

盐胁迫对柳树无性系 SH31 离子含量及光合作用的影响

王 宁¹, 周晓星², 刘俊祥¹, 巨关升¹, 韩 蕾^{1*}, 孙振元¹

(1. 中国林业科学研究院林业研究所, 北京 100091; 2. 中国林业科学研究院办公室, 北京 100091)

摘要:以柳树无性系 SH31 为试材,研究了 NaCl 溶液半抑制浓度胁迫下根、茎、叶中 Na⁺、K⁺、Ca²⁺ 的分布规律及叶片光合特性的变化。结果表明:在 NaCl 溶液半抑制浓度(0.6%)下,SH31 耐盐性较强;在 0.6% NaCl 溶液胁迫下,根部在前 16 d 积累大量 Na⁺ 并拦截部分 Na⁺ 向地上部运输;盐胁迫降低了根、茎部对 K⁺ 的吸收,而叶部却保持较高的 K⁺ 含量来维持离子平衡;Ca²⁺ 含量在根、茎、叶中与对照的相当。在 NaCl 溶液半抑制浓度盐胁迫下,SH31 的净光合速率前 7 d 降低之后保持稳定,而气孔导度、蒸腾速率、胞间 CO₂ 先降后升,表明前 7 d 的蒸腾速率下降的主要原因在于气孔限制。SH31 根部对 Na⁺ 选择性吸收并维持 K⁺、Ca²⁺ 的高含量及维持较高光合作用是其重要的耐盐机制。

关键词:柳树;盐胁迫;离子分布;光合参数

中图分类号:S718.43

文献标识码:A

Effect of Salt Stress on Ion Contents and Photosynthesis in Willow Clones SH31

WANG Ning¹, ZHOU Xiao-xing², LIU Jun-xiang¹, JU Guan-sheng¹, HAN Lei¹, SUN Zhen-yuan¹

(1. Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China;

2. Administrative Office, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China)

Abstract: Taking willow clones SH31 as trial material, the distribution and changes of photosynthetic characteristics of Na⁺, K⁺, Ca²⁺ in roots, stems and leaves were studied in the condition of hemi-inhibitory sodium chloride solution. The results are as follows: under the stress of 0.6% sodium chloride solution, willow clones SH31 appeared strong salt tolerance. In the condition of hemi-inhibitory sodium chloride solution, concentration of Na⁺ increased in roots during the first 16 days and part of Na⁺ was intercepted to transport to the leaves. In the condition of hemi-inhibitory sodium chloride solution, the content of K⁺ decreased in roots and stems, however it increased in leaves. It can still maintain high level K⁺ in leaves. There was no significant difference of content of Ca²⁺ in roots, stems and leaves between treatment and control. In this condition, the net photosynthetic rate of SH31 reduced during the first 7 days and then remained stable. The transpiration rate and stomatal conductance decreased during the first 7 days and then increased. However, there was no significant difference of the concentration of CO₂ between treatment and control. The root selective absorption of Na⁺ and maintaining large amount of K⁺, Ca²⁺ and high level of photosynthesis should be the important mechanism of salt tolerance in SH31.

Key words: willow; NaCl stress; Ion distribution; photosynthetic parameter

收稿日期: 2015-02-25

项目基金: 林业公益性行业科研专项经费项目(201304115)

作者简介: 王 宁, 硕士研究生. 主要研究方向: 园林植物逆境生理. E-mail: 819572106@qq.com

* 通讯作者: 研究员, 博士生导师. 主要研究方向: 观赏植物发育生理与分子生物学. E-mail: hdd@caf.ac.cn

土壤盐渍化是制约全球农林业发展的严峻问题。全球范围内,近23亿 hm^2 灌溉土地的1/3受到盐胁迫;而我国经济发达地区和人口稠密区有大面积的盐碱土地,严重制约着植物的生长^[1]。因此,研究植物的耐盐机制,利用生物手段引种、栽培、选育新的耐盐植物,并研究其对盐渍化土壤进行改良,已成为当今研究的热点^[2]。柳树为杨柳科柳属(*Salix*)植物,其树干高大通直,生长快,寿命长,材质优,抗性强,既是重要的园林绿化植物,也是用材林和农田防护林的常用树种^[3]。近年从逆境生理、生化等方面对柳树的耐盐机制有一定研究,但对盐离子在柳树体内的离子分布研究却很少。柳树无性系SH31是从山东种苗站选出的优良无性系,具有生物量大、抗病虫害及抗Cd胁迫能力强等特点,但对其耐盐性还不了解。盐胁迫对植物的伤害主要为渗透胁迫和离子毒害,而植物体内的离子失衡影响光合作用等一系列生命过程^[4]。本试验通过测定NaCl半抑制浓度胁迫下柳树无性系SH31各器官的盐离子含量和光合作用指标,以探明其耐盐性及盐胁迫下盐离子的分布规律和光合能力强弱,为柳树抗逆性生态生理指标体系提供理论依据,同时为柳树良种选育提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料及设计

柳树无性系SH31插穗由山东省种苗站提供,试验在中国林业科学研究院科研温室进行。选取柳树无性系SH31当年生枝条(基部直径为 (1.2 ± 0.3) cm),取其近基部1/3长度部分剪成8 cm长插穗,在营养钵(直径 \times 高=10 cm \times 20 cm,下衬托盘)中扦插,基质为河沙。各插穗在温室中进行正常养护管理,每3 d浇1次1/2Hoagland营养液(pH =

6.0),量以从营养钵底部溢出为准。培养45 d后,进行0.00、0.25、0.50、0.75、1.00% NaCl溶液胁迫处理,各处理液用1/2Hoagland营养液配制;处理7 d后,对叶片光合作用、扦插苗新生枝条基部直径、长度等指标进行测定,据谭莘^[5]的方法筛选出半抑制浓度。用半抑制浓度处理扦插苗,在处理0、7、14、21、28 d分别测定叶片光合作用,在处理0、8、16、24、32 d分别测定各器官(根、茎、叶)的离子含量。试验采用完全随机设计,6次重复。

1.2 指标测定方法

1.2.1 光合指标测定 采用Li-6400便携式光合仪(LI-COR,美国)测定叶片光合指标。在各处理时间内,每天14:00—15:00,取第14~16片完全展开叶,测定叶片的蒸腾速率(Tr)、净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)。

1.2.2 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 含量的测定 随机抽取6株扦插苗,将根、茎、叶分别混匀,105 $^{\circ}\text{C}$ 下杀青15 min,75 $^{\circ}\text{C}$ 下烘干至恒质量,各称取0.5 g。在500 $^{\circ}\text{C}$ 灰化炉中,根、茎、叶分别灰化40、30、30 min,之后消煮30 min。参照王宝山等^[6]用火焰原子分光光度计测定 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 含量。

1.3 数据分析

采用Excel 2007软件制作图、表及SPSS 18.0统计软件进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 半抑制浓度筛选

根据谭莘^[5]的方法将表1中不同指标代入公式 $\lg\text{LD}_{50} = \sum 1/2(X_i + X_{i+1})(P_{i+1} - P_i)$,得出NaCl溶液对柳树无性系SH31的半抑制浓度为0.6%。公式中: X_i 为处理浓度, P_i 为指标数。

表1 不同浓度NaCl溶液对SH31半抑制浓度指标的影响

NaCl浓度/ %	净光合速率/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	气孔导度/ ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	胞间 CO_2 浓度/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	蒸腾速率/ ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$)	相对生长量/ %
0.00	12.9 \pm 0.62a	0.13 \pm 0.006a	197.4 \pm 5.42a	4.6 \pm 0.20a	18.97 \pm 0.65a
0.25	7.9 \pm 0.87b	0.09 \pm 0.005b	182.7 \pm 7.21b	3.8 \pm 0.12b	11.84 \pm 0.77b
0.50	5.5 \pm 0.73c	0.07 \pm 0.001c	174.9 \pm 2.83b	2.3 \pm 0.03c	7.90 \pm 0.83c
0.75	4.5 \pm 0.24c	0.03 \pm 0.002d	166.4 \pm 3.33c	1.8 \pm 0.07d	6.70 \pm 0.33c
1.00	1.3 \pm 0.22d	0.02 \pm 0.004e	163.1 \pm 2.47c	1.3 \pm 0.04e	2.20 \pm 0.24d

注:同列不同字母表示处理间存在显著差异($P < 0.05$),下同。

2.2 NaCl半抑制浓度胁迫对SH31不同器官中离子含量的影响

2.2.1 对SH31不同器官中 Na^+ 含量的影响

由表2可知:在NaCl半抑制浓度胁迫下,SH31各营养器官中的 Na^+ 含量显著增加。在营养器官中,根中的 Na^+ 含量最高,其次是叶,茎中的相对较低。处理前

8 d,根、茎中的 Na^+ 含量上升较快,之后缓慢上升;处理 24 d 后,叶中的 Na^+ 含量明显增加,是对照的

11.90 倍;处理 32 d 时,根中的 Na^+ 含量分别是茎和叶中 Na^+ 含量的 3.97、2.28 倍。

表 2 NaCl 半抑制浓度胁迫对 SH31 不同部位 Na^+ 含量的影响

$\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$

处理时间/ d	根		茎		叶	
	CK	NaCl	CK	NaCl	CK	NaCl
0	6.32 ± 0.97a	6.32 ± 0.97a	0.88 ± 0.07a	0.88 ± 0.07a	0.82 ± 0.01a	0.81 ± 0.02a
8	7.63 ± 1.67a	17.74 ± 1.52b	0.89 ± 0.07a	3.14 ± 0.50b	0.83 ± 0.04a	2.62 ± 0.64ab
16	7.25 ± 0.59a	20.11 ± 5.28b	0.74 ± 0.09a	4.43 ± 0.91c	0.79 ± 0.11a	4.54 ± 0.55b
24	8.85 ± 0.03a	23.24 ± 2.82b	0.78 ± 0.02a	5.52 ± 0.13cd	0.84 ± 0.03a	10.0 ± 1.70c
32	7.96 ± 0.37a	23.32 ± 0.98b	0.89 ± 0.00a	5.88 ± 1.00d	0.93 ± 0.06a	10.22 ± 1.93c

2.2.2 对 SH31 不同器官中 K^+ 含量的影响 由表 3 可看出:随着处理时间的延长, K^+ 在根、茎中的含量先升后降,在叶中含量上升,32 d 时根、茎分别下降了 0.29、0.24 倍,叶上升了 1.39 倍。处理前 K^+

在 SH31 内各器官的浓度分布为根最高,其次为叶,最后为茎;处理后叶最高,根、茎次之。 K^+ 含量随胁迫时间的延长与对照均差异显著。

表 3 NaCl 半抑制浓度胁迫对 SH31 不同部位 K^+ 含量的影响

$\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$

处理时间/ d	根		茎		叶	
	CK	NaCl	CK	NaCl	CK	NaCl
0	15.41 ± 2.47a	15.41 ± 2.79bc	13.34 ± 1.46a	13.34 ± 1.46ab	13.58 ± 0.92a	13.58 ± 0.92d
8	18.14 ± 1.98a	12.72 ± 3.05c	11.55 ± 0.45a	10.71 ± 0.89b	14.70 ± 2.18a	17.57 ± 1.26c
16	14.81 ± 0.81a	13.43 ± 1.32ab	12.51 ± 0.97a	10.53 ± 0.60a	15.66 ± 1.37a	19.11 ± 0.84bc
24	15.42 ± 3.01a	11.72 ± 0.41a	12.47 ± 1.01a	8.62 ± 0.36a	14.82 ± 2.31a	19.62 ± 1.51a
32	15.66 ± 2.21a	11.55 ± 1.62a	11.88 ± 0.17a	8.95 ± 0.40a	11.64 ± 0.71a	16.23 ± 0.54ab

2.2.3 对 SH31 不同器官中 Ca^{2+} 含量的影响 表 4 表明: Ca^{2+} 在柳树无性系 SH31 各器官中的浓度分布为叶最高,其次为根,茎最小。随处理时间的延

长,根、茎、叶中 Ca^{2+} 含量均比对照降低。处理 8 d 时,根中 Ca^{2+} 含量与 16 d 时差异显著。

表 4 NaCl 半抑制浓度胁迫对 SH31 不同部位 Ca^{2+} 含量的影响

$\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$

处理时间/ d	根		茎		叶	
	CK	NaCl	CK	NaCl	CK	NaCl
0	10.12 ± 1.26a	10.12 ± 1.26c	1.98 ± 0.33a	1.98 ± 0.33a	12.25 ± 0.78a	12.25 ± 0.78a
8	10.11 ± 2.38a	8.89 ± 1.47bc	1.49 ± 0.13a	4.13 ± 0.42b	13.57 ± 2.55a	13.51 ± 0.90ab
16	8.64 ± 1.48a	6.98 ± 0.71a	4.35 ± 0.54b	4.63 ± 0.30bc	15.78 ± 0.61a	14.83 ± 0.60b
24	9.82 ± 1.32a	7.44 ± 1.39ab	4.24 ± 0.46b	4.52 ± 0.40bc	15.46 ± 1.58a	14.92 ± 1.80b
32	10.74 ± 1.70a	6.72 ± 1.06a	4.82 ± 0.30b	5.24 ± 0.76c	14.13 ± 0.59a	13.11 ± 1.34a

2.2.4 对 SH31 不同器官中 K^+/Na^+ 的比值的影响 Na^+ 外排运输是植物应对盐胁迫的重要机制^[7]。盐胁迫下, K^+/Na^+ 比值是重要的离子平衡指标。表 5 显示:随着处理时间的延长,各营养器官中 K^+/Na^+ 比值均下降,其中,叶片的 K^+/Na^+ 降幅最大,其

次为茎,降幅最小的为根,且 K^+/Na^+ 在根、茎、叶中的降幅与对照均差异显著。处理 8 d 后,对照根、茎、叶中 K^+/Na^+ 比值分别为处理的 3.38、4.13、2.45 倍,处理 32 d 后为 4.78、7.5、10.4 倍。

表 5 NaCl 半抑制浓度胁迫对 SH31 不同部位 K^+/Na^+ 的影响

$\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$

处理时间/ d	根		茎		叶	
	CK	NaCl	CK	NaCl	CK	NaCl
0	2.44 ± 0.06 a	2.44 ± 0.06a	15.15 ± 3.01a	15.15 ± 3.01a	16.56 ± 2.19a	16.56 ± 2.19a
8	2.37 ± 0.09 a	0.71 ± 0.04b	12.97 ± 0.91a	3.67 ± 2.92b	17.71 ± 0.86a	6.75 ± 0.44b
16	2.04 ± 0.09 a	0.67 ± 0.05b	17.87 ± 3.25a	2.84 ± 0.36b	19.82 ± 3.07a	4.24 ± 0.32c
24	1.74 ± 0.14 a	0.51 ± 0.06b	15.99 ± 3.03a	2.26 ± 0.06b	17.64 ± 2.17a	1.92 ± 0.24c
32	1.96 ± 0.20 a	0.50 ± 0.02b	13.34 ± 3.44a	2.02 ± 0.20b	12.51 ± 1.12a	1.59 ± 0.09c

2.3 NaCl 半抑制浓度胁迫对 SH31 光合参数的影响

2.3.1 对 SH31 蒸腾速率 (T_r) 的影响 图 1 表明: NaCl 半抑制浓度胁迫下, 各处理的 T_r 均低于对照, 且差异显著; 处理第 14 天时, T_r 降至最低, 为对照的 0.44 倍, 28 d 时回升为对照的 0.55 倍。说明盐胁迫前 14 d 对 SH31 的 T_r 影响较明显, 而处理 14 d 后有所恢复。

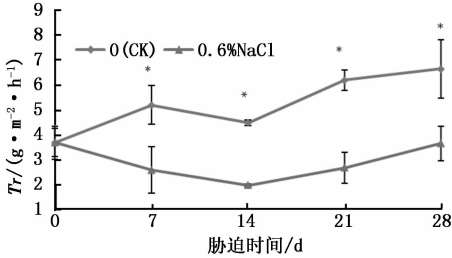


图 1 NaCl 半抑制浓度胁迫对 SH31 叶片蒸腾速率 (T_r) 的影响

2.3.2 对 SH31 净光合速率 (P_n) 的影响 P_n 反映了单位面积的同化能力, 可作为盐胁迫下鉴定植物抗盐性的生理指标^[8]。图 2 表明: NaCl 半抑制浓度胁迫下, 在处理的前 7 d P_n 下降最明显, 为对照的 0.40 倍, 7 d 之后稳定在 $5.0 \sim 6.2 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 处理与对照间差异均极显著。

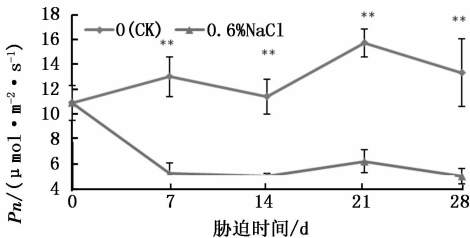


图 2 NaCl 半抑制浓度胁迫对 SH31 叶片净光合速率 (P_n) 的影响

2.3.3 对 SH31 气孔导度 (G_s) 的影响 图 3 表明: NaCl 半抑制浓度胁迫下, 处理的 G_s 均低于对照, 并随胁迫时间的延长波动, 在处理的第 7 天时降到最低, 为 $0.04 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 之后回升, 第 14、21 天时的 G_s 分别为 0.10 、 $0.12 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 第 28 天时又降至 $0.078 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。处理与对照间均差异显著, 而 14 d 与对照的差异最大, 为对照的 0.33 倍。

2.3.4 对 SH31 胞间 CO_2 浓度 (C_i) 的影响 图 4 表明: 处理与对照的 C_i 变化趋势均为先升后降, 14 d 时达到最高, 对照与处理的 C_i 分别为 294 、 $281 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。处理 21、28 d 时, 处理的 C_i 均高于对

照, 但差异不显著。

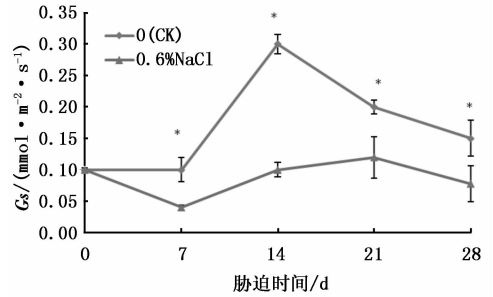


图 3 NaCl 半抑制浓度胁迫对 SH31 叶片气孔导度 (G_s) 的影响

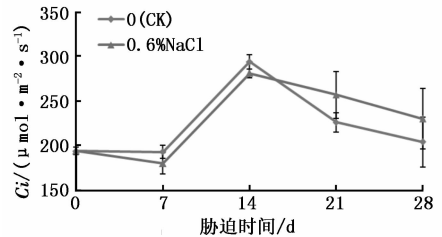


图 4 NaCl 半抑制浓度胁迫对 SH31 叶片胞间 CO_2 浓度 (C_i) 的影响

3 结论与讨论

植物耐盐机制包含二个重要方面: 一方面为植物不同组织对离子的吸收及区隔化; 另一方面植物忍耐高盐胁迫的重要机制为盐离子在植物体内的有效分布和积累^[9]。本研究中, 盐胁迫前 8 d 时, Na^+ 主要积累在根部, 而地上部含量较少, 8 d 后, 根中 Na^+ 含量逐渐保持稳定, 此时地上部的 Na^+ 含量明显升高, 说明 SH31 在胁迫初期主要由根部吸收盐离子, 当根部 Na^+ 积累到一定阈值后转移到地上部, 这与盐胁迫下棉花^[10] 的研究结果一致。有研究表明, 茎在植物体内是输导器官, 其中的代谢活动较少, 茎中积累大量离子可缓解对植物的伤害^[11]。SH31 茎中积累了较多的 Na^+ , 在一定程度上减轻了 Na^+ 对叶片的伤害, 这与油葵^[12]、蓖麻^[13] 等的研究结果一致。

大量 Na^+ 在植物体内积累会导致离子失衡, 因此, 调节其他离子的吸收和分布来重建体内离子稳态是植物的一种重要耐盐方式^[10]。在小麦研究中发现, 盐胁迫下盐敏感型小麦中 K^+ 低于耐盐型小麦, 说明耐盐性越强 K^+ 含量越高^[14]。本研究中, SH31 根、茎中 K^+ 含量下降, 而叶中 K^+ 含量升高, 在一定程度上平衡了叶中 Na^+ 的过量吸收。另外, 植物受到盐胁

胁迫后离子平衡被打破,会发生 K^+ 亏缺, Na^+ 含量升高, K^+/Na^+ 比失衡^[15], 而保持较高的 K^+/Na^+ 与植物的耐盐性水平显著正相关^[16]。本研究中,随盐胁迫时间的延长,叶片中 K^+/Na^+ 比值降低幅度最大,根中降幅最小,后期比值不再变化。说明根系对离子的选择性吸收较强,盐胁迫下根系维持 K^+/Na^+ 平衡的能力较强是其耐盐性强的原因之一。

Ca^{2+} 作为信号分子参与植物对盐胁迫的响应。盐胁迫下, Na^+ 的升高会导致 Ca^{2+} 下降, Ca^{2+} 整体的降低或结合到膜上的 Ca^{2+} 浓度的减少可能是 Na^+ 对光合作用起负面效应的原因之一^[17]。对罗布麻的研究发现,盐胁迫下, Ca^{2+} 在体内变化不大, Ca^{2+} 在不同植物中的代谢情况不同可能是植物耐盐存在差异的原因^[18]。本研究结果表明:NaCl 半抑制浓度胁迫下,SH31 根、茎、叶中 Ca^{2+} 含量稍微降低,各功能器官能维持较高的 Ca^{2+} 平衡,可能是 SH31 耐盐的方式之一。

盐胁迫引起渗透胁迫及气孔导度降低影响植物的光合速率^[19], 另一方面盐胁迫导致的 K^+ 缺乏也会导致光合速率降低^[20]; 而盐胁迫下, Na^+ 在光合器官中积累较少可维持正常的光合作用^[4]。本研究中,SH31 叶片的 P_n 、 Tr 、 G_s 、 C_i 均随盐胁迫时间的延长而降低,前 7 d 对 P_n 影响最大,之后 P_n 保持稳定,这可能是由于植物体内 Na^+ 、 K^+ 平衡能力不足而引起 P_n 的下降。胁迫前 14 d,SH31 叶片的 C_i 与对照差异不显著,此时 P_n 下降的主要原因在于气孔限制;21 d 后, C_i 随时间的延长而逐渐高于对照,说明盐胁迫后期非气孔因素是限制光合作用的重要因素,这与盐胁迫下对构树的研究结论一致^[21]。

大部分植物在土壤含盐量 0.3% 时便受到伤害,大于 0.5% 时就不能生长^[22]。本研究表明,SH31 具较强的耐盐性,其半抑制浓度达 0.6%,且根、茎、叶中 Na^+ 含量显著增加,说明植物体本身可以吸收、积累一定量的盐。因此,柳树无性系 SH31 在生物治理盐碱地方面具有一定的应用前景。

参考文献:

[1] 吴雪霞一,朱为民,朱月林,等. 外源一氧化氮对 NaCl 胁迫下蕃茄幼苗光合特性的影响[J]. 植物营养与肥料,2007,13(6): 1105-1109.

[2] 翁森江,李维炯,刘玉新,等. 关于植物的耐盐性和抗盐性的研究[J]. 内蒙古科技与经济,2005(10):15-17.

[3] 张建锋,孙启祥,Franz Makeschin. 盐胁迫对柳树新无性系苗木生长和土壤酶活性的影响[J]. 水土保持学报,2005,19(3):125

-129.

[4] 景艳霞,袁庆华. NaCl 胁迫下苜蓿不同器官中离子分布及耐盐机制分析[J]. 中国草地学报,2013,35(3):38-42.

[5] 谭 苹. 应用 Excel 软件计算半数致死量[J]. 山西医科大学学报,2010,41(10):914-916.

[6] 王宝山,赵可夫. 小麦叶片中 Na^+ 、 K^+ 提取方法的比较[J]. 植物生理学通讯,1995,31(1):51-52.

[7] Shi H, Quintero F J, Pardo J M, et al. The Putative Plasma Membrane Na^+/H^+ Antiporter SOS1 Controls Long-distance Na^+ Transport in Plants[J]. Plant Cell,2002(14):465-477.

[8] 柯裕州,周金星,卢 楠,等. 盐胁迫对桑树幼苗光合生理及叶绿素荧光特性的影响[J]. 林业科学研究,2009,22(2):200-206.

[9] Bernstein N, Silk W K, Lauchli A. Growth and development of sorghum leaves under conditions of NaCl stress[J]. Planta,1993,191(4):433-439.

[10] 任志彬,王志刚,聂庆娟,等. 盐胁迫对锦带花幼苗生长及不同部位 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 离子质量分数的影响[J]. 东北林业大学学报,2011,39(5):24-27.

[11] Wang S P, Guo S H, Hu X H, et al. Effects of NaCl stress on K^+ , Na^+ and Cl-allocation in different organs of cucumber seedlings [J]. Chinese Journal of Ecology,2007,26(3):348-354.

[12] 杨晓翠,李文建,曲 颖,等. 盐胁迫对油葵幼苗生长及离子吸收·分布的影响[J]. 安徽农业科学,2011,39(17):10317-10320.

[13] 张 翌,姚 舸,钦 佩. 盐胁迫对蓖麻 Na^+ 、 K^+ 吸收分布和叶绿素荧光的影响[J]. 安徽农业科学,2008,36(29):12566-12570.

[14] Ayolié K, Yacoubi E H, Atmane R, et al. NaCl stress-induced growth, water and ions contents changes on in vitro selection of salt tolerant and salt sensitive callus of wheat (*Triticum durum* Desf.) [J]. International Journal of Biosciences (IJBS),2011,1(4):12-25.

[15] Hassan I A. Interactive effects of salinity and ozone pollution on photosynthesis, stomatal conductance, growth, and assimilate partitioning of wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Photosynthetica, 2004,42(1):111-116.

[16] 高媛媛,赵德刚,罗克明,等. 热诱导 FLP 重组酶删除转基因烟草外源基因[J]. 高技术通讯,2007,17(2):180-184.

[17] Mass E V, Grieve C M. Sodium-induced calcium deficiency in salt stressed corn[J]. Plant Cell Environ,1987,10:559-564.

[18] 宁建凤,郑青松,杨少海,等. 高盐胁迫对罗布麻生长及离子平衡的影响[J]. 应用生态学报,2010,21(2):325-330.

[19] 朱新广,张其德. NaCl 对光合作用影响的研究进展[J]. 植物学通报,1999,16(4):332-338.

[20] Gramer G R, Lauchli A, Polito V S. Displacement of Ca^{2+} by Na^+ from the plasmalemma of root cells[J]. Plant Physiol,1985,79:207-211.

[21] 丁 菲,杨 帆,张国武,等. NaCl 胁迫对构树幼苗叶片水势、光合作用及 Na^+ 、 K^+ 吸收和分配的影响[J]. 林业科学研究,2009,22(3):428-433.

[22] 张福锁. 植物营养生态生理学和遗传学[M]. 北京:中国科技出版社,1993.