xylem. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(8): 2169-2180.