

‘烟富六号’苹果在不同砧木上响应盐碱 胁迫的光合及生理特性

张 瑞, 贾旭梅, 朱祖雷, 张夏焱, 赵 通, 郭爱霞, 刘 兵, 高立杨, 王延秀*

(甘肃农业大学园艺学院, 甘肃兰州 730070)

摘要:【目的】以2年生垂丝海棠(*Malus halliana*)和平邑甜茶(*Malus hupehensis*)为砧木,在其上嫁接‘烟富六号’(*Malus pumila* Mill.),即‘烟富六号’/垂丝海棠(Y6+CS)、‘烟富六号’/平邑甜茶(Y6+PY),研究盐碱胁迫对这2种砧穗组合的光合及生理特性。【方法】采用盆栽梯度浇盐的方法,设置正常供水(Hoagland营养液)和混合盐碱(Hoagland营养液加100 mmol·L⁻¹NaCl+NaHCO₃)两种处理,测定盐碱胁迫下不同砧穗组合的叶绿素含量、光合特性、荧光参数及抗氧化酶活性,并对其进行相关性分析。【结果】盐碱胁迫下,随着胁迫时间的延长,两种组合的相对电导率(REC)、非调节性能量耗散量子产额Y_(NO)、非光化学猝灭系数(qN)均呈上升趋势;叶绿素含量(Chl)、净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)、光化学猝灭系数(qP)均呈下降趋势,而胞间二氧化碳浓度(C_i)、量子产额(Y_(NPQ))、超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)在Y6+CS和Y6+PY上呈不同的变化趋势。胁迫40 d时,Y6+CS的REC显著低于Y6+PY,分别比CK(对照)增加了20.77%、42.39%;Y6+CS的Chl、P_n、G_s、T_r均显著高于Y6+PY,而Y6+CS叶片的Y_(NO)显著低于Y6+PY。12个指标相关性分析结果表明,G_s、C_i、T_r、Chl、qP与P_n呈正相关,REC、POD、SOD、Y_(NPQ)、Y_(NO)、qN与P_n呈负相关。【结论】Y6+CS主要通过提高POD、SOD活性和细胞的渗透胁迫能力而增加植株的抗逆性能,从而更好地适应盐碱地,这为西北盐碱地选择适宜的苹果砧木提供理论依据。

关键词:‘烟富六号’苹果; 盐碱胁迫; 砧木; 光合特性; 叶绿素荧光; 相关性分析

中图分类号:S661.1

文献标志码:A

文章编号:1009-9980(2019)06-0718-11

Photosynthesis and physiological characteristics of ‘Yanfu 6’ apple under saline-alkali stress on different rootstocks

ZHANG Rui, JIA Xumei, ZHU Zulei, ZHANG Xiayi, ZHAO Tong, GUO Aixia, LIU Bing, GAO Liyang, WANG Yanxiu*

(College of Horticulture, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, Gansu, China)

Abstract:【Objective】Apple is the most important temperate deciduous fruit tree in the world. In the Loess Plateau area of Northwest China, apple industry has become the pillar industry and main income source. However, salination and alkalization of soil which interferes the normal growth and metabolism of plants, is increasingly serious and seriously restricting the apple industry in the northwest loess plateau. Salt-resistant apple rootstocks are commonly used to alleviate saline-alkali stress. It is important to reveal the mechanism of rootstock responding to the stress. Rootstocks affect the stress resistance, adaptability and productivity of scion varieties. In this study, photosynthesis and physiological characteristics of two year old *Malus pumila* ‘Yanfu6’ (Y6) grafted on *M. halliana* (*Malus halliana* Koehen) (CS) and *M. hupehensis* (*Malus hupehensis*) (PY), grown under saline- alkali stress were analyzed. These scion-rootstock combinations are considered suitable in central Gansu province.【Methods】Ten-leaf grafted plants grown in pots were used in the experiment and assigned to the control (Hoagland nutrient solution) and saline- alkali stress (Hoagland nutrient solution + 100 mmol·L⁻¹ NaCl + NaHCO₃)

收稿日期:2018-11-19 接受日期:2019-03-15

基金项目:甘肃省自然科学基金(2018-0405-JCC-0326)

作者简介:张瑞,女,在读硕士研究生,主要从事果树栽培生理研究。Tel:18893912674, E-mail:952617635@qq.com

*通信作者 Author for correspondence. Tel:13919489161, E-mail:wangxy@gau.edu.cn

groups. The effects of saline-alkali stress on photosynthetic pigments (chlorophyll a (Chl a) and chlorophyll b (Chl b)), photosynthetic characteristic indices (net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), transpiration rate (T_r) and intercellular CO₂ concentration(C_i)), chlorophyll fluorescence parameters (such as quantum yield $Y_{(NPQ)}$, non-regulated energy dissipation quantum yield $Y_{(NO)}$, non-photochemical quenching coefficient (qN) and photochemical quenching coefficient (qP)), and antioxidant enzymes (superoxide dismutase (SOD) and peroxidase activities (POD)), and relative conductivity (REC) were examined every twenty days from the beginning of treatment. Finally, correlations among the indices were analyzed. 【Results】The results showed that with the prolongation of salt-alkali stress, the REC, $Y_{(NO)}$ and qN of the two combinations showed an increased trend. For chlorophyll content, P_n , G_s , T_r and qP showed a decreasing trend. Whereas the change trends in C_i , $Y_{(NPQ)}$, SOD and POD were different between Y6 + CS and Y6+PY. After 40 d of stress, the REC of Y6+CS was significant lower than that of Y6 + PY, and was increased by 20.77% and 42.39%, respectively. The decrease in chlorophyll content of Y6+CS was significantly lower than that of Y6 + PY. Compared to the control, chlorophylls decreased by 23.90% and 52.20% in Y6+CS and Y6+PY, respectively. The $Y_{(NO)}$ of Y6 + CS was significant lower than that of Y6 + PY, and decreased by 32.00% and 49.18%, respectively. The C_i of Y6 + CS leaves showed a constantly decreasing trend, while that of Y6 + PY leaves decreased first and then increased. $Y_{(NPQ)}$, SOD and POD of Y6 + CS leaves showed an upward trend, while $Y_{(NPQ)}$ of Y6 + PY leaves showed a decreasing trend. With the extension of stress, SOD and POD activities first increased and then decreased. 【Conclusion】The correlation analysis of the 12 indices showed that P_n of the two combinations had a positive relation with G_s , C_i , T_r , Chl and qP, but a negative correlation with REC, POD, SOD, $Y_{(NPQ)}$, $Y_{(NO)}$ and qN. Under saline-alkali stress, the structure and function of cell membrane were destroyed, leading to increased membrane leakage, function loss of enzymes and disturbed metabolism. Damage of cell membrane in trees with strong resistance was relatively small, and the POD activity of Y6 + PY increased first and then decreased with the prolongation of saline-alkali stress. The enzyme increase helps to remove hydrogen peroxide. The decrease might be due to the increased severity of stress. Then senescence of the organs occurred with the outbreak of reactive oxygen species, which damaged the cell membrane integrity and functions. Therefore, Y6+CS had a better adaptability to saline alkali soils by increasing SOD and POD activities that protect cells from oxidative stress. The study provides reference for selecting suitable apple rootstocks in Northwest China saline-alkali soils.

Key words: ‘Yanfu 6’ apple; Saline-alkali stress; Stock; Photosynthetic characteristics; Chlorophyll fluorescence; Correlation analysis

苹果(*Malus domestica* Borkh.)是世界上栽培面积最大的温带果树,苹果在中国西北黄土高原地区已成为最主要的支柱性产业和主要经济收入^[1]。但黄土高原产区土壤多盐渍化,这已成为苹果产业发展的主要限制因子^[2]。优良的砧穗组合不仅能改善树体生长,提高果实品质,还可提高植株的抗逆性、生理代谢等^[3]。因此,选择抗性较强的砧木,可以有效缓解盐碱胁迫对其上嫁接品种带来的不利影响。

近年来,相继有不少学者研究了不同植物对盐碱胁迫的响应机制。盐碱胁迫对植株产生的伤害作用,轻则抑制植株生长,重则导致植物死亡。Me-

deiros 等^[4]研究表明,甘蔗在 NaCl 胁迫的第 3 天,呼吸作用开始下降。碱胁迫对小麦光合系统的破坏程度大于盐胁迫的伤害^[5]。盛颜敏等^[6]研究发现,复合盐碱下 pH 高于 9.75 时,会使向日葵存活率下降。卢艳^[7]对不同苹果砧穗组合响应盐胁迫时发现,随着盐胁迫时间的延长,叶绿素 b(Chl b)对盐胁迫的敏感性较强。Sreenivasulu 等^[8]通过同一浓度 NaCl 处理耐盐和敏感的谷子,表明耐盐谷子幼苗的 SOD 活性随盐浓度的升高而升高,而盐敏感幼苗中 SOD 的活性下降。张谭等^[9]研究枸杞响应碱胁迫时发现,随着盐碱胁迫时间的延长,Chl、 P_n 、 G_s 和 T_r 受到显著

抑制,同时也表明,影响净光合速率的因素由气孔限制转向非气孔限制的临界值。前人研究中,胁迫处理集中在NaCl的添加,但盐碱地中除盐害外,还具有高pH的碱害存在,单一NaCl胁迫并不能表征其真实生境。干旱区是盐碱的复合体,对混合盐碱胁迫的研究多集中于禾本科植物^[10]。目前,有关‘烟富六号’的研究大多集中于果实品质^[11]等方面,而在果树抗盐碱胁迫方面鲜见报道。

垂丝海棠(*Malus halliana*)原产于甘肃河西走廊,是一种抗寒、耐旱^[12]、耐盐碱的苹果砧木资源^[13],在微酸或微碱性土壤中均可生长。平邑甜茶(*Malus hupehensis*)原产于山东临沂,具有产品质量好,与各种苹果品种嫁接亲和力强,易于繁殖,嫁接树生长较旺,且群体内个体在形态特征上整齐一致^[14]。‘烟富六号’(*Malus pumila* Mill.)是国内生产中应用较多的品种,短枝型果树,春栽秋栽均可^[15]。笔者以垂丝海棠和平邑甜茶为砧木,分别嫁接‘烟富六号’,探讨混合盐碱胁迫对不同苹果砧穗组合的光合、荧光及叶绿素的影响,利用相关性分析综合评价这两种苹果砧穗组合间的差异和优劣,以期为苹果抗性研究及栽培生产提供一定的理论依据,并从中筛选最佳的砧穗组合,为西北盐碱地区的苹果生产提供参考依据。

1 材料和方法

1.1 材料及处理

本试验于2015年4月在甘肃靖远播种垂丝海棠和平邑甜茶,2016年5月在其上嫁接‘烟富六号’,2017年5月,选取生长一致的‘烟富六号’/垂丝海棠(Y6+CS)、「烟富六号’/平邑甜茶(Y6+PY)2 a(年)生苗各20株,移入盛装基质(20%蛭石,20%珍珠岩,60%泥炭)质量为0.65 kg的花盆(内径10 cm,深18 cm)中,每盆1株,在甘肃农业大学(E 103°34', N 36°10')避雨棚中统一管理。30 d后,开始胁迫处理,设置正常供水(采用Hoagland营养液浇灌)和盐碱胁迫(用Hoagland营养液加盐碱进行浇灌,盐碱浓度为100 mmol·L⁻¹ NaCl+NaHCO₃^[16])各处理10株,每个花盆放置塑料托盘。所有指标从处理当天(0 d)开始,每隔20 d测定1次。整个生长期对植株进行统一常规管理。

1.2 试验指标测定

1.2.1 叶绿素含量测定 分别在胁迫处理0、20、40

d,采集叶片并洗净擦干其表面污物,去掉叶脉,剪碎,称取0.2 g于玻璃试管中,加入10 mL 80%的丙酮提取24 h,提取时避光。叶绿素a(Chl a)和叶绿素b(Chl b)使用可见光波长分光光度法测定,波长为663和646 nm,应用公式计算Chl a、Chl b的含量^[17]。

1.2.2 光合指标测定 测定时间点同1.2.1。采用LI-6400(LI-COR,Linco In,NE,USA)便携式光合仪于晴天早上9:00~11:00,选取向阳处枝条上成熟叶片测定光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、胞间二氧化碳浓度(C_i)、气孔导度(G_s)。光合仪系统控制叶片温度25 °C,测定系统采用开放式气路,自然光源,光合有效辐射为400~600 μmol·m⁻²·s⁻¹,叶室内空气流量设定为500 mL·min⁻¹,室内CO₂体积分数为(385±10)μL·L⁻¹。

1.2.3 荧光参数测定 光合测定后选同一叶片测定荧光。用黑膜包裹,暗处理30 min后采用IMAGING-PAM叶绿素荧光成像仪测定荧光参数,为光化学猝灭系数(qP)、非光化学猝灭系数(qN)、调节性能量耗散量子产量Y_(NPQ)、非调节性能量耗散量子产量Y_(NO),并用Imaging WinGEGE software(Walz,Effeltrich,Germany)软件(Walz,Effeltrich,德国)分析数据。

1.2.4 电导率测定 测定时间同1.2.1,REC采用电导法^[18],用电导率仪(DDS-307)测定。

1.2.5 抗氧化酶活性测定 测定时间同上,超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)活性采用文献[19]的方法测定。

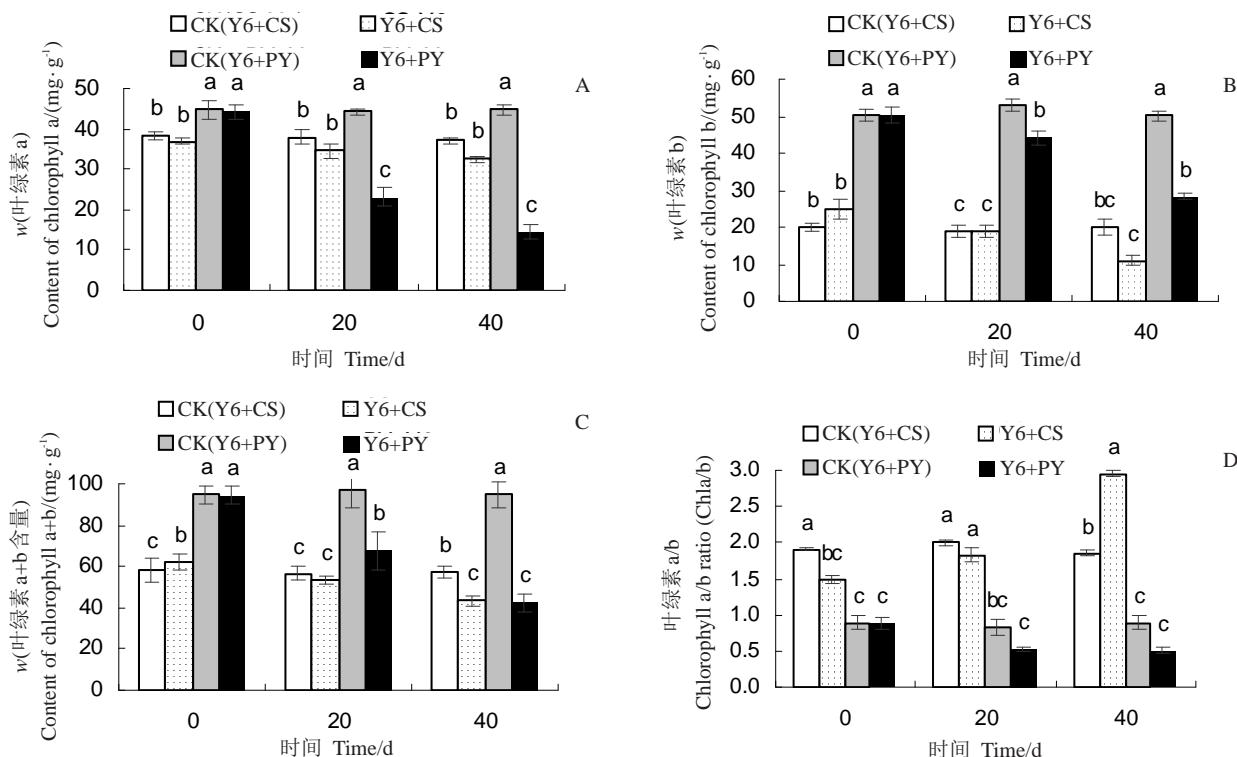
1.3 数据分析

用Microsoft Office Excel 2013及Origin 9.1进行数据处理及作图,并用SPSS 22.0进行方差分析及相关性分析,Imaging WinGEGE软件选取荧光图片。统计分析采用单因素ANOVA的LSD比较处理间差异显著性($\alpha=0.05$)。

2 结果与分析

2.1 盐碱胁迫对不同砧穗组合叶绿素含量的影响

由图1-A,B,C可以看出,Y6+CS和Y6+PY叶片的Chl a、Chl b均呈下降的趋势。与对照相比,盐碱胁迫40 d后,Y6+CS叶片Chl a、Chl b含量分别降低了12.51%、45%,而Y6+PY叶片Chl a、Chl b降低了68.01%、43.51%,显著低于对照,显然,不同砧穗



叶绿素 a+b 指叶绿素 a 与叶绿素 b 的总含量;叶绿素 a/b 指叶绿素 a 与叶绿素 b 的比值。同一天不同小写字母表示在 0.05 水平上差异显著。下同。

Chlorophyll a + b refers to the total content of chlorophyll a and chlorophyll b, and chlorophyll a / b refers to the ratio of chlorophyll a to chlorophyll b. Different small letters within the same day indicate that significant difference at 0.05 level. The same below.

图 1 盐碱胁迫对不同砧穗组合 Chl 含量的影响

Fig. 1 Effect of saline-alkali stress on chlorophyll content of different rootstock combinations

组合的 Chl a、Chl b 变化具有显著性差异。由此可见,盐碱胁迫对 Y6+PY 的危害更严重。如图 1-D 所示, Y6+CS 的 Chl a/b 随着胁迫时间的延长呈上升趋势,而 Y6+PY 则呈先降后升的趋势。胁迫 20 d 时, Y6+CS 与 Y6+PY 各处理组的 Chl a/b 均低于对照,在胁迫 40 d, Y6+CS 显著高于 Y6+PY。因此,盐碱胁迫严重抑制 Y6+PY 叶绿素的合成。

2.2 盐碱胁迫对不同砧穗组合光合参数的影响

光合作用是植物体内重要的代谢过程,是其生长发育的基础,也是生长的物质和能量来源。从表 1 可以看出,随着胁迫时间的延长,总体上, Y6+CS 的 P_n 、 G_s 、 C_i 、 T_r 与 Y6+PY 的 P_n 、 G_s 、 T_r 均呈逐渐趋降低势,而 Y6+PY 的 C_i 的变化呈先降后升的趋势。胁迫至 40 d 时, Y6+CS 叶片的 P_n 、 G_s 、 C_i 、 T_r 均降到最低,与对照相比,分别降低了 42.72%、54.29%、19.12%、38.51%。Y6+PY 叶片的 P_n 、 G_s 、 C_i 、 T_r 在胁迫 20 d 时,与对照相比分别降低了 52.90%、14.81%、15.77%、32.97%,在胁迫至 40 d 时 P_n 、 G_s 、 T_r 分别降到最低为

$4.88 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $0.039 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $1.75 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,而 C_i 升高到了 $294 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 显著高于 Y6+CS 处理组。

2.3 盐碱胁迫对不同砧穗组合荧光参数的影响

2.3.1 量子产额、非调节性能量耗散量子产额的变化 由图 2-A 知,随着胁迫时间的延长, Y6+CS 叶片的 $Y_{(NPQ)}$ 变化呈逐渐上升趋势,且显著高于对照,胁迫 40 d 时达到最大值,相比对照,增加了 67.60%,而 Y6+PY 叶片的 $Y_{(NPQ)}$ 呈现下降的趋势,胁迫至 40 d 时降到最低,相比对照降低了 45.45%。从图 2-B 可以看出, Y6+CS 和 Y6+PY 的 $Y_{(NO)}$ 均呈上升的趋势,胁迫至 40 d 时达到最高,与 CK 相比,分别增加了 59.26%、49.18%,不同砧穗组合的 $Y_{(NO)}$ 变化具有显著性差异。表明在盐碱胁迫下, Y6+CS 通过提高热耗散能力,缓解光能过剩带来的损伤,实现了光保护。

2.3.2 光化学猝灭系数、非光化学猝灭系数的变化 由图 2-C 可知,随着胁迫时间的延长, Y6+CS 和 Y6+PY 的 qP 均呈下降的趋势,且显著低于对照,胁迫

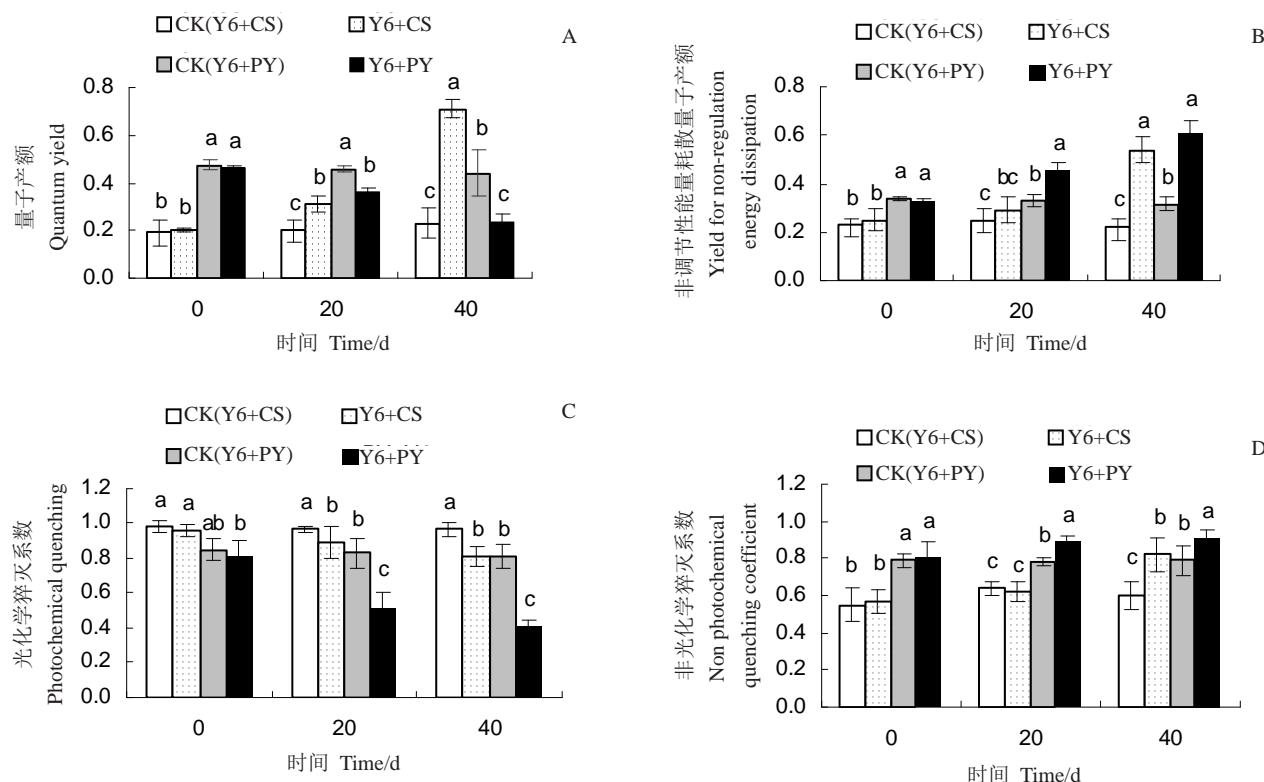
表1 盐碱胁迫对不同砧穗组合光合特性的影响

Table 1 Effects of saline-alkali stress on photosynthetic parameters of different rootstock combinations

处理时间 Stress time/d	砧穗组合 Scion/rootsto	净光合速率 Net photosynthetic rate (P_n)/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	气孔导度 Stomatal conductance (G_s)/($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	胞间CO ₂ 浓度 Intercellular CO ₂ concentration (C)/($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	蒸腾速率 Transpiration (T_r)/ ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
0	CK(Y6+CS)	17.02±0.60 a	0.096±0.007 8 a	345±7.89 a	3.56±0.22 ab
	Y6+CS	17.12±1.47 a	0.095±0.009 8 a	340±13.21 a	3.45±0.12 b
	CK(Y6+PY)	16.21±0.99 b	0.078±0.010 3 b	291±11.42 b	4.21±0.06 a
	Y6+PY	13.50±1.34 c	0.080±0.007 8 b	300±5.06 ab	3.16±0.17 c
20	CK(Y6+CS)	18.79±1.05 a	0.094±0.008 2 b	352±14.56 a	4.19±0.28 a
	Y6+CS	13.45±1.62 b	0.071±0.008 2 b	312±27.75 a	2.41±0.44 c
	CK(Y6+PY)	17.05±1.88 a	0.081±0.009 6 a	298±23.91 ab	4.61±0.35 a
	Y6+PY	8.03±1.47 c	0.069±0.009 5 a	251±16.07 b	3.09±0.31 b
40	CK(Y6+CS)	18.96±1.21 a	0.090±0.006 1 b	340±24.05 a	3.48±0.15 b
	Y6+CS	10.86±1.28 b	0.041±0.003 3 c	275±27.46 b	2.14±0.13 c
	CK(Y6+PY)	17.56±2.95 a	0.085±0.007 9 a	300±44.23 ab	4.69±0.63 a
	Y6+PY	4.88±1.89 c	0.039±0.003 6 c	294±39.10 ab	1.75±0.39 c

注:平均值±标准差,同列数字后的不同小写英文字母表示同一天同一指标在0.05水平上达到显著性差异。

Note: Average ± Standard. The different small letters following the means in the same column represent significant difference at 0.05 level in the same day.

图2 盐碱胁迫下不同砧穗组合Y_(NPQ)、Y_(NO)、qP、qN的变化Fig. 2 Changes of Y_(NPQ), Y_(NO), qP and qN in different stock scion combinations under saline-alkali stress

至40 d时降到最低,相比对照,分别降低了16.50%、49.38%,在整个处理期内差异显著。由图2-D可以看出,随着胁迫时间的延长Y6+CS和Y6+PY的qN均呈上升趋势,且Y6+CS在胁迫20 d时缓慢上升,

胁迫至40 d时,相比对照增高了30.49%,而Y6+PY在胁迫至40 d时,相比对照上升了13.19%,不同砧穗组合间qN的变化具有显著性差异。盐碱胁迫40 d时不同砧穗组合叶片Y_(NPQ)、Y_(NO)、qP、qN的变化见图3。

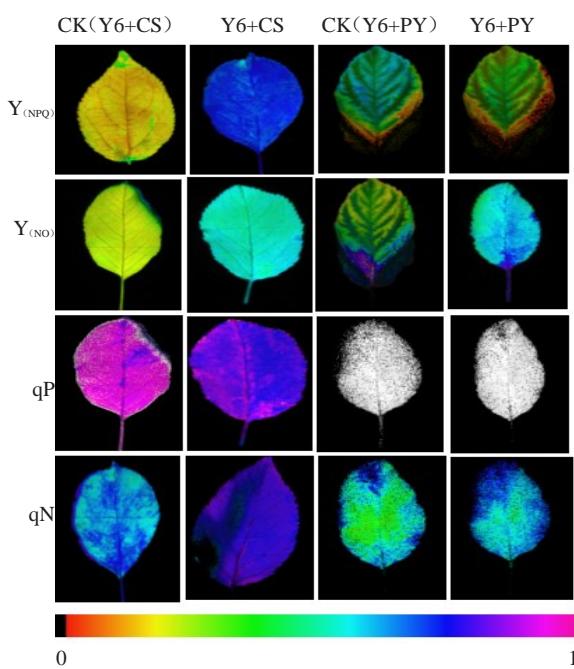


图3 盐碱胁迫 40 d 时不同砧穗组合叶片 $Y_{(NO)}$ 、 $Y_{(NPQ)}$ 、qN 及 qP 的变化

Fig. 3 Changes in $Y_{(NPQ)}$ 、 $Y_{(NO)}$ 、qN 及 qP of different saline-alkali stress on *Malus halliana* under 40 days treatment

2.4 盐碱胁迫对不同砧穗组合抗氧化酶活性与相对电导率的影响

如图4-A,B所示,随着胁迫时间的延长,Y6+CS叶片的SOD和POD呈上升趋势,而Y6+PY的SOD和POD呈先升后降趋势。胁迫至40 d时,Y6+CS的SOD和POD酶活性达到最高,分别为639.00 U·g⁻¹,2 895.00 U·g⁻¹·min⁻¹;Y6+PY的SOD和POD酶活性在胁迫20 d时最高,分别是对照的2.93、1.94倍。胁迫40 d时达到最低,分别是860.00 U·g⁻¹,321.00 U·g⁻¹·min⁻¹。不同砧穗组合间SOD、POD的变化具有显著性差异。由图4-C可知,随着盐碱胁迫时间的延长,Y6+CS和Y6+PY的REC均升高。胁迫至40 d,二者各处理组REC均达峰值。相比第0天,胁迫20 d、40 d时,Y6+CS叶片REC分别上升了20.37%、33.8%;而Y6+PY分别上升了27.94%、46.73%,显著高于Y6+CS。

2.5 相关性分析

从表2可以看出,Y6+CS叶片的 P_n 与 G_s 、 C_i 、 T_r 、Chl、qP表现出极显著正相关, P_n 随着 G_s 、 C_i 、 T_r 、Chl、qP的增加而增大; P_n 与REC、POD表现出其极显著负相关,与qN、SOD成显著负相关。由表3可知,

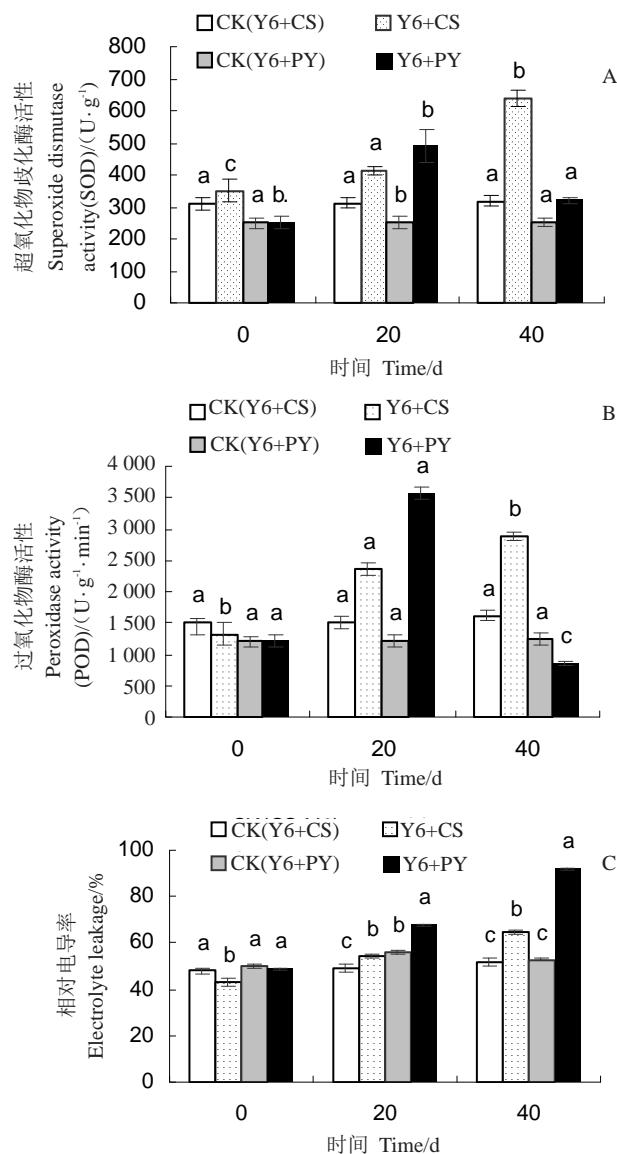


图4 盐碱胁迫对不同砧穗组合抗氧化酶活性与相对电导率的影响

Fig. 4 Effects of saline-alkali stress on antioxidant enzyme activities and relative electrical conductivity of different stock scion combinations

Y6+PY叶片的 P_n 与 G_s 、Chl、qP表现出显著正相关,与REC、 $Y_{(NPQ)}$ 、 $Y_{(NO)}$ 、qN表现出极显著负相关,与POD呈显著负相关。

3 讨 论

光合作用是果树生长的物质和能量来源。盖文贤等^[20]的研究表明,盐碱胁迫不仅可以分解光合色素,降低胞间CO₂浓度,而且通过影响气孔限制和非气孔限制,使砧穗组合叶片 P_n 的降低,从而明显抑制植株的光合作用。本试验中,随着盐碱胁迫时间

表 2 Y6+CS 的光合指标与各指标的相关性

Table 2 Correlation between photosynthetic indices of Y6+CS

指标 Index	P_n	G_s	C_i	T_r	REC	Chl	$Y_{(NPQ)}$	$Y_{(NO)}$	qP	qN	POD	SOD
P_n	1											
G_s	0.987**	1										
C_i	1**	0.985**	1									
T_r	0.996**	0.997**	0.995**	1								
REC	-0.995**	-0.998**	-0.994**	-1**	1							
Chl	0.987**	1**	0.986**	0.997**	-0.998**	1						
$Y_{(NPQ)}$	-0.914*	-0.968**	-0.910*	-0.947*	0.950*	-0.967**	1					
$Y_{(NO)}$	-0.880	-0.945*	-0.875	-0.919*	0.923*	-0.944*	0.997**	1				
qP	0.99**	1**	0.989**	0.999**	-0.999**	1**	-0.961**	-0.937*	1			
qN	-0.908*	-0.964**	-0.903*	-0.941*	0.945*	-0.963**	1**	0.998**	-0.957*	1		
POD	-0.997**	-0.971**	-0.998**	-0.986**	0.985**	-0.972**	0.881	0.841	-0.977**	0.873	1	
SOD	-0.914*	-0.968**	-0.910*	-0.947*	0.950*	-0.967**	1**	0.997**	-0.961**	1**	0.880	1

注: *为显著线性相关, **为极显著线性相关。下同。

Note: * significant linear correlation, ** is highly significant linear correlation. The same below.

表 3 Y6+PY 的光合指标与各指标的相关性

Table 3 Correlation between photosynthetic indices of Y6+PY

指标 Index	P_n	G_s	C_i	T_r	REC	Chl	$Y_{(NPQ)}$	$Y_{(NO)}$	qP	qN	POD	SOD
P_n	1											
G_s	0.957*	1										
C_i	0.837	0.641	1									
T_r	0.805	0.943*	0.350	1								
REC	-0.975**	-0.997**	-0.695	-0.917*	1							
Chl	0.900*	0.730	0.993**	0.461	-0.777	1						
$Y_{(NPQ)}$	-0.979**	0.996**	0.707	0.910*	-1**	0.788	1					
$Y_{(NO)}$	-0.972**	-0.998**	-0.683	-0.923*	1**	-0.767	-0.999**	1				
qP	0.992**	0.913*	0.898	0.726	-0.944*	0.745	0.746	-0.935*	1			
qN	-0.987**	0.882	-0.927*	-0.675	0.913*	-0.966**	-0.920*	0.907*	-0.997**	1		
POD	-0.900*	0.905*	0.907*	0.712	-0.933*	0.951*	0.939*	-0.928*	1**	-0.999**	1	
SOD	-0.424	-0.142	-0.851	0.195	0.212	-0.780	-0.229	0.197	-0.533	0.592	-0.549	1

的延长, Y6+CS 与 Y6+PY 2 种砧穗组合的 P_n 、 G_s 、 T_r 均降低, 且显著低于对照, 表明盐碱胁迫抑制了 Y6+CS 和 Y6+PY 叶片的光合作用, 这与廖祥儒等^[21]在葡萄上的研究结果一致。范苓等^[22]在葡萄中发现, 若 P_n 降低伴随着 C_i 的提高, 则光合作用的主要限制因素是非气孔因素; 若 C_i 和 G_s 同时下降, 则主要限制因子是气孔因素。本试验中, Y6+CS 的 C_i 在胁迫期间呈下降趋势, 而 Y6+PY 的 C_i 呈先下降后升高的趋势, 因此 Y6+CS 在胁迫期间光合作用以气孔限制为主, 而 Y6+PY 在胁迫前期为气孔因素, 后期为非气孔因素, 这可能是用于光合作用的 CO_2 较少, 盐碱胁迫对气孔产生了一定影响, 与王利等^[23]的研究结果

不一致。因此, 光合作用是一个受内外因子综合影响的生理过程, 有关砧木影响果树光合作用的机理尚需进一步的研究。

叶绿素是植物体内最基本的光合色素, 其含量的高低在一定程度上可以衡量植株的耐盐性^[24]。盐碱胁迫下, 2 种砧穗组合中 Y6+CS 的 Chl a 与对照无差异, 而 Y6+PY 的 Chl a 则显著降低, 这说明盐碱胁迫对不同砧穗组合的影响不一致, Y6+CS 和 Y6+PY 叶片的 Chl b 均显著降低, 可见盐碱胁迫对于 Chl b 的影响较大, 这与卢艳等^[25]在盐胁迫对不同苹果砧穗组合的研究结果一致。Y6+CS 与 Y6+PY 的叶绿素总含量均随着盐碱胁迫时间的延长而降低, 这可

能是在盐碱胁迫下, pH升高使得植物生长介质中的Fe、Mg离子等沉淀从而失去有效性,而二者皆是叶绿素合成时的必需元素,缺乏将导致叶绿素含量降低^[26]。Y6+PY的叶绿素含量下降幅度大于Y6+CS,说明Y6+PY的叶绿素合成在盐碱胁迫下被严重抑制,宋福南等^[27]认为这可能是高pH破坏了根系离子的吸收运输,一些金属离子如Fe²⁺、Mg²⁺、Ca²⁺等沉积,无机阴离子Cl⁻、NO₃⁻和H₂PO₄⁻减少,使植物对矿质营养的吸收受阻,干扰植物了叶绿素的合成。因此,以‘垂丝海棠’为砧木时对胁迫的适应性更强。

叶绿素荧光是光合作用的探针,环境因子对光合作用的影响都可以通过叶绿素荧光参数的变化反应出来^[28]。Y_(NPQ)反应光系统II耗散过剩光能进行自我保护下的调节作用,Y_(NO)为非调节性能量耗散的量子产额^[29],参数Y_(NO)过大,一方面反映光化学能量转换和自我保护调节机制比较脆弱,另一方面反映植物已经无法耗散过多的光能,由此可判断植物受到伤害的程度。本试验中,随着盐碱胁迫时间的延长,Y6+CS和Y6+PY叶片的Y_(NO)、qN总体上升,qP则降低。Y_(NO)的上升,表明盐碱胁迫下,Y6+CS通过提高热耗散能力,缓解光能过剩带来的损伤,实现光保护^[30]。qN呈上升的趋势,可能是通过热耗散机制降低过剩激发能,避免过剩光能对PSII直接和间接作用导致的伤害^[31]。qP在一定程度上可以代表光系统II反应中心的开放程度^[32],Y6+CS和Y6+PY的qP降低则表明光合活性降低,这与王明慧等^[33]有关骆驼刺的研究结果一致。本试验中,Y6+CS叶片的Y_(NPQ)呈上升趋势,而Y6+PY叶片的Y_(NPQ)则降低,说明盐碱胁迫对Y6+PY光系统II中心的开放程度造成严重的伤害,而且这种伤害无法完全恢复,这与徐崇志等^[34]对不同核桃品种间叶绿素荧光参数的变化规律研究结果一致。因此,盐碱胁迫对Y6+PY的伤害更为严重。

细胞膜是细胞维持稳定胞内代谢环境的必要屏障,其选择透过性可以调节物质的进出。由于离子毒害、pH和渗透胁迫作用,盐碱胁迫对于植物的膜系统的危害是一个很重要的方面^[35]。本试验中,Y6+CS和Y6+PY的REC的研究结果与石溪婵^[36]的研究结果一致,均随着胁迫时间的延长而增加。Y6+PY的REC显著高于Y6+CS,表明其电解质外渗和膜伤害更严重,导致植株趋于程序性死亡,这

可能是盐碱胁迫下,细胞膜结构和功能被破坏,损害了膜透性,使得膜上的酶功能紊乱,干扰各种代谢无法正常进行。Y6+CS的SOD和POD酶活性呈上升的趋势,表明盐碱胁迫诱导SOD酶活性增强,从而清除过量的活性氧,进而产生过氧化氢,使得POD酶活性显著增加,其体内抗氧化酶系统完全启动以响应胁迫,增强植株的耐性,而Y6+PY的SOD和POD的酶活性呈先升后降的趋势,前期可能是为了清除过氧化氢而升高,但随着胁迫时间延长,导致植株体内各器官衰老,产生大量活性氧,使细胞膜系统严重损伤,故呈下降趋势。影响其正常的生理活动^[37],这与棉花^[38]、大豆^[39]中的研究结果一致。因此,Y6+CS能更好通过抗氧化酶系统适应胁迫环境。

植物响应盐碱胁迫的过程是复杂的,仅用单一指标对其进行评价有一定的局限性和片面性,运用综合评价方法能有效的避免此问题。本试验运用相关性分析表明,Y6+CS与Y6+PY叶片的P_n与Chl含量、qP均是显著正相关,可能是叶绿素是光合作用的物质基础,在其中的各个环节,如光能的吸收、传递及其转化等过程中都起到了至关重要的作用^[40]。Y6+CS与Y6+PY叶片的P_n与REC、POD表现出显著负相关,这可能是盐碱胁迫下,细胞膜结构和功能被破坏,损害了膜透性,使得膜上的酶功能紊乱,干扰各种代谢无法正常进行,而抗性强的果树细胞膜透性的增加幅度比较小,这与金晓玲等^[41]的研究结果一致。宋莎等^[42]认为苹果砧木的P_n与G_s、C_i、T_r等指标为正相关,与本试验中Y6+CS的试验结果一致,但不符合Y6+PY的结果,可能是不同的砧木对盐碱胁迫有不同的影响,作为砧木CS比PY有较强的耐盐碱性。因此,以Chl含量、qP、REC、POD等可作为评价不同砧穗组合耐盐碱性的有效指标。综上所述,盐碱胁迫下,‘烟富六号’/垂丝海棠(Y6+CS)砧穗组合的光合特性和生理作用,较优于‘烟富六号’/平邑甜茶(Y6+PY),故在盐碱胁迫下Y6+CS是较为理想的砧穗组合。

4 结 论

Y6+CS与Y6+PY 2种砧穗组合在盐碱胁迫下,其光合作用降低、叶绿素合成受阻、光能捕获和利用能力变弱。盐碱胁迫下,Y6+PY的抗氧化酶系统被破坏,热耗散能力降低,而Y6+CS能更好的通过调

节渗透物质,缓解胁迫导致的伤害,清除活性氧,启动抗氧化酶系统,提高热耗散能力,实现光的保护。因此,Y6+CS能更好的适应盐碱胁迫。

参考文献 References:

- [1] 徐吉花,赵政阳,王雷存,高华,刘振中,樊红科.苹果果实品质评价因子的选择研究[J].干旱地区农业研究,2011,29(6): 269-274.
XU Jihua, ZHAO Zhengyang, WANG Leicun, GAO Hua, LIU Zhenzhong, FAN Hongke. Selection of factors for apple fruit quality evaluation[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2011, 29(6): 269-274.
- [2] 薛浩,张峰,张志宏,傅俊范,王丰,张兵,马跃.'寒富'苹果与其同源四倍体耐盐差异研究[J].园艺学报,2015,42(5):826-832.
XUE Hao, ZHANG Feng, ZHANG Zhihong, FU Junfan, WANG Feng, ZHANG Bing, MA Yue. Differences in salt tolerance between the diploid and autotetraploid 'Hanfu' apple[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2015, 42(5): 826-832.
- [3] MOORE R. A model for graft compatibility-incompatibility in higher plants[J]. American Journal of Botany, 1984, 71(5): 752-758.
- [4] MEDEIROS C D, JOSÉ R C, FERREIRA N, OLIVEIRA M T, RIVAS R, PANDOLFI V, KIDO E A. Photosynthesis, antioxidant activities and transcriptional responses in two sugarcane (*Saccharum officinarum* L.) cultivars under salt stress[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2014, 36(2): 447-459.
- [5] GUO R, YANG Z, LI F, YAN C G, ZHONG X L, LIU Q, XIA X, LI H, ZHAO L. Comparative metabolic responses and adaptive strategies of wheat (*Triticum aestivum*) to salt and alkali stress[J]. Bmc Plant Biology, 2015, 15(1): 170.
- [6] 石德成,盛艳敏,赵可夫.复杂盐碱条件对向日葵胁迫作用主导因素的实验确定[J].作物学报,2002,28(4):461-467.
SHI Decheng, SHENG Yanmin, ZHAO Kefu. Dominant acting factors determination for salt and alkali mixed stresses in the seedlings of sunflower[J]. Acta Agronomica Sinica, 2002, 28 (4): 461-467.
- [7] 卢艳.不同苹果砧穗组合耐盐性研究[D].杨凌:西北农林科技大学,2011.
LU Yan. Study on salt tolerance of different apple stock scion combinations[D]. Yangling: Northwest A&F University, 2011.
- [8] SREENIVASULU N, RAMANJULU S, RAMACHANDRA-KINI K. Total peroxidase activity and peroxidase isoforms as modified by salt stress in two cultivars of fox-tail millet with differential salt tolerance[J]. Plant Science (Shannon), 1999, 141(1): 1-9.
- [9] 张潭,唐达,李思恩,李倩,张震中,王池宇,谢守忠,贺康宁.盐碱胁迫对枸杞幼苗生物量积累和光合作用的影响[J].西北植物学报,2017,37(12):2474-2482.
ZHANG Tan, TANG Da, LI Sisi, LI Qian, ZHANG Zhenzhong, WANG Chiyu, XIE Shouzhong, HE Kangning. Responses of growth and photosynthesis of *Lycium barbarum* L. Seedling to Salt-stress and Alkali-stress[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2017, 37(12): 2474-2482.
- [10] 李光莹,付江涛,余冬梅,胡夏嵩,栗岳洲,虎啸天.碱胁迫条件下草本植物根系力学强度试验研究[J].工程地质学报,2016, 24(4):584-596.
LI Guangying, FU Jiangtao, YU Dongmei, HU Xiasong, LI Yuezhou, HU Xiaotian. Mechanical strength characteristics of herbaceous plant roots under alkali stressing[J]. Journal of Engineering Geology, 2016, 24(4): 584-596 .
- [11] 赵通,程丽,王城,游继权,朱燕芳,王延秀.不同苹果砧穗组合的生长及光合特性[J].西北植物学报,2018,38(9):1707-1716.
ZHAO Tong, CHENG Li, WANG Cheng, YOU Jiquan, ZHU Yanfang, WANG Yanxiu. Growth and photosynthetic characteristics of different apple Rootstock- scion combinations[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2018, 38(9): 1707-1716.
- [12] 石晓昀.3个苹果砧木对长期水分胁迫的响应特性[D].兰州:甘肃农业大学,2017.
SHI Xiaoyun. Response characteristics of three apple rootstocks to long-term water stress[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2017.
- [13] 李小红,周凯,谢周,李辉信,章镇,陶建敏.不同葡萄砧木对矢富罗莎葡萄嫁接苗光合作用的影响[J].果树学报,2009,26 (1):90-93.
LI Xiaohong, ZHOU Kai, XIE Zhou, LI Huixin, ZHANG Zhen, TAO Jianmin. Photosynthesis of Yatomi Rosa on eight grape rootstocks[J]. Journal of Fruit Science, 2009, 26(1): 90-93.
- [14] 郑永强,邓烈,何绍兰,周志钦,易时来,毛莎莎,赵旭阳.几种砧木对哈姆林甜橙植株生长、产量及果实品质的影响[J].园艺学报,2010,37(4):532-538.
ZHENG Yongqiang, DENG Lie, HE Shaolan, ZHOU Zhiqin, YI Shilai, MAO Shasha, ZHAO Xuyang. Effects of seven rootstocks on tree growth, yield and fruit quality of 'Hamlin' Sweet Orange in South China[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2010, 37 (4): 532-538.
- [15] 宋哲,李天忠,徐贵轩,谷大军,何明莉,张春波.光质对'红富士'苹果果实着色的影响[J].生态学报,2009,29(5):2304-2311.
SONG Zhe, LI Tianzhong, XU Guixuan, GU Dajun, HE Mingli, ZHANG Chunbo. Effect of different light spectra on the surface coloration of 'Red Fuji' apple[J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(5): 2304-2311.
- [16] 朱燕芳.混合盐碱胁迫下苹果砧木的抗性生理和蛋白组学分析[D].兰州:甘肃农业大学,2018.
ZHU Yanfang. Resistance physiology and proteomics analysis of apple rootstocks under mixed saline- alkali stress [D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2018.
- [17] 赵同生,张新生,杨凤秋,陈东梅,付友.苹果光合作用研究进

- 展[J].河北农业科学,2010,14(7):7-10.
- ZHAO Tongsheng, ZHANG Xinsheng, YANG Fengqiu, CHEN Dongmei, FU You. research progress on Photosynthesis of apple [J]. Journal of Hebei Agricultural Sciences, 2010, 14(7): 7-10.
- [18] KITANO T, KAWAGUCHI S, ITO K. Dissociation behavior of poly(fumaric acid) and poly(maleic acid). 1. Potentiometric titration and intrinsic viscosity[J]. Macromolecules, 2002, 20(7): 1598-1606.
- [19] 买合木提·卡热,克热木·伊力,吾甫尔·巴拉提. 盐胁迫对扁桃砧木叶片 SOD、POD 和 CAT 活性的影响[J]. 西北农业学报, 2005, 14(6):96-101.
- MAHMUT · Kari, Karim · Ali, Wupur · Barat. Effects of salt stress on activity of SOD, POD, CAT in leaves of almond rootstocks[J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 2005, 14(6):96-101.
- [20] 盖文贤,李芳东,张福兴,孙庆田. 果树对盐胁迫的响应及缓解机制研究进展[J]. 北方园艺,2015(9):182-186.
- GAI Wenxian, LI Fangdong, ZHANG Fuxing, SUN Qingtian. Research Progress on response and mitigation mechanism of fruit trees to salt stress[J]. Northern Horticulture, 2015(9): 182-186.
- [21] 廖祥儒,贺普超,朱新产. 盐渍对葡萄光合色素含量的影响[J]. 园艺学报,1996,23(3):300-302.
- LIAO Xiangru, HE Puchao, ZHU Xinchuan. Effects of salinity on photosynthetic pigment content of grapes [J]. Acta Horticulturae Sinica, 1996, 23 (3): 300-302.
- [22] 范苓,段伟,程杰山,李绍华,王利军,刘国杰. 水杨酸对高温胁迫下及恢复期间葡萄幼苗叶片光合机构 PS II 的影响[J]. 果树学报,2009,26(5):623-627.
- FAN Ling, DUAN Wei, CHENG Jieshan, LI Shaohua, WANG Lijun, LIU Guojie. Effects of salicylic acid on photosynthetic apparatus PS II in leaves of young grape plants under heat stress and during the recovery period from stress[J]. Journal of Fruit Science, 2009, 26(5): 623-627.
- [23] 王利,杨洪强,范伟国,张召. 平邑甜茶叶片光合速率及叶绿素荧光参数对氯化镉处理的响应[J]. 中国农业科学,2010,43(15):3176-3183.
- WANG Li, YANG Hongqiang, FAN Weiguo, ZHANG Zhao. Effect of CdCl₂ treatment on photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence parameters in *Malus hupehensis* leaves[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2010,43(15): 3176-3183.
- [24] 王伟华,张希明,闫海龙,梁少民,杨小林. 盐处理对多枝柽柳光合作用和渗透物质的影响[J]. 干旱区研究,2009, 26(4): 561-568.
- WANG Weihua, ZHANG Ximing, YAN Hailong, LIANG Shaomin, YANG Xiaolin. Effect of salt treatment on Photosynthesis and osmotic substances of *Salix* [J]. Arid Zone Research, 2009, 26(4): 561-568.
- [25] 卢艳,王飞,韩明玉,赵亮明,李涛. NaCl 胁迫对 4 种砧穗组合苹果的生长及光合特性的影响[J]. 西北农业学报,2011, 20(8):106-110.
- LU Yan, WANG Fei, HAN Mingyu, ZHAO Liangming, LI Tao. Effect of NaCl stress on growth and photosynthetic characteristics of apple on four different rootstock-scion combinations[J]. Acta Agriculturae Boreali- Occidentalis Sinica, 2011, 20 (8): 106-110.
- [26] YANG C W, CHONG J N, LI C Y. Osmotic adjustment and ion balance traits of an alkali resistant halophyte *Kochia sieversiana* during adaptatation to salt and alkali conditions[J]. Plant and Soil, 2007, 294(1-2): 263-276.
- [27] 宋福南,杨传平,刘雪梅,李公斌. 盐胁迫对柽柳超氧化物歧化酶活性的影响[J]. 东北林业大学学报,2006,34(3):54-56.
- SONG Funan, YANG Chuanping, LIU Xuemei, LI Gongbin. Effects of salt stress on the activity of hyper oxy dismutase in *Tamax chinensis*[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2006,34(3): 54-56.
- [28] 李尚中,樊廷录,王勇,赵刚,王磊,唐小明,党翼,赵晖. 不同覆膜集雨种植方式对旱地玉米叶绿素荧光特性、产量和水分利用效率的影响[J]. 应用生态学报,2014,25(2):458-466.
- LI Shangzhong, FAN Tinglu, WANG Yong, ZHAO Gang, WANG Lei, TANG Xiaoming, DANG Yi, ZHAO Hui. Effects of plastic film mulching and rain harvesting modes on chlorophyll fluorescence characteristics, yield and water use efficiency of dryland maize[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2014, 25(2): 458-466.
- [29] 莫伟平,严婷婷,崔春梅,王博茜,邢思年,贾文锁,刘国杰. 水分胁迫对‘巨峰’葡萄叶片 PS II 光化学效率及光能分配的影响[J]. 中国农业大学学报,2015,20(3):59-64.
- MO Weiping, YAN Tingting, CUI Chunmei, WANG Boxi, XING Sinian, JIA Wensuo, LIU Guojie. Effects of water-stress on photochemical efficiency of PS II and light energy allocation in *Vitis vinifera* ‘Kyoho grape’[J]. Journal of China Agricultural University, 2015, 20(3): 59-64.
- [30] 孟艳玲,魏海蓉,刘庆忠,宗晓娟,王甲威. 盐处理下 2 种砧木对甜樱桃‘萨米脱’光合影响的比较[J]. 中国农学通报,2011, 27(19):199-204.
- MENG Yanling, WEI Hairong, LIU Qingzhong, ZONG Xiaojuan, WANG Jiawei. Comparison on the effects of rootstocks on photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters of Sweet Cherry ‘Summit’ under salt stress[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2011, 27(19): 199-204.
- [31] 张会慧,张秀丽,胡彦波,李鑫,田野,王娟,孙广玉. 桑树幼苗叶片叶绿素荧光特性对不同 pH 值碱性盐胁迫的响应[J]. 华北农学报,2013,28(增刊):155-160.
- ZHANG Huihui, ZHANG Xiuli, HU Yanbo, LI Xin, TIAN Ye, WANG Juan, SUN Guangyu. Responses of chlorophyll fluorescence characteristics in leaves of mulberry seedlings to alkaline salt stress with different pH value[J]. Acta Agriculturae Boreali-sinica, 2013, 28(Suppl.): 155-160.
- [32] 吴坤,吴中红,邵付菊,韩莹,谢宝恩,袁祖丽. 镉胁迫对烟草叶

- 激素水平、光合特性、荧光特性的影响[J]. 生态学报, 2011, 31(16): 4517-4524.
- WU Kun, WU Zhonghong, TAI Fuju, HAN Ying, XIE Baoen, YUAN Zuli. Effects of cadmium on the contents of phytohormones, photosynthetic performance and fluorescent characteristics in tobacco leaves[J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(16): 4517-4524.
- [33] 王明慧, 马晓东, 张瑞群, 李卫红, 朱成刚. 极端干旱区疏叶骆驼刺叶绿素荧光对人工水分干扰的响应特征[J]. 西北植物学报, 2014, 34(9): 1860-1868.
- WANG Minghui, MA Xiaodong, ZHANG Ruiqun, LI Weihong, ZHU Chenggang. Response characteristics of chlorophyll fluorescence of camel thorn to artificial water disturbance in extreme arid area[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2014, 34(9): 1860-1868.
- [34] 徐崇志, 全绍文, 朱玲, 张宏, 高山, 张锐. 不同核桃品种叶绿素荧光动力学参数比较研究[J]. 中国农学通报, 2015, 31(7): 6-12.
- XU Chongzhi, QUAN Shaowen, ZHU Ling, ZHANG Hong, GAO Shan, ZHANG Rui. Studies on the diurnal variation of chlorophyll fluorescence parameters in different walnut cultivars [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2015, 31(7): 6-12.
- [35] HASEGAWA P, BRESSAN R A, ZHU J K, BOHNERT H J. Plant cellular and molecular response to high salinity[J]. Annual Review of Plant Biology, 2000, 51(1): 463-499.
- [36] 石溪婵. 四种绣线菊根系对混合盐碱胁迫的生理响应研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2010.
- SHI Xichan. Study on the physiological response in roots of 4 spiraea to saline-alkali stress[D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2010.
- [37] 石德成, 盛艳敏, 赵可夫. 复杂盐碱条件对向日葵胁迫作用主导因素的实验确定[J]. 作物学报, 2002, 28(4): 461-467.
- SHI Decheng, SHENG Yanmin, ZHAO Kefu. Dominant acting factors determination for salt and alkali mixed stresses in the seedlings of sunflower[J]. Acta Agronomica Sinica, 2002, 28(4): 461-467.
- [38] MELONI D A, OLIVA M A, MARTINEZ C A. Photosynthesis and activity of superoxide dismutase, peroxidase and glutathione reductase in cotton under salt stress[J]. Environmental & Experimental Botany, 2003, 49(1): 69-76.
- [39] HERNÁNDEZ J A, OLMOS E, CORPAS F J. Salt-induced oxidative stress in chloroplasts of pea plants[J]. Plant Science, 1995, 105(2): 151-167.
- [40] 王伟华, 张希明, 闫海龙, 梁少民, 杨小林. 盐处理对多枝柽柳光合作用和渗透物质的影响[J]. 干旱区研究, 2009, 26(4): 561-568.
- WANG Weihua, ZHANG Ximing, YAN hailong, LIANG Shao-min, YANG Xiaolin. Effect of salt treatment on photosynthesis and osmotic substances of *Salix Salix*[J]. Arid Zone Research, 2009, 26(4): 561-568.
- [41] 金晓玲, 汪晓丽, 刘雪梅, 胡希军, 廖飞勇. 槭树新品种‘恨天高’[J]. 林业科学, 2016, 52(4): 147.
- JIN Xiaoling, WANG Xiaoli, LIU Xuemei, HU Xijun, LIAO Fei-yong. A new variety of *Zelkova schneideriana* ‘HenTianGao’ [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2016, 52(4): 147.
- [42] 宋莎, 江旭生, 韩秀梅, 郑伟, 吴亚维. 不同苹果砧木叶绿素含量与光合速率研究[J]. 江苏农业科学, 2015, 43(3): 149-150.
- SONG Sha, JIANG Xusheng, HAN Xiumei, ZHENG Wei, WU Yawei. Study on chlorophyll content and photosynthetic rate of different apple rootstocks[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2015, 43(3): 149-150.