

# 苹果试管苗对盐碱胁迫的生理响应特性

张夏焱, 张 瑞, 贾旭梅, 赵 通, 朱祖雷, 王延秀

(甘肃农业大学园艺学院, 甘肃 兰州 730070)

**摘要:** 以长富2号和嘎啦试管苗为试验材料, 采用液体培养法, 将NaCl和NaHCO<sub>3</sub>溶液等体积混合, 设置4个盐碱浓度(0、50、100、200 mmol/L)进行胁迫处理, 测定其生长量、膜透性、抗氧化酶活性及叶绿素含量等生理指标。结果表明, 与未胁迫处理相比, 盐碱胁迫下2个品种试管苗叶片中的脯氨酸、Na<sup>+</sup>大量积累; 生长量受到抑制, 根系活力和叶绿素含量均显著下降; 膜透性显著升高。随着盐碱浓度的增大, 2个品种试管苗的超氧化物歧化酶(SOD)均呈先降后升的趋势, 50 mmol/L为峰值; 嘎啦的抗坏血酸过氧化物酶(APX)先上升后下降, 而长富2号呈相反趋势, 且盐浓度为200 mmol/L时, 2个品种试管苗均死亡。长富2号的生长量、根系活力、叶绿素含量均显著低于嘎啦, 嘎啦的APX含量显著高于长富2号。表明嘎啦主要通过提高细胞的抗氧化能力而增加植株的抗逆性, 从而更好地适应盐碱胁迫。

**关键词:** 苹果; 试管苗; 盐碱胁迫; 生理特性

**中图分类号:** S661.1 **文献标志码:** A **文章编号:** 1001-1463(2019)07-0033-08

**doi:** 10.3969/j.issn.1001-1463.2019.07.008

## Physiological Characteristics of Two Apple Plantlets in Response to Saline Alkali Stress

ZHANG Xiayi, ZHANG Rui, JIA Xumei, ZHAO Tong, ZHU Zulei, WANG Yanxiu  
(College of Horticulture, Agricultural University, Lanzhou Gansu 730070, China)

**Abstract:** Changfu 2 and Gala were employed experimental materials and 4 different concentrations of mixed saline-alkali treatment (0, 50, 100, 200 mmol/L) were simulated on the basis of NaCl and NaHCO<sub>3</sub> were mixed in equal volume by using liquid culture method. The changes of mixed saline-alkali on growth, membrane permeability, antioxidant enzyme activity and chlorophyll content were measured. Compared with the no stress control, proline and Na<sup>+</sup> accumulated in the leaves of two plantlets under saline-alkali stress; the growth was inhibited, root activity and chlorophyll content decreased significantly; whereas the membrane permeability increased remarkably. With the increase of saline-alkali concentration, the superoxide dismutase (SOD) of both plantlets decreased first and then increased, with a peak value of 50 mmol/L, Gala ascorbic acid peroxidase (APX) increased first and then decreased, while Changfu 2 showed an opposite trend, and when the salt concentration was 200 mmol/L, both plantlets died. Meanwhile, the growth, root activity and chlorophyll content of Changfu 2 were significantly lower than those of Gala, while the APX content of Gala was markedly higher than that of Changfu 2. Therefore, Gala increases the stress resistance of plants mainly by improving the antioxidant capacity of cells, so as to better adapt to salt-alkali stress, which provides a theoretical basis for screening good varieties of salt-alkali resistance.

**Key words:** Apple; Plantlets; Saline alkali stress; Physiological characteristics

收稿日期: 2019-04-19

基金项目: 甘肃省科技厅自然科学基金项目“苹果砧木垂丝海棠的耐盐碱机理”(18JR3RA171)。

作者简介: 张夏焱(1994—), 女, 甘肃静宁人, 主要从事农艺与种业研究工作。联系电话:(0)18893912694。

Email: 1205095956@qq.com。

通信作者: 王延秀(1976—), 女, 甘肃靖远人, 教授, 主要从事果树栽培生理研究与教学工作。Email: wangxy@gsau.edu.cn。

苹果 (*Malus domestica* Borkh) 是世界上最重要的落叶果树, 也是我国第一大水果, 其种植面积和产量约占全国水果总量的 20%~30%, 对国民经济的发展有重要的作用<sup>[1]</sup>。据联合国粮食与农业组织评估, 预计到 2050 年, 一半以上的耕地会发生盐碱化<sup>[2]</sup>, 严重影响着土地利用率和作物产量<sup>[3]</sup>。西北黄土高原地区降水集中, 光照充足, 是我国苹果的优生区, 但该区域土壤多为石灰质, 盐渍化严重, 这已成为制约苹果产业发展的主要限制因子<sup>[4]</sup>。近年来, 随着灌溉农业的发展和化肥的过量使用, 此区盐碱化面积持续增加<sup>[5]</sup>。

盐碱胁迫是重要的非生物胁迫形式之一<sup>[6-7]</sup>。混合盐碱胁迫下, 盐可诱导离子胁迫、渗透胁迫和氧化胁迫, 而碱胁迫在盐胁迫的基础上还增加了高 pH 胁迫, 进一步抑制了植物生长<sup>[8]</sup>。Munns<sup>[9]</sup>研究表明, 生长量是检测作物抗盐碱性最佳指标之一; 王锴<sup>[1]</sup>研究发现苹果组培苗的叶片中,  $\text{Na}^+$  含量随着盐碱程度的增大显著增加, 而  $\text{K}^+$  含量则明显减少。近年来, 关于盐胁迫对作物生长的机理已有大量研究。随着盐浓度的升高, 紫花苜蓿幼苗叶绿素含量先增加后减少<sup>[10]</sup>; 何磊等<sup>[11]</sup>认为, 随着盐碱胁迫的增强, 高粱的幼根幼芽长均显著性下降; 而高浓度  $\text{NaHCO}_3$  胁迫时, 索邦和岷江百合的脯氨酸含量随着胁迫增加显著上升<sup>[12]</sup>。叶面喷施脯氨酸可以刺激茎叶和根部的生长, 对提高植物干鲜重、光合速率、抗氧化酶活性等都有贡献<sup>[5-6]</sup>。与此同时, 植物的抗氧化系统也起到重要作用, 盐碱胁迫下, 植物体内活性氧(ROS)大量积累, 进而造成细胞损伤和死亡<sup>[13-14]</sup>。前人对于植物盐碱胁迫的研究多集中在大田作物上, 且更倾向单盐单碱, 而对于混合盐碱胁迫下对苹果的影响鲜有报道。

我们以苹果试管苗长富 2 号和嘎啦为材

料, 研究盐碱胁迫对生长量、膜透性变化、叶绿素含量、过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、脯氨酸含量、叶片  $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$  浓度变化和根系活力等生理指标的影响, 从而比较 2 个品种的耐盐碱能力, 以期为西北黄土高原产区抗盐碱化苹果栽培提供参考依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

以长富 2 号和嘎啦试管苗为试验材料。

### 1.2 试验方法

试验于 2018 年 6 月甘肃农业大学农科楼 208 实验室进行。选取长势一致的长富 2 号和嘎啦茎段, 分别转接至继代培养基, 培养至高 7 cm 左右(30~35 d 苗龄)后转接至生根培养基培养 30 d。98%的试管苗生根后, 设置 4 个处理, 分别为 0 (CK)、50 (T1)、100 (T2)、200 (T3) mmol/L 的液体培养基 ( $\text{NaCl}$  与  $\text{NaHCO}_3$  按 1 : 1 的比例, pH 为 8.0)。每处理选取 15 株长势一致的生根试管苗转接至培养基进行胁迫。每天观察统计幼苗生长状况, 7 d 后测定相关生理指标。

胁迫 7 d 后, 将组培苗从锥形瓶中移出, 用游标卡尺分别测地上部株高、地下部根系长度。

细胞膜透性采用电导法测定<sup>[14]</sup>;  $\text{K}^+$ 、 $\text{Na}^+$  含量用火焰分光光度计法测定<sup>[15]</sup>; 用 TTC 法测定根系活力<sup>[15]</sup>; 叶片 SOD 活性采用氮蓝四唑(NBT)法测定<sup>[15]</sup>; POD 活性采用愈创木酚法测定<sup>[15]</sup>; 过氧化氢酶 (CAT) 酶活性参照 Kato 和 Shimizu 的方法<sup>[16]</sup>; 抗坏血酸过氧化物酶(APX)参照 Nakano 和 Asada 的方法<sup>[17]</sup>; 叶绿素含量采用乙醇浸提法测定<sup>[15]</sup>; 脯氨酸含量采用酸性茚三酮法<sup>[18]</sup>。

### 1.3 数据统计分析

用 Microsoft Office Excel 2010 及 Origin 9.1 进行数据处理及作图, 并采用 SPSS 22.0

进行单因素 Duncan 检验方差分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 盐碱胁迫试管苗生长量的影响

表 1 和图 1 结果显示, 2 个品种试管苗的根、茎生长量随处理浓度的增加受抑制程度愈加明显。其中, 当盐碱浓度为 T1 时, 长富 2 号的株高与对照相比差异显著 ( $P < 0.05$ ), 长富 2 号的根长和嘎啦的株高、根长与对照相比均无显著差异 ( $P > 0.05$ ); 2 个品种试管苗的根长和株高在浓度为 T2 时显著下降, 均与对照差异显著 ( $P < 0.05$ ); 当浓度达到 T3 时, 嘎啦株高和根长分别较对照降低了 71.96%、41.04%, 长富 2 号分别较对照降低了 66.32%、49.87%。2 种试管苗在 T2 处理后株高和根长下降幅度增大; T3 处理下 2 个品种试管苗均死亡。由此可知, 盐碱胁迫严重抑制了试管苗的生长。

### 2.2 盐碱胁迫对试管苗膜透性和脯氨酸含量的影响

盐碱胁迫显著影响细胞膜透性。从图 2 (A) 可以看出, 随着处理浓度的增加, 2 个

品种试管苗的膜透性变化均呈上升趋势, 且不同浓度处理间具有显著差异 ( $P < 0.05$ )。相比对照, 盐碱浓度为 T2 时, 嘎啦和长富 2 号叶片的膜透性均达到最大值; T1、T2 处理下, 长富 2 号的膜透性显著高于嘎啦, 细胞膜受损程度增加。

从图 2(B) 看出, 随着浓度的增加, 嘎啦和长富 2 号的脯氨酸含量均呈上升趋势。其中, 当浓度升至 T1 时两者脯氨酸含量保持不变, 与对照相比差异不显著 ( $P > 0.05$ ); 浓度为 T2 时, 植物受到高浓度盐碱胁迫, 脯氨酸大量合成, 相比对照差异显著 ( $P < 0.05$ ), 且嘎啦和长富 2 号分别增加了 24.60%、31.96%。T2 处理后, 长富 2 号的脯氨酸合成速率高于嘎啦, 说明长富 2 号对盐碱胁迫更敏感。

### 2.3 盐碱胁迫对叶片中 $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$ 含量及根系活力变化的影响

图 3(A)、(B)、(C) 显示, 随着盐碱浓度的增大, 2 个品种试管苗的  $\text{Na}^+$  含量呈上升趋势, 而  $\text{K}^+$  含量以及  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  逐渐下降。其

表 1 盐碱胁迫对 2 个品种试管苗生长量的影响

浓度 (mmol/L)	嘎啦		长富 2 号	
	株高 /cm	根长 /cm	株高 /cm	根长 /cm
0(CK)	8.34±2.05 a	3.46±0.94 a	10.60±1.41 a	3.77±0.61 a
50(T <sub>1</sub> )	8.10±0.29 a	3.29±1.35 ab	6.03±0.96 b	3.89±0.18 a
100(T <sub>2</sub> )	3.03±0.29 b	2.80±1.21 b	5.63±0.57 b	2.74±0.66 b
200(T <sub>3</sub> )	2.34±0.19 b	2.04±0.17 b	3.57±0.28 c	1.89±0.16 c

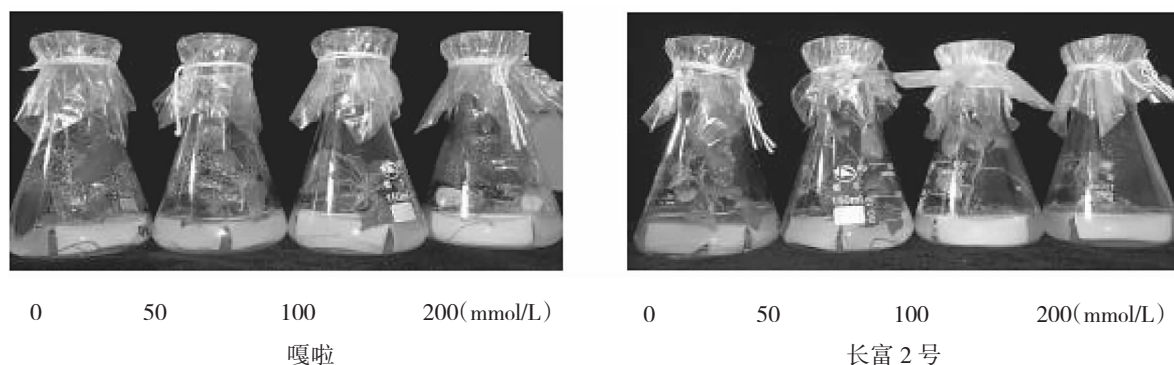


图 1 2 个品种苹果试管苗响应盐碱胁迫的表型变化

中,当浓度为 50 mmol/L 时,  $\text{Na}^+$  与对照相比开始上升,  $\text{K}^+$  及  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  降低,且三者均差异显著( $P < 0.05$ );浓度达到 100 mmol/L 时,试管苗的  $\text{Na}^+$  含量升至最高,  $\text{K}^+$  含量和  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  降至最低。在 T1、T2 处理下,长富 2 号的  $\text{Na}^+$  含量比嘎啦上升,  $\text{K}^+$  的含量和  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  变化趋势与此相反。由此可知,混合盐碱胁迫下  $\text{Na}^+$  含量升高的同时,降低了  $\text{K}^+$  的含量,说明盐碱胁迫下长富 2 号叶片中积累了较多的  $\text{Na}^+$ ;在 T3 处理下试管苗全部死亡,可能因为浓度过高,超过试管苗的耐受范围。

图3(D)显示,随着处理浓度的增加,2 个品种试管苗的根系活力均受到抑制,且浓

度越高,抑制作用越明显。当处理浓度为 50 mmol/L 时,嘎啦和长富 2 号受到盐碱刺激,根系活力增大,分别增加了 14.39%、36.03%,与对照相比差异显著( $P < 0.05$ );浓度增加到 100 mmol/L 时,嘎啦和长富 2 号的根系活力急剧显著下降( $P < 0.05$ ),分别降低了 85.77%、92.16%。T1 处理下,两者的根系活力最高,而长富 2 号的根系活力在 T2 处理下变化幅度明显大于嘎啦,说明 T1 处理有利于试管苗的生长,T2 处理下试管苗已不能正常生长。

2.4 盐碱胁迫对 POD、CAT、APX、SOD 活性的影响

由图4(A)、(B)、(C)和(D)可知,随着处

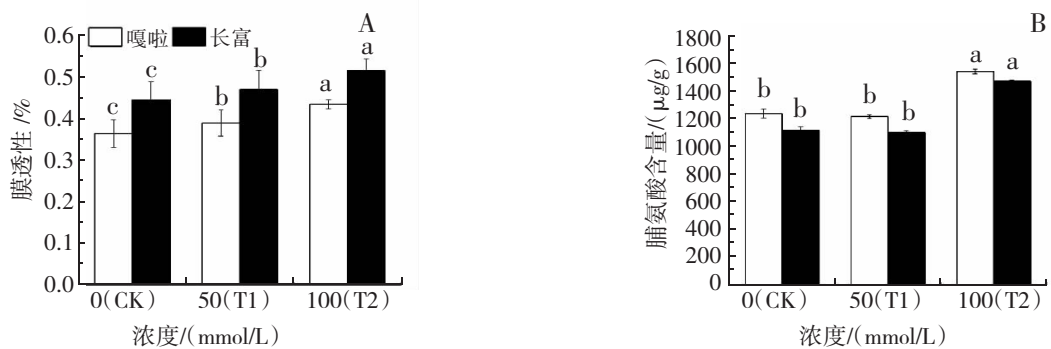


图2 盐碱胁迫对2种试管苗细胞膜透性和脯氨酸含量的影响

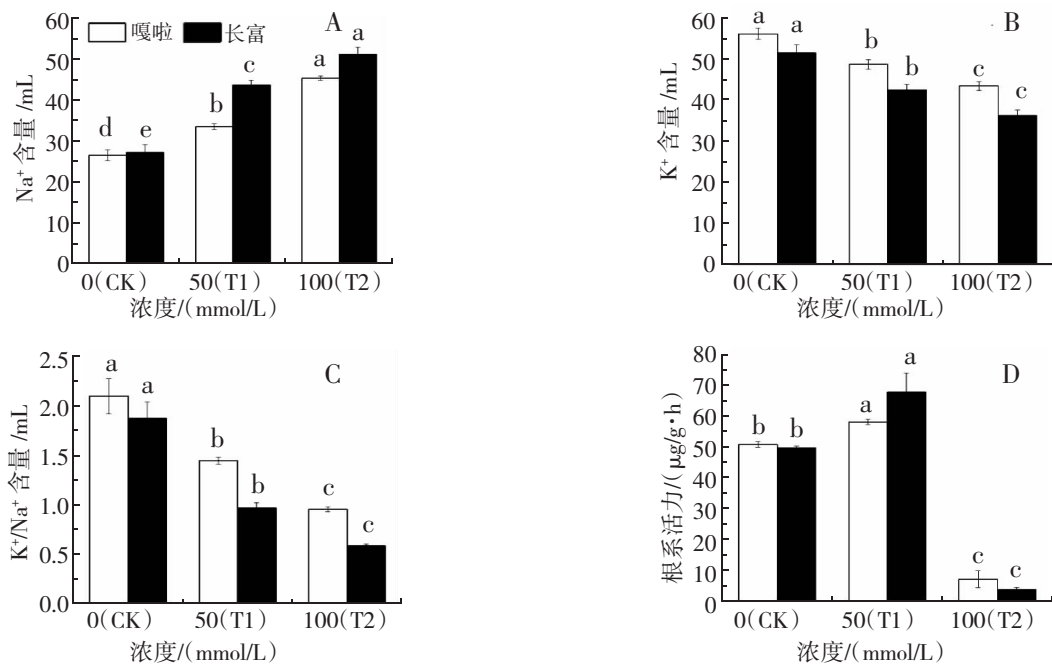


图3 盐碱胁迫对2个品种试管苗叶片中  $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$  含量及根系活力变化的影响

理浓度的增加, 2 种试管苗的 POD、CAT 和 嘎啦 APX 活性均呈先升后降趋势, 而 SOD 活性变化相反。与对照相比, 嘎啦的 POD、CAT 和 APX 在浓度为 50 mmol/L 时活性最高, 而 SOD 活性最低, 且降低了 34.18%; 长富 2 号的 POD、CAT 和 SOD 活性与嘎啦的变化趋势相同, 而 APX 活性降至最小值, 且 2 试管苗各处理组间均呈显著差异 ( $P < 0.05$ )。当浓度为 100 mmol/L 时, 相比对照, 嘎啦和长富 2 号的 CAT 和 SOD 活性显著降低, POD 基本不变, APX 上升缓慢, 除嘎啦的 POD 与对照无显著差异外 ( $P > 0.05$ ), 其余均呈显著差异 ( $P < 0.05$ )。T1 处理下, 嘎啦的 APX 活性显著高于长富 2 号, 而 POD 活性在 T2 处理下差异不显著, 且 SOD 活性在 T1、T2 处理下, 2 品种试管苗变化幅基本相同, 均低于对照。

### 2.5 盐碱胁迫对叶绿素含量的影响

如图 5(A)所示, 随着处理浓度的增加, 嘎啦叶绿素含量呈上升趋势, 长富 2 号则无

显著变化; 图(B)和图(C)变化趋势一致, 呈现先升后降。与对照相比, 嘎啦的叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素 a+b 在浓度为 50 mmol/L 时均呈上升趋势, 而叶绿素 a/b 则相反, 且各处理间差异显著 ( $P < 0.05$ ); 长富 2 号无显著差异 ( $P > 0.05$ )。当浓度为 100 mmol/L 时, 2 个品种试管苗的叶绿素 a、叶绿素 a/b 变化大, 而叶绿素 b、叶绿素 a+b 开始下降, T2 处理下, 嘎啦和长富 2 号的叶绿素 a 含量较对照差异不显著, 而两者的叶绿素 b 含量在 T2 处理下差异显著, 且长富 2 号比嘎啦下降速率快。说明较高浓度盐碱可以降低叶绿素 b 的含量, 从而抑制了苹果试管苗的生长。

### 3 结论与讨论

植株生长量是代谢过程在形态上的综合表现, 生长不但决定于植物的光合能力, 还决定于生理代谢产生的反馈调节作用<sup>[19-22]</sup>。本试验中, 随着盐碱浓度的增加, 植株在 50 mmol/L 时生长最好, 而当浓度继续升高,

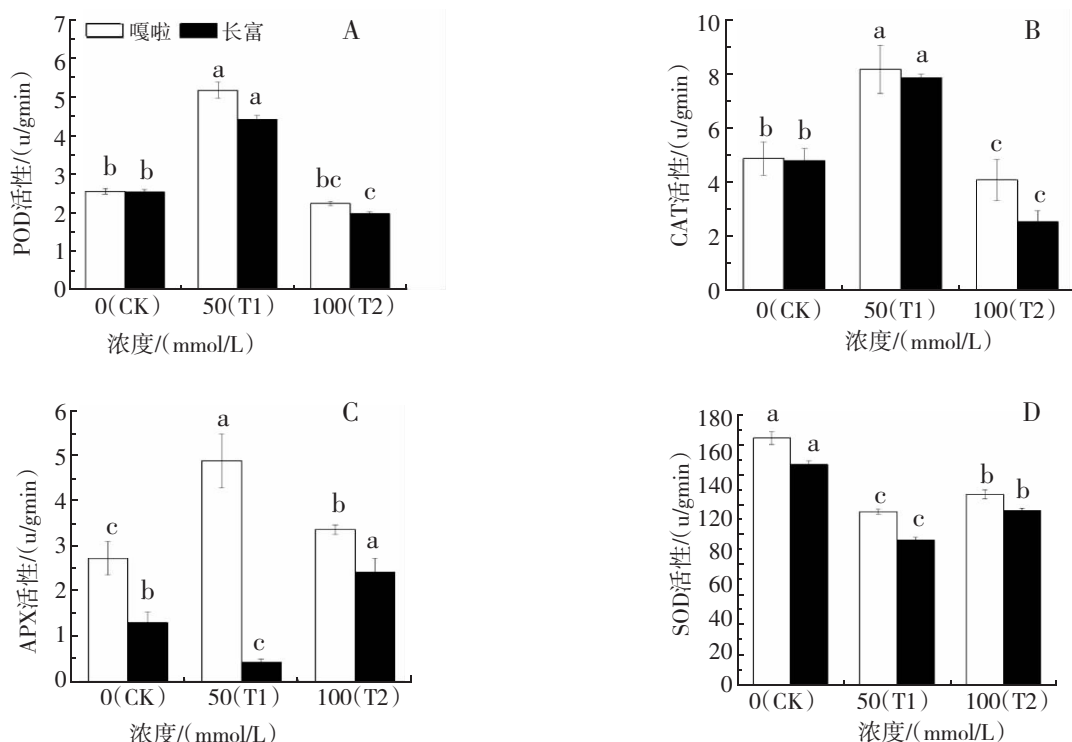


图 4 盐碱胁迫对 2 个品种试管苗叶片抗氧化酶活性的影响

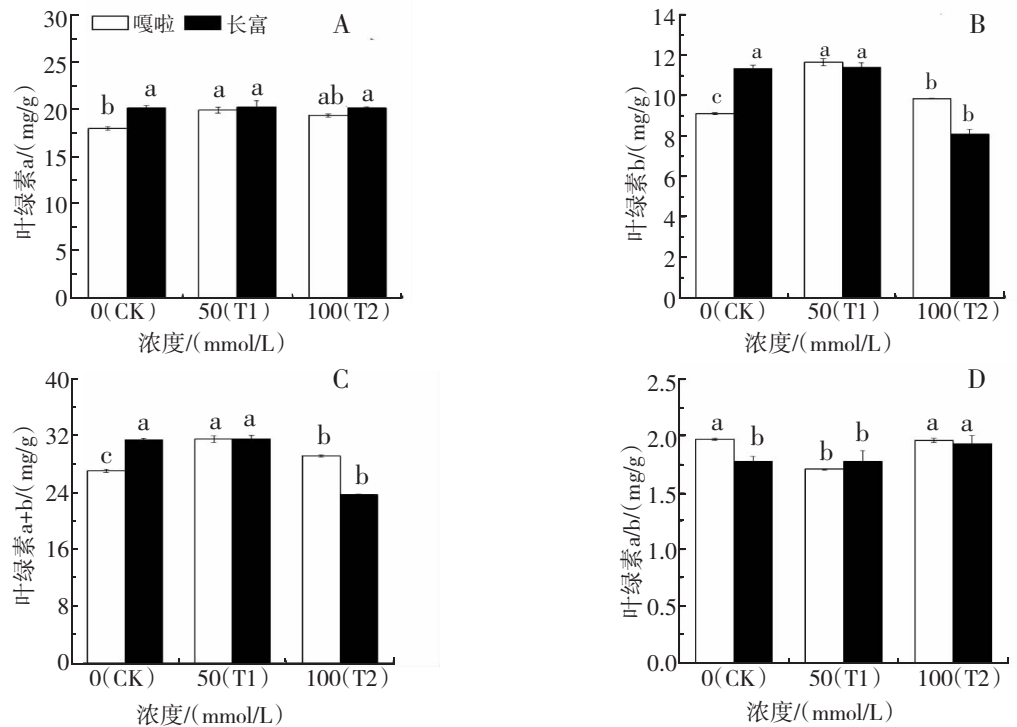


图 5 盐碱胁迫对 2 种试管苗叶绿素含量的影响

生长量开始下降,说明低浓度的盐碱可以促进植物生长,高浓度则抑制生长。根系作为植物对盐碱胁迫最敏感的器官之一,其活力可以反映植株整体生长状况。盐碱浓度为 50 mmol/L 时,植株的根系活力较高,这说明植株对盐碱胁迫具有一定的适应能力,且随着盐浓度的增加,根系活力降低;当浓度达到 200 mmol/L 时,植株死亡,这可能是盐碱环境下植物积累了过量的  $\text{Na}^+$ ,破坏了细胞内的  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  离子比例平衡,形成了离子毒害,还增加了高 pH 胁迫,严重影响植物根部的结构和功能,从而导致根系细胞失去正常的生理功能。长富 2 号和嘎啦相比,前者随盐碱浓度的增加根系活力变化更显著,说明嘎啦比长富 2 号更耐盐碱环境。

叶绿素是一种重要的光合色素,其含量的高低是衡量植物耐盐碱性的一个重要指标<sup>[23-25]</sup>。本试验中,随着混合盐碱胁迫浓度的增加,叶绿素 a+b、叶绿素 b 含量先上升后下降,叶绿素 a/b 先下降后上升,这可能是低浓度盐碱胁迫使细胞积累脯氨酸从而

有利于叶绿素的合成<sup>[26-27]</sup>,当盐碱浓度升高,植物体的叶绿素 b 含量显著下降,说明不同色素对盐碱胁迫的敏感性存在差异,叶绿素 b 对胁迫的反应更为敏感。

盐碱胁迫下,  $\text{Na}^+$  的大量积累促使细胞膜系统遭受损伤,而  $\text{K}^+$  作为一种重要的无机溶质,可以降低植物细胞渗透势,且能维持水分平衡<sup>[28]</sup>。植物细胞通过对  $\text{Na}^+$  的限制,有选择性地吸收  $\text{K}^+$  来维持组织细胞的高  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  值,来保证植株的正常生理活动<sup>[29-32]</sup>。本试验中,盐碱胁迫后,长富 2 号叶片中的  $\text{Na}^+$  含量高于嘎啦,说明长富 2 号的叶片吸收了较多的  $\text{Na}^+$ 。同时,长富 2 号的  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  下降速率较嘎啦显著,进一步说明长富 2 号对盐碱胁迫更敏感。嘎啦与长富 2 号对盐碱胁迫的反映表现出相同的响应,50 mmol/L 处理下,两者均与未胁迫处理无显著差异,说明低浓度的盐碱对植株造成的伤害较小,当浓度继续升高时脯氨酸含量显著增加,且长富 2 号高于嘎啦,进一步说明嘎啦耐盐碱能力强于长富 2 号。

植物细胞膜透性通常用电导率大小来表示。植物受到盐碱等不良环境胁迫时,其细胞膜的结构和功能很容易受到迫害,使细胞膜的通透性增大,细胞内含物大量外渗,导致外渗液的电导率增大。电导率越大,细胞质膜受伤害的程度越深<sup>[33-35]</sup>。本试验中,随着盐碱浓度的增加,细胞膜透性逐渐增大,当浓度增加到 200 mmol/L 时植株已经死亡,说明盐碱胁迫会对植株产生严重伤害,且浓度越高伤害越严重。本试验中,嘎啦和长富 2 号幼苗叶片的保护酶在受到盐碱胁迫后都表现出积极的响应,POD、CAT、APX 活性先上升后下降,这与前人研究一致。盐碱胁迫下,植株膜脂过氧化程度加深,导致细胞膜受到伤害,从而抗氧化酶活性被抑制。2 个品种的 SOD 活性先下降后上升,这可能是低浓度的盐碱使植株受到一定的刺激,但没有造成较大的伤害,所以活性氧不会累积,而高浓度的盐碱则对植株产生胁迫,导致大量的活性氧生成,从而 SOD 增加。这种现象也可能是不同种质在抗性生理作用中起主要作用的保护酶不同。

综上所述,嘎啦在盐碱胁迫下能积极调动抗氧化酶系统,脯氨酸和 Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup>,缓解胁迫造成的伤害,增加植物的抗逆性,是较为理想的耐盐碱苹果品种。

#### 参考文献:

- [1] 王 锴. 盐胁迫下苹果属 2 种植物愈伤组织和组培苗的生长发育以及耐盐机理研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2013: 23-25.
- [2] 李子英, 丛日春, 杨庆山, 等. 盐碱胁迫对柳树幼苗生长和渗透调节物质含量的影响[J]. 生态学报, 2017, 37(24): 8511-8517.
- [3] WANG W X, VINOCUR B, ALTMAN A. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: Towards genetic engineering for stress tolerance[J]. *Planta*, 2003, 218(1): 1-14.
- [4] 周广文. 西北地区果树生态适应性评价与区域布局优化调整研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2006.
- [5] 孟 鹏, 李玉灵, 张柏习. 盐碱胁迫下沙地彰武松和樟子松苗木生理特性[J]. *应用生态学报*, 2013, 24(2): 359-365.
- [6] WANG J C, YAO L R, LI B C, et al. Comparative proteomic analysis of cultured suspension cells of the halophyte *Halogeton glomeratus* by iTRAQ provides insights into response mechanisms to salt stress[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7(30): 1-12.
- [7] PARIDA A K, DAS A B. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2005, 60(3): 324-349.
- [8] 刘奕嫩, 于 洋, 方 军. 盐碱胁迫及植物耐盐碱分子机制研究[J]. *土壤与作物*, 2018, 7(2): 201-211.
- [9] MUNNS R. Comparative physiology of salt and water stress[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2002, 25(2): 239-250.
- [10] 刘晓静, 张晓磊, 齐敏兴, 等. 混合盐碱对紫花苜蓿种子萌发及幼苗期叶绿素荧光特性的影响[J]. *草地学报*, 2013, 21(3): 501-507.
- [11] 何 磊, 陆兆华, 管 博, 等. 盐碱胁迫对 2 种高粱种子萌发及幼苗生长的影响[J]. *西北植物学报*, 2012, 32(2): 362-369.
- [12] 李雅男, 袁素霞, 徐雷锋, 等. 百合在 NaHCO<sub>3</sub> 胁迫下的生理响应机制[J]. *园艺学报*, 2016, 43(6): 1126-1140.
- [13] GONG B, WEN D, Vanden Langenberg K, et al. Comparative effects of NaCl and NaHCO<sub>3</sub> stress on photosynthetic parameters, nutrient metabolism, and the antioxidant system in tomato leaves [J]. *Scientia Horticulturae*, 2013, 157: 1-12.
- [14] 杜中军, 翟 衡, 李 健, 等. 盐胁迫对苹果砧木的膜伤害[J]. *山东农业大学学报(自然科学版)*, 2001(4): 532-534.
- [15] 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.
- [16] N YAMAUCHI, Y FUNAMOTO, M SHIGYO. Peroxidase-mediated chlorophyll degradation in horticultural crops[J]. *Phytochemistry Reviews*, 2004, 3(1-2): 221-228.
- [17] K ASADA. Ascorbate peroxidase—a hydrogen peroxide-scavenging enzyme in plants[J]. *Physiologia Plantarum*, 2010, 85(2): 235-241.
- [18] MEHTA S K, GAUR JP. Heavy-metal-induced proline accumulation and its role in ameliorating metal toxicity in *Chlorella vulgaris* [J]. *New Phytologist*, 1999, 143(2): 253-259.
- [19] 尹蓉. 苹果属植物幼苗对盐胁迫的耐性评价及生理响应[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2010: 28-29.
- [20] PARIHAR P, SIBGH S, SINGH R, et al. Effect of salinity stress on plants and its tolerance strategies: a review[J]. *Environ. Sci. Pollut. Res.*, 2015, 22(6): 4056-4075.
- [21] 李晓梅, 李爱卿, 赵晓东, 等. 氯化钠胁迫对菊芋幼苗生长和叶片抗氧化酶活性的影响[J]. *浙江农业科学*, 2017, 58(12): 206-209.
- [22] GONG B, WEN D, VANDEN LANGENBERG K, et al. Comparative effects of NaCl and NaHCO<sub>3</sub> stress on photosynthetic parameters, nutrient metabolism, and the antioxidant system in tomato leaves[J]. *Scientia Horticulturae*, 2013, 157: 1-12.
- [23] 杨少辉, 季静, 王罡, 等. 盐胁迫对植物影响的研究进展[J]. *分子植物育种*, 2006(S1): 139-142.
- [24] 刘爱荣, 张远兵, 方园园, 等. 盐胁迫对金盏菊生长、抗氧化能力和盐胁迫蛋白的影响[J]. *草业学报*, 2011(6): 52-59.
- [25] 李辛, 赵文智. 荒漠区植物雾冰藜光合特性对混合盐碱胁迫的响应[J]. *生态学报*, 2018, 38(4): 1183-1193.
- [26] 赵可夫. 植物抗盐生理[M]. 北京: 中国科学技术出版社, 1993: 24-27, 230-231.
- [27] CARTER D R, CHEESEMAN J M. The effect of external NaCl on thylakoid stacking in lettuce plants[J]. *Plant Cell Environ*, 1993, 16: 215-223.
- ZHANG J Y, WU F Z. Effects of salt stress on chlorophyll content and chloroplast ultrastructure of different salt tolerant cucumber varieties[J]. *China Vegetables*, 2009(10): 13-16.
- [28] ASHRAF M, RAHMATULLAH A R, BHATTI A S, et al. Amelioration of salt stress in sugarcane (*Saccharum officinarum* L.) by supplying potassium and silicon in hydroponics[J]. *Pedosphere*, 2010, 20(2): 153-162.
- [29] 杨洪兵. 苹果属植物抗盐机理的研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2004: 48-50.
- [30] 邱国金, 胡卫霞, 孙其松, 等. 盐胁迫对紫薇 3 个新品种的生长与生理特性的影响[J]. *西部林业科学*, 2017, 46(4): 50-55.
- [31] PL SOUTHWICK, LA EMST, EW TAURIELLO, et al. Cyanine dye labeling reagents—carboxymethylindocyanine succinimidyl esters[J]. *Cytometry Part A*, 2010, 11(3): 418-430.
- [32] BRANQUINHO C, BROWN D H, CATARINO F. The cellular location of Cu in lichens and its effects on membrane integrity and chlorophyll fluorescence[J]. *Environ Exp Bot*, 1997, 38: 165-179.
- [33] 霍艳林, 关正君. 樱桃番茄组培苗对盐胁迫的生理反应[J]. *江苏农业科学*, 2013(1): 160-162.
- [34] BANDEOGLU E, EYIDOAN F, YUCEL M, et al. Antioxidant responses of shoots and roots of lentil to NaCl-salinity stress[J]. *Plant Growth Regulation*, 2004, 42: 69-77.
- [35] 张志晓, 曾丽蓉, 赵嘉菱, 等. 五种苹果砧木的生长及生理特性对盐胁迫的响应[J]. *北方园艺*, 2017(3): 19-25.

(本文责编: 陈珩)