文章编号:1000-7601(2023)03-0114-13 doi:10.7606/j.issn.1000-7601.2023.03.16

NaCl 胁迫下不同葡萄砧木耐盐性与其离子吸收、光合特性的关系

王 瑞[1],史晓敏[1],张艳霞[2],吴 轩[1],王 宁[1],陈泽平[1],王振平[1]

(1.宁夏大学农学院,宁夏 银川 750021;2.宁夏大学生命科学学院,宁夏 银川 750021)

摘 要:为筛选耐盐葡萄砧木并探究其耐盐机制,以 13 种 1 a 生葡萄砧木为试材,研究 100 mM NaCl 浇灌处理下葡萄砧木的生长量、光合特性及植株体内 Na^+、Cl^-、K^+、Mg^{2+}、Ca^{2+}的差异性变化。盐害指数结果表明:110R 和 101-14 盐害指数较小,为高抗盐砧木,Dogridge、5BB 和香槟尼为抗盐品种;5C、贝达和 B.R.No.2 为中抗盐砧木,Valiant 和山河 2 号为盐敏感品种,188-08、3309C 和 140R 盐害指数最大耐盐性最弱,为盐高敏感砧木。生理指标测定结果发现:NaCl 胁迫下,砧木 5BB、101-14、Valiant、山河 2 号、Dogridge、5C 其茎粗增加量、新梢增加量与对照相比均存在显著性差异;各葡萄砧木净光合速率(P_n)、气孔导度、蒸腾速率(T_r)均显著低于对照组,盐胁迫后期,140R 和 188-08 叶片 P_n分别为 0.38 μmol·m^{-2}·S^{-1}和 0.48 μmol·m^{-2}·S^{-1},T_r分别为 0.183 mol·m^{-2}·S^{-1}和 0.20 mol·m^{-2}·S^{-1},植株叶片基本枯萎,光合作用消失,气孔关闭;葡萄砧木体内离子平衡遭到破坏,Na^+、Cl^-大量积累,K^+、Ca^{2+}、Mg^{2+}吸收受阻,并以 110R 受阻最为显著,胁迫后期根系较对照样品分别降低 83.21%、85.03%、75.68%;盐胁迫下植株 K^+/Na^+、Ca^{2+}/Na^+、Mg^{2+}/Na^+值均显著降低,抗盐葡萄砧木主要通过根系截留 Na^+、Cl^-向地上部运输,加强对 K^+、Ca^{2+}、Mg^{2+}等离子的选择性吸收,维持植株离子平衡,提高其抗盐能力。

关键词:葡萄砧木;NaCl 胁迫;离子分配;光合作用;耐盐性

中图分类号:S663.1 **文献标志码**:A

Relationships between salt tolerance and ion absorption, photosynthetic characteristics of different grape rootstocks under NaCl stress

WANG Rui[1], SHI Xiaomin[1], ZHANG Yanxia[2], WU Xuan[1], WANG Ning[1], CHEN Zeping[1], WANG Zhenping[1]

(1.*School of Agricultural, Ningxia University, Yinchuan, Ningxia* 750021, *China*
2.*School of Life Science, Ningxia University, Yinchuan, Ningxia* 750021, *China*)

Abstract: To select salt-tolerant grape rootstocks and explore its salt-tolerant mechanism, this study used 13 kinds of annual grape rootstocks as experimental materials. The growth and photosynthetic characteristics of grape rootstocks and the differences of Na^+, Cl^-, K^+, Mg^{2+} and Ca^{2+} in grape rootstocks were treated with 100 mM NaCl irrigation. The results of apparent salt damage index showed that 110R and 101-14 were high salt-resistant varieties with low salt damage index. Dogridge, 5BB and *V.champini* were salt-resistant varieties. 5C, Beta and B.R.No.2 were medium salt-resistant varieties, Valiant and Amurensis × Riparia #2 were salt-sensitive varieties. 188-08, 3309C and 140R were salt-sensitive varieties with the highest salt-tolerance index and the weakest salt-sensitive varieties. The results of physiological indexes showed that under salt stress, for rootstocks 5BB, 101-14, Valiant, Amurensis × Riparia #2, Dogridge and 5C, there were significant differences in the increase of stem diameter and new shoots length compared with the control. The net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance and transpiration rate (T_r) of all grape rootstocks were significantly lower than those of the control. The P_n of 140R and 188-08 leaves were 0.38 μmol·m^{-2}·S^{-1} and 0.48 μmol·m^{-2}·S^{-1} in the later stage of salt stress, and the T_r were

收稿日期:2022-04-23 **修回日期**:2022-07-14

基金项目:宁夏回族自治区重大科技攻关计划项目(2021BEF02036);财政部和农业农村部国家现代农业产业技术体系项目(CARS-29-zp-03)

作者简介:王瑞(1998-),女,山西太原人,硕士研究生,研究方向为葡萄逆境生理与分子生物学。E-mail:wangrui_sx@163.com

通信作者:王振平(1965-),男,陕西榆林人,研究员,主要从事葡萄逆境生理与分子生物学研究。E-mail:dr.wangzhp@163.com

0.183 mol · m^{-2} · S^{-1} and 0.20 mol · m^{-2} · S^{-1}. The plant leaves basically withered, photosynthesis disappeared, and stomata closed. The ion balance in grape rootstocks was destroyed. Na^+ and Cl^- accumulated massively, K^+, Ca^{2+} and Mg^{2+} absorption was blocked, and 110R was blocked most significantly, and the root system decreased by 83.21%, 85.03% and 75.68% respectively compared with control in the later stage of stress. The values of K^+/Na^+、Ca^{2+}/Na^+ and Mg^{2+}/Na^+ in plants decreased significantly under salt stress. Salt-resistant grape rootstocks mainly transported Na^+ and Cl^- to the shoot through root interception to enhance the selective absorption of K^+, Ca^{2+} and Mg^{2+} ions in order to maintain ion balance and improve salt tolerance of grape rootstocks.

Keywords: grape rootstock; salt stress; ion distribution; photosynthesis; salt tolerance

土壤盐渍化是全球农业面临的严重问题。预计到 2050 年,全球近一半的耕地将盐碱化,对农业可持续发展和粮食安全构成巨大威胁[1]。由于干旱和半干旱气候区土壤水分年蒸发量大于年降雨量,其盐渍化问题尤为严重。葡萄(*Vitis vinifera* L.)是一种重要的经济作物,在世界各地广泛种植,但葡萄藤易受盐害胁迫,严重影响其生长发育[2]。樊秀彩等[3]研究发现,'赤霞珠'、'玫瑰香'等我国主要栽培品种属中抗盐植株,'黑比诺'、'雷司令'等品种抗盐性较差。砧木因其对根瘤蚜、根节线虫、盐分、干旱和低温等生物和非生物胁迫有较强的抗性而被广泛应用[4]。为解决我国盐渍化土壤葡萄生产的现实问题,筛选耐盐砧木新品种显得十分重要。

盐胁迫不仅可以改变植物的形态、生理和生化特征,而且还会影响植物的生长和发育。植物体内 Na^+和 Cl^-的过量积累使植株代谢过程被削弱,光合效率降低[5]。盐胁迫对植株的毒害作用主要由水分亏缺、离子毒性和离子失衡三个方面造成[6]。植物通过离子稳态、渗透调节、抗氧化调节和激素调节响应盐渍土壤的离子和渗透胁迫[7]。

离子稳态是植物实现耐盐性的一种普遍存在的生理策略。对 3 种不同耐盐性大麦基因型的离子组学分析表明,组织器官中营养元素(即 K^+、Mg^{2+}和 Ca^{2+})的重排可能有助于耐盐性的发展[8]。K^+和 Na^+在植物中相互竞争吸收和积累,K^+/Na^+比值降低,植物细胞中原有的离子平衡被打乱,对酶、叶绿素降解和循环蛋白质合成产生毒性作用[9],因此植物组织在盐胁迫下维持 K^+的能力对于实现耐盐性很重要,K^+/Na^+比值已被用于鉴定不同植物的耐盐性[10]。此外,Na^+在枝条中积累过多会导致其他必需金属阳离子如 Ca^{2+}和 Mg^{2+}的减少,进而影响植物的生理生化活动[8]。目前,关于盐胁迫相关离子在不同器官内积累变化及其耐盐机理的研究较少,本研究以 13 种葡萄砧木为试材,通过对盐胁迫下砧木生长量、光合特性、根与叶内 Na^+、K^+、Ca^{2+}、Mg^{2+}、Cl^-含量进行测定,旨在筛选耐盐葡萄砧木,了解植物体内离子分配和积累规律,探讨葡萄砧木抗盐机理,对提高盐渍化地区土地利用率具有重要意义。

1　材料与方法

1.1　试验地与试验材料

试验于 2020 年 5—9 月在宁夏农垦集团玉泉营农场国家葡萄产业技术体系水分生理与节水栽培岗位试验基地(38°14′25″ N, 106°01′43″ E)的半冷式温棚中进行。以 13 种 1 a 生葡萄砧木为试验材料,所有砧木均由河北昌黎果树研究所提供,供试砧木材料及来源见表 1[11],主要由河岸葡萄、美洲葡萄、冬葡萄、沙地葡萄、山葡萄、香槟尼葡萄 6 种葡萄培育而来。2020 年 5 月 9 日将供试砧木定植于底径 200 mm、顶径 280 mm、高 200 mm 的塑料盆内,定植基质为 $V_{蛭石}$: $V_{珍珠岩}$为 1 : 1,采用 1/2 Hoagland 营养液灌溉,待砧木长至 20 片完全展开叶,各品种选取 9 株长势一致的植株进行 NaCl 胁迫处理,每 3 株为 1 个生物学重复。

1.2　试验设计

于 2020 年 7 月 24 日进行 NaCl 胁迫处理,参照付晴晴[12]的处理方法并进行适当调整,以浇灌 100

表 1　供试砧木材料及来源

Table 1　Raw materials and origin for grape root stock

品种 Variety	来源 Origin	品种 Variety	来源 Origin
贝达 Beta	河岸葡萄×美洲葡萄 *V.riparia*×*V.labrusca*	5BB	冬葡萄×河岸葡萄 *V.berlandieri*×*V.riparia*
101-14	河岸葡萄×沙地葡萄 *V.riparia*×*V.rupestis*	110R	冬葡萄×沙地葡萄 *V.berlandieri*×*V.rupestis*
188-08	冬葡萄×河岸葡萄 *V.berlandieri*×*V.riparia*	3309C	河岸葡萄×沙地葡萄 *V.riparia*×*V.rupestis*
140R	冬葡萄×沙地葡萄 *V.berlandieri*×*V.rupestis*	Valiant	河岸葡萄×美洲葡萄 *V.riparia*×*V.labrusca*
山河 2 号 Amurensis× Riparia #2	山葡萄×河岸葡萄 *V.amurensis*×*V.riparia*	B.R.No.2	冬葡萄 *V.berlandieri*
Dogridge	香槟尼葡萄 *V.champini*	香槟尼 *V.champini*	香槟尼葡萄 *V.champini*
5C	冬葡萄×河岸葡萄 *V.berlandieri*×*V.riparia*		

mmol·L^{-1}NaCl + 1/2 Hoagland 营养液作为处理样品,记作 SALT;以浇灌相同体积 1/2Hoagland 营养液作为对照样品(CK),隔 3 d 浇灌 1 次,每次每盆浇灌量为 1 L,持续处理 6 次后各砧木品种表型出现明显差异,终止试验处理。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 盐害指数及生长量相关指标的测定 NaCl 胁迫处理结束后测定各葡萄砧木盐害指数,测定方法参照陈竹生等[13],计算各砧木盐害指数并进行耐盐性分级评价(表 2)。盐害分级标准为:1 级叶片出现少量褐斑;2 级叶片出现大量褐斑,部分叶尖或叶缘焦萎,呈片状褐斑或轻度落叶;3 级大部分叶缘焦萎或出现严重落叶;4 级叶落枝条枯死最终死亡。盐害指数计算公式如下:

$$\text{盐害指数} = \sum(\text{盐害级数}\times\text{相应盐害级植株数})/(\text{总株数}\times\text{盐害最高级数})\times 100\% \quad (1)$$

生长量的测定:在盐胁迫开始(1 d)与结束(20 d)时用卷尺测量新梢基部至新梢顶端长度为新梢长度,用游标卡尺测定新梢基部地上 1 cm 处的粗度为新梢基径(精确到 0.1 cm),每个指标 3 次重复。

1.3.2 光合气体交换参数的测定 于胁迫开始 3、9、15 d 后采用 3051D 型植物光合测定仪对各品种净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)进行测定,测量时间为 9∶00—11∶00,测定时均选取各株系葡萄植株梢尖下数第 4、5 片完全展开叶,并且测定时各被测叶片位于相对一致的光照条件。

1.3.3 离子含量测定 于胁迫开始 3、9、15 d 后取各砧木品种 7~9 节完全展开叶及根系,用去离子水洗净、滤纸擦干、液氮速冻,于-80℃冰箱中保存备用。采用火焰原子吸收光谱法测定 Na^+、K^+、Ca^{2+}、Mg^{2+}。采用试剂盒说明书指示测定 Cl^-,试剂盒购于南京建成生物工程研究所。

根-叶离子选择性运输系数 S_{K-Na}、S_{Ca-Na}、S_{Mg-Na} 计算方法参照於丙军等[14],计算公式如下:

$$S_{K-Na} = \text{叶}(K^+/Na^+)/\text{根}(K^+/Na^+) \quad (2)$$

$$S_{Ca-Na} = \text{叶}(Ca^{2+}/Na^+)/\text{根}(Ca^{2+}/Na^+) \quad (3)$$

$$S_{Mg-Na} = \text{叶}(Mg^{2+}/Na^+)/\text{根}(Mg^{2+}/Na^+) \quad (4)$$

式中,K^+、Ca^{2+}、Mg^{2+}、Na^+ 均表示离子含量(mg·g^{-1})。

1.4 数据统计与分析

采用 Excel 2019 和 Origin 2021 进行数据处理和绘图,用 SPSS 进行样本间差异显著性多重检验($P<0.05$)。

2 结果与分析

2.1 NaCl 处理对 13 种葡萄砧木盐害指数的影响

NaCl 处理 20 d 后,观察 13 种葡萄砧木叶片表型(参见图 1,见 124 页),进行盐害分级并计算其盐害指数,结果如表 3 所示。由表 3 可知,各砧木品种耐盐性存在明显差异,其中 101-14、110R 叶片受盐害影响最小,叶片枯萎现象最少,只出现少量褐斑,属高抗盐品种;5BB、Dogridge、香槟尼叶片出现叶脉变黄、叶缘卷枯现象且存在轻度落叶,属抗盐品种;贝达、B.R.No.2、5C 叶尖、叶缘焦枯,盐害指数均处于 0.41~0.60 范围内,属中抗盐品种;Valiant、山河 2 号生长受到明显抑制,叶枯、叶落现象严重,属盐敏感品种;188-08、3309C、140R 大部分叶片脱落,枝条死亡现象严重,耐盐性极弱,属盐高敏感品种。根据盐害指数对 13 种葡萄砧木耐盐性排序为:110R>101-14>Dogridge>5BB>香槟尼>5C>贝达>B.R.No.2>Valiant>山河 2 号>188-08>140R=3309C。

2.2 NaCl 处理对 13 种葡萄砧木生长量的影响

NaCl 处理结束后(20 d),各葡萄砧木基部茎粗增加量变化如图 2A 所示。由图 2A 可知,盐胁迫下各品种砧木茎粗增加量存在明显差异。除 B.R.No.2

表 2 耐盐性分级标准

Table 2 Grade standard of salt tolerance

级别 Grade	耐盐性分级 Salt tolerance classification	盐害指数 Salt damage index
1	高抗盐 High salt tolerance	0~20.0
2	抗盐 Salt tolerance	20.1~40.0
3	中抗盐 Moderate salt tolerance	40.1~60.0
4	盐敏感 Salt sensitive	60.1~80.0
5	盐高敏感 High salt sensitive	80.1~100.0

表 3 13 种葡萄砧木盐害指数

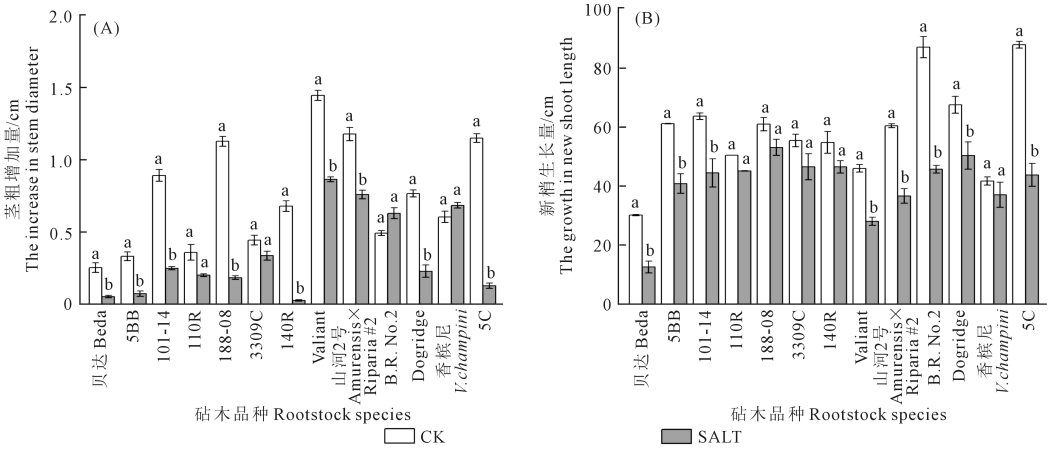
Table 3 Salt injury index of 13 grape rootstocks

砧木品种 Rootstock species	盐害指数 Salt damage index	耐盐性分级 Salt tolerance classification
110R	0.15	1
101-14	0.19	1
Dogridge	0.28	2
5BB	0.30	2
香槟尼 *V.champini*	0.35	2
5C	0.47	3
贝达 Beta	0.51	3
B.R.No.2	0.57	3
Valiant	0.64	4
山河 2 号 Amurensis×Riparia #2	0.75	4
188-08	0.89	5
140R	1.00	5
3309C	1.00	5

和香槟尼外,其余各砧木茎粗生长受到显著抑制。盐胁迫下各葡萄砧木新梢生长量的变化如图 2B 所示。由图 2B 可知,盐胁迫显著降低了各品种砧木的新梢增加量。贝达、B.R.No.2、5C 的新梢增加量较 CK 降低最为显著,分别降低了 57.86%、47.36%、50.05%;110R、188-08、3309C、140R 和香槟尼盐胁迫下新梢生长受到的抑制较小。

2.3　NaCl 处理对 13 种葡萄砧木光合作用的影响

由表 4 可知,NaCl 胁迫下各品种砧木叶片 P_n 均显著下降。盐胁迫处理 15 d 后,P_n 较高的品种有 5C、



注:小写字母表示 CK 与 SALT 处理间具有显著性差异($P<0.05$),下同。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences between CK and SALT treatment at $P<0.05$, the same below.

图 2　盐胁迫下 13 种葡萄砧木生长量变化

Fig.2　Changes in growth of 13 grape rootstocks under salt stress

表 4　盐胁迫下 13 种葡萄砧木光合参数变化

Table 4　Changes in photosynthetic parameters of 13 grape rootstocks under salt stress

砧木品种 Rootstock species	处理 Treatment	净光合速率 P_n /(μmol·m^{-2}·S^{-1})			气孔导度 G_s /(mol·m^{-2}·S^{-1})			蒸腾速率 T_r /(mol·m^{-2}·S^{-1})		
		3 d	9 d	15 d	3 d	9 d	15 d	3 d	9 d	15 d
贝达 Beda	CK	3.86±0.07a	8.42±0.83a	4.58±0.52a	12.39±1.3a	14.48±0.17a	8.71±0.29a	1.64±0.08a	2.22±0.05a	1.71±0.02a
	SALT	3.8±0.46a	1.6±0.31b	1.98±0.41b	9.39±0.67b	7.75±0.71b	6.8±0.24a	1.38±0.14b	0.64±0.16b	0.42±0.04b
5BB	CK	7.84±1.9a	5.64±0.73a	2.22±0.34a	17.28±0.51a	16.41±0.96a	7.28±0.34a	1.44±0.07a	1.72±0.09a	2.06±0.02a
	SALT	8.34±0.18a	5.16±0.34a	2.54±0.39b	12.39±0.61b	11.93±0.5b	5.24±0.33a	1.22±0.06a	0.84±0.07b	0.36±0.02b
101-14	CK	5.96±0.91a	4.06±0.93a	6.58±0.3a	15.24±1.42a	15.88±0.31a	9.55±0.29a	1.9±0.15a	1.22±0.08a	2.04±0.02a
	SALT	5.68±0.62a	1.06±0.17b	1.56±0.17b	9.23±0.52b	5.08±0.31b	6.11±0.2b	1.74±0.14a	0.36±0.07b	0.56±0.02b
110R	CK	5.04±0.28a	7.7±0.76a	5.94±0.62a	13.71±0.38b	10.72±0.24a	11.18±0.81a	1.32±0.14a	1.24±0.02a	1.81±0.02a
	SALT	4.62±0.62a	1.56±0.2b	1.64±0.24b	20.61±1.66a	6.25±0.5b	7.14±0.18b	0.96±0.05b	0.4±0.06b	0.44±0.02b
188-08	CK	5.9±0.36a	5.52±0.96a	5.62±0.23a	25.99±2.08a	21.53±0.33a	15.99±0.18a	1.92±0.14a	1.36±0.04a	1.53±0.03a
	SALT	4.96±0.45a	0.86±0.16b	0.48±0.52b	21.4±3.23b	10.73±1.59b	9.75±0.33b	1.83±0.2a	0.92±0.14b	0.2±0.02b
3309C	CK	6.72±0.23a	6.4±0.53a	6.48±0.3a	16.68±1.64b	12.38±0.71a	17.83±0.47a	1.66±0.22a	1.5±0.07a	1.62±0.02a
	SALT	5.02±0.88b	2.7±0.15b	2.34±0.57b	22.44±2.05a	5.99±0.15b	11.29±0.39b	1.61±0.17a	0.56±0.07b	0.2±0.03b
140R	CK	6.86±0.97a	6.72±1.37a	5.36±1.83a	22.44±2.52a	9.69±0.41a	17.44±0.36a	2.09±0.12a	2.42±0.04a	1.92±0.06a
	SALT	4.56±1.05b	3.02±0.56b	0.38±0.15b	12.06±0.99b	8.18±0.98a	3.09±0.72b	1.84±0.2a	1.24±0.16b	0.18±0.08b
Valiant	CK	5.72±0.81a	5.36±1.05a	4.36±1.41a	13.56±1.36a	12.38±1.53a	17.94±0.36a	1.7±0.09a	1.54±0.14a	2.12±0.05a
	SALT	4.02±0.28b	3.22±0.49b	2.94±1.25b	9.66±0.84b	4.42±0.54b	9.88±0.63b	1.12±0.17b	0.76±0.13b	0.51±0.02b
山河 2 号 Amurensis×Riparia #2	CK	4.26±0.44a	6.94±1.29a	5.06±0.38a	13.05±0.87a	27.91±0.51a	15.73±0.36a	1.06±0.09a	2.28±0.11a	2.1±0.03a
	SALT	4.92±0.48a	0.9±0.39b	1.64±0.17b	13.98±0.88a	7.27±1.84b	9.49±0.31b	1.09±0.12a	1.22±0.16b	0.33±0.04b
B.R.No.2	CK	4.8±0.49a	2.92±0.61a	6.2±0.17a	17.58±1.8a	13.12±0.3a	15.08±0.33a	1.54±0.08a	1.34±0.02a	1.68±0.04a
	SALT	4.06±0.2a	3.74±0.71b	2.16±0.65b	15.76±0.35a	10.39±0.42b	10.04±0.54b	1.22±0.15b	0.73±0.03b	0.52±0.03b
Dogridge	CK	8.8±0.84a	9.96±1.42a	5.28±0.43a	27.75±1.22a	22.22±0.3a	26.13±0.75a	2.52±0.13a	2.24±0.02a	2.2±0.04a
	SALT	7.36±1.16b	3.2±0.16b	3.36±1.6b	22.93±1.13b	6.68±2.14b	15.86±0.48b	2.12±0.21b	1.1±0.23b	0.58±0.06b
香槟尼 *V.champini*	CK	6.74±0.38a	5.64±0.93a	4.68±0.24a	12.66±1.02a	16.82±1.33a	17.41±0.49a	1.02±0.04a	1.5±0.13a	1.82±0.04a
	SALT	4.74±0.95b	1.8±0.58b	0.96±0.27b	13.65±0.51a	11.63±1.06b	7.34±0.38b	1.12±0.13a	0.74±0.11b	0.29±0.02b
5C	CK	7.56±1.13a	2.7±0.4a	4.5±1.09a	11.73±0.76a	11.18±0.36a	15.83±0.53a	1.8±0.07a	1.32±0.04a	1.69±0.02a
	SALT	6.46±0.8a	1.5±0.23b	3.48±0.79a	11.73±0.76a	9.92±0.55a	10.73±0.03b	1.92±0.09a	0.92±0.05b	0.53±0.05b

注:数值为均值±标准差,小写字母表示同一时间不同处理间差异显著($P<0.05$)。

Note:The data are represented by mean ± standard deviation. Different lowercase letters indicate significant differences among different treatments at the same time ($P<0.05$).

Dogridge 和 Valiant，140R、188－08 叶片 P_n 分别为 0.38、0.48 μmol · m^{-2} · S^{-1}，植株叶片基本枯萎，光合作用消失。盐胁迫下各葡萄砧木 G_s 显著降低。胁迫处理 3 d 后，110R、3309C、山河 2 号、香槟尼的 G_s 均高于 CK；胁迫处理 9 d 后，贝达、101－14、Valiant、5C 的 G_s 呈先升高后降低的变化趋势；胁迫处理 15 d 后，除 5BB 外，各品种的 G_s 均显著低于正常生长植株。盐胁迫下各葡萄砧木 T_r 显著降低。胁迫处理 15 d 后，Dogridge 和 101－14 仍有较高的 T_r（分别为 0.58、0.56 mol · m^{-2} · S^{-1}），140R 和 188－08 的 T_r 则降至最低（分别为 0.183、0.20 mol · m^{-2} · S^{-1}）。结果表明，在持续的盐胁迫下，盐敏感砧木净光合速率与蒸腾速率显著低于耐盐砧木。

2.4 NaCl 处理对 13 种葡萄砧木不同器官离子含量的影响

2.4.1 Na^+含量 NaCl 胁迫下各品种砧木叶片和根系 Na^+含量如图 3 所示。盐胁迫后期各品种砧木 Na^+含量均显著高于对照组，根系 Na^+含量低于叶片。胁迫初期（3 d），除 3309C 叶片内 Na^+增加量未达到显著水平外，其余各砧木叶片与根系内 Na^+含量均显著高于 CK。胁迫中期（9 d），山河 2 号叶片内 Na^+含量较 CK 出现轻微降低，其余各砧木均显著高于对照组；根系内以 110R 增幅最低，为 7.5%，山河 2 号、140R 增幅最大，分别为 114.1%、166.3%。胁迫后期（15 d），香槟尼、188－08、山河 2 号、3309C 叶片内 Na^+含量较前期大幅度增加，增幅在 187.6%～197.0%之间；山河 2 号、香槟尼根系内 Na^+含量增

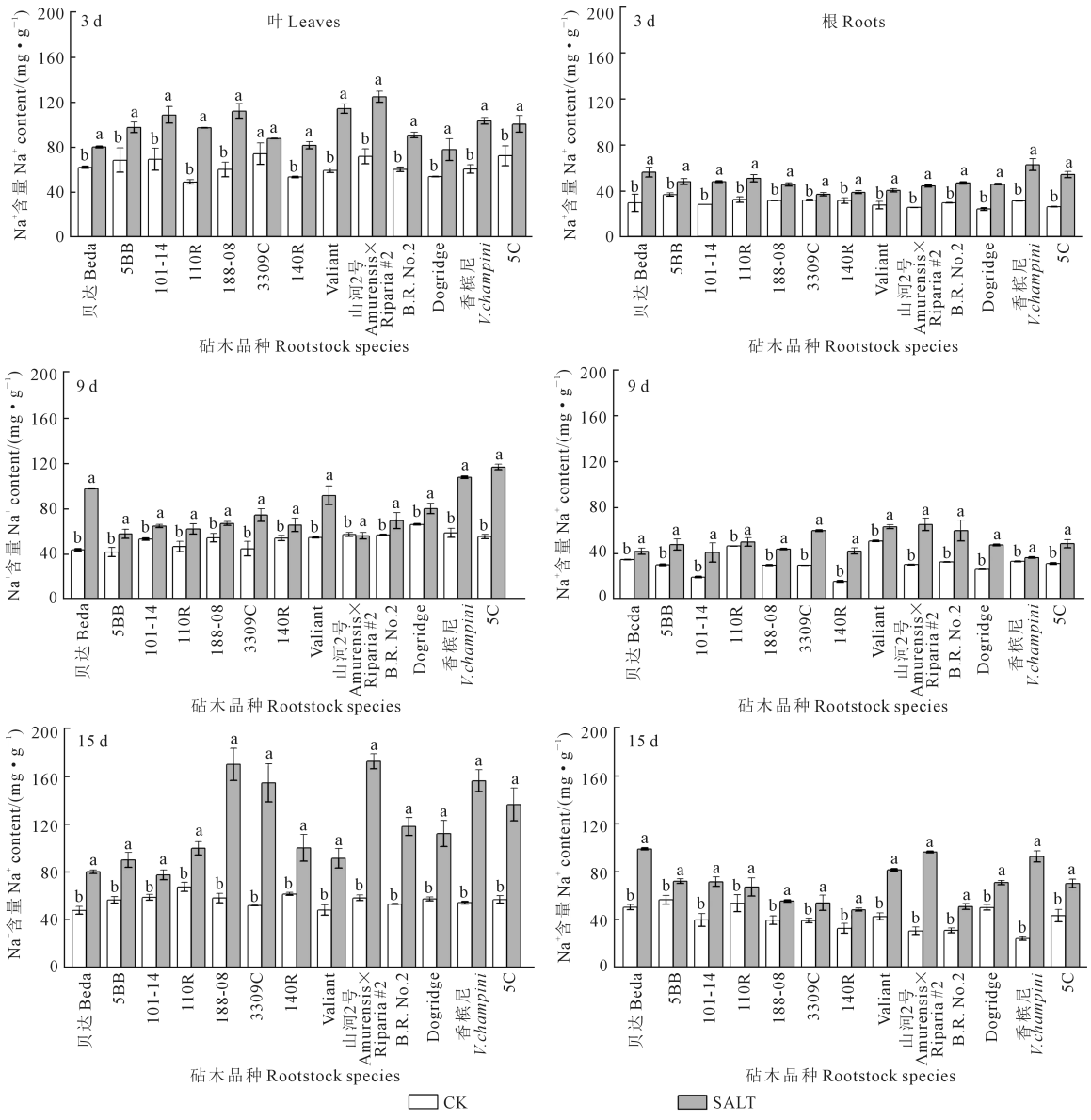


图 3 盐胁迫下 13 种葡萄砧木 Na^+含量变化

Fig.3 Changes in Na^+ content of 13 grape rootstocks under salt stress

加幅度最大,分别较 CK 增加了 216.3%和 284.4%,其余各品种增幅均小于 100%。结果表明,各品种砧木 Na^+含量存在较大差异,部分砧木品种通过控制 Na^+吸收以提高植株抗盐性。

2.4.2　K^+含量　盐胁迫下各品种砧木叶片和根系 K^+含量如图 4 所示。盐胁迫后期各砧木 K^+含量均显著低于对照组;地上部、地下部表现出相同的变化规律。胁迫前期(3 d),部分砧木与对照组相比 K^+含量呈上升趋势,以 188-08 增加最为显著,叶片内增加 45.84%,根系内增加 23.44%。胁迫中期(9 d),处理组与对照组相比变化幅度较小,叶片内 K^+变化范围介于-17.07%~28.34%,根系内 K^+变化范围介于-24.99%~10.59%。胁迫后期(15 d),除山河 2 号叶片内 K^+含量略微升高外,其余各砧木均出现不同程度降低,且根系的变化幅度大于叶片。结果表明,持续的盐胁迫会抑制叶片与根系对 K^+的吸收,而 K^+的降低使细胞膨压、膜电位、膜完整性和功能受到损害,最终导致植株受损。

2.4.3　Ca^{2+}含量　盐胁迫下各品种砧木叶片和根系 Ca^{2+}含量变化如图 5 所示。盐胁迫后期各砧木 Ca^{2+}含量均显著低于正常生长植株;叶片内 Ca^{2+}含量高于根系,且地上部、地下部变化规律相一致。胁迫初期(3 d),除 188-08 叶片、根系及香槟尼根系 Ca^{2+}含量高于对照组外,其余各砧木、各器官 Ca^{2+}含量均低于正常生长植株。胁迫中期(9 d),各砧木品种叶片、根系 Ca^{2+}含量均大幅度降低。胁迫后期(15 d),各砧木品种 Ca^{2+}含量降低幅度达到最大,根系降幅大于叶片;110R、Dogridge、5BB 在叶片、根系

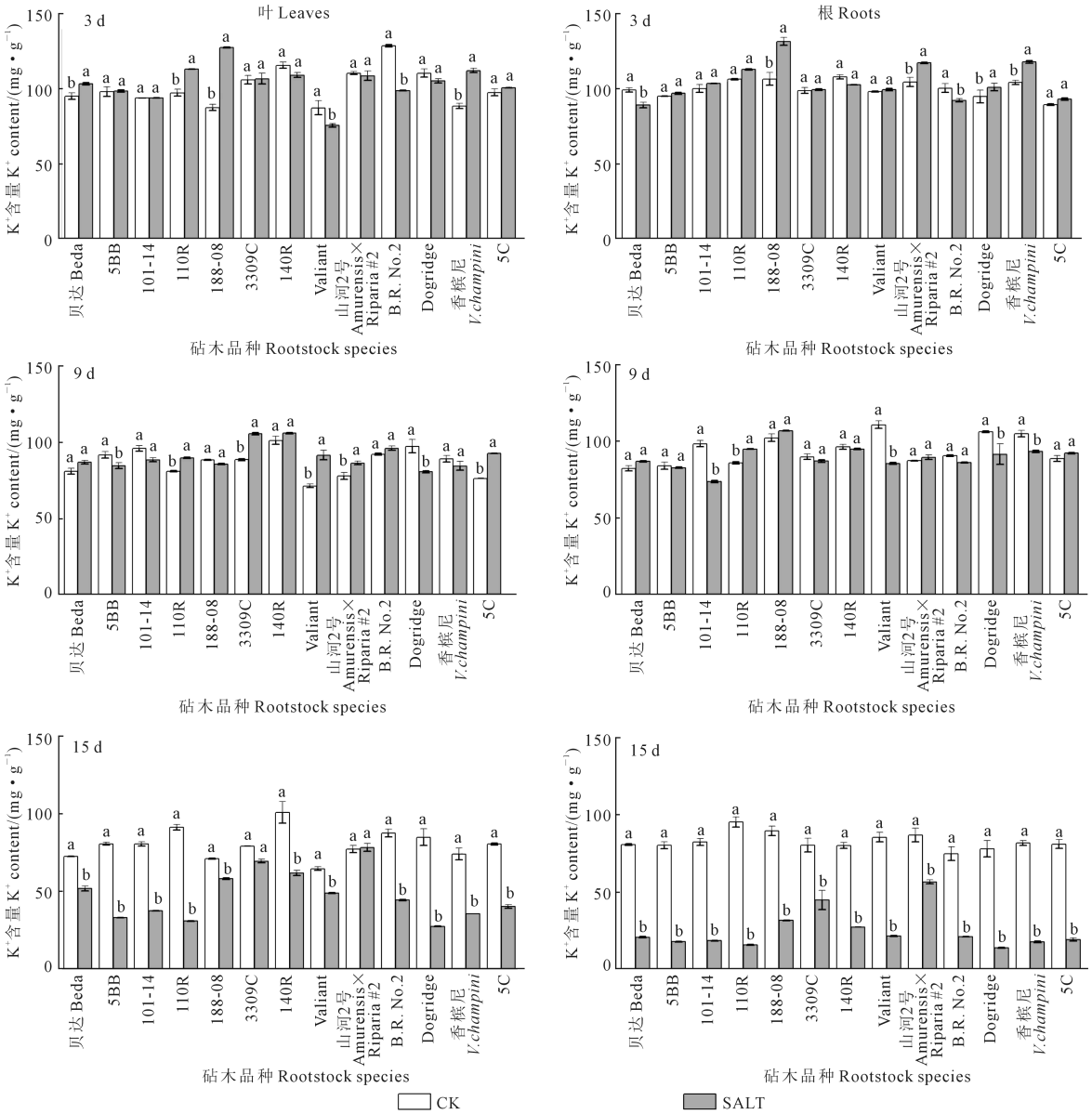


图 4　盐胁迫下 13 种葡萄砧木 K^+含量变化

Fig.4　Changes in K^+ content of 13 grape rootstocks under salt stress

内降幅均为最大，叶片内降幅分别为 68.93%、66.46%、55.36%，根系内降幅分别为 85.03%、83.77%、78.82%，表明其在盐害环境下吸收 Ca^{2+} 的能力较差。

2.4.4 Mg^{2+} 含量 盐胁迫下各品种砧木叶片和根系 Mg^{2+} 含量变化如图 6 所示。盐胁迫后期处理组叶片和根系 Mg^{2+} 含量均显著低于对照组，且叶片内 Mg^{2+} 含量高于根系。胁迫前期(3 d)，处理组叶片 Mg^{2+} 含量较对照组变化幅度较小，变化范围为 -20.63%~21.04%，根系 Mg^{2+} 含量除 5C、香槟尼、山河 2 号较 CK 有所下降外，其余均较对照增加，Dogridge 增幅最大，为 151.4%。胁迫中期(9 d)，香槟尼、3309C、B.R.No.2 叶片 Mg^{2+} 含量较 CK 有轻微增长，其余各砧木均呈下降趋势；根系 Mg^{2+} 含量较 CK 均呈下降趋势，降幅在 4.98%~65.59%之间。胁迫后期(15 d)，各品种砧木叶片和根系较 CK 大幅度降低，其中降幅较大的是 140R、Dogridge 叶片及 110R、Dogridge 根系，降幅均在 70%以上。结果表明，持续的盐害会抑制葡萄砧木对 Mg^{2+} 的吸收。

2.4.5 Cl^- 含量 盐胁迫下各葡萄砧木品种叶片和根系 Cl^- 含量变化如图 7 所示。盐胁迫后期 Cl^- 含量均显著高于对照组；根系内 Cl^- 含量高于叶片，部分砧木地上部、地下部则表现出相反的规律。胁迫初期(3 d)，140R 叶片内 Cl^- 含量较 CK 增幅最大，

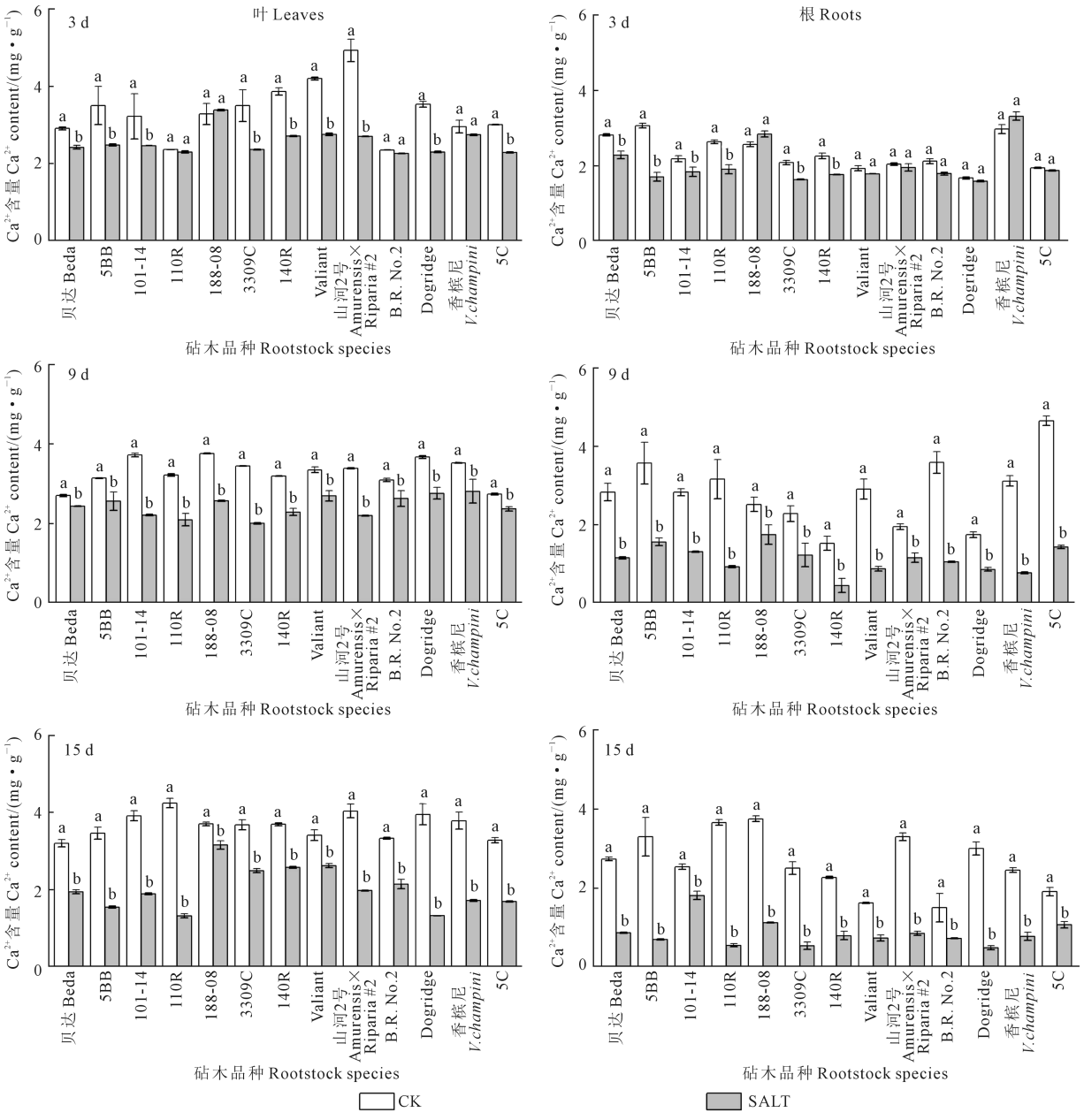


图 5 盐胁迫下 13 种葡萄砧木 Ca^{2+} 含量变化

Fig.5 Changes in Ca^{2+} content of 13 grape rootstocks under salt stress

为 148.7%,而根系内 Cl^- 含量较 CK 有所下降;Dogridge 根系内 Cl^- 含量增幅最大,为 311.1%,但叶片内较 CK 降低 5.55%。胁迫中期(9 d),香槟尼、Valiant、140R、3309C 叶片内 Cl^- 含量增幅较大,均大于 100%,其中 3309C 增幅最大(418.9%);根系内增幅较大的为 B.R.No.2、山河 2 号、Dogridge、188-08,增幅均大于 200%,其中 188-08 增幅最大(549.0%)。胁迫后期(15 d),各品种砧木 Cl^- 含量均显著高于对照组,188-08、140R 叶片及根系内 Cl^- 增加量高于其他砧木。结果表明,不同葡萄砧木对 Cl^- 的选择性吸收与截流存在差异,进而导致其抗盐性出现差异。

2.5　NaCl 处理对 13 种葡萄砧木不同器官离子分配的影响

植物通过调节自身离子平衡,即 K^+、Mg^{2+}、Ca^{2+} 的重排来抵御体内 Na^+ 过量积累造成的危害,由此 K^+/Na^+、Ca^{2+}/Na^+、Mg^{2+}/Na^+ 可作为评价植株耐盐性强弱的指标(图 8)。各品种间不同组织 K^+/Na^+ 降低幅度不同,与 CK 相比,叶片中降幅最大的是香槟尼、Dogridge、5C,降幅较小的是 Valiant、贝达;根系中降幅最大的是香槟尼、101-14 和 Dogridge,降幅较小的是 188-08、3309C。除 5BB 根系 Ca^{2+}/Na^+ 显著高于对照外(增幅为 68.33%),其余各砧木不同组织间均出现不同程度降低,叶片内 Ca^{2+}/Na^+ 降低幅度介于 69.77%~13.64%,根系内 Ca^{2+}/Na^+ 降低幅度介于 91.26%~53.85%。Mg^{2+}/Na^+ 在各品种间降低幅度不同,与 CK 相比,叶片中降幅最大的是 Dogridge、香槟尼、5BB,降幅较小的是贝达、3309C;根系中降幅最大的是香槟尼、101-14 和山河 2 号,降幅较小的是 5BB、3309C。盐胁迫 15 d 后,除 5BB 根系 Ca^{2+}/Na^+ 显著高于对照外,其余各砧木叶片和

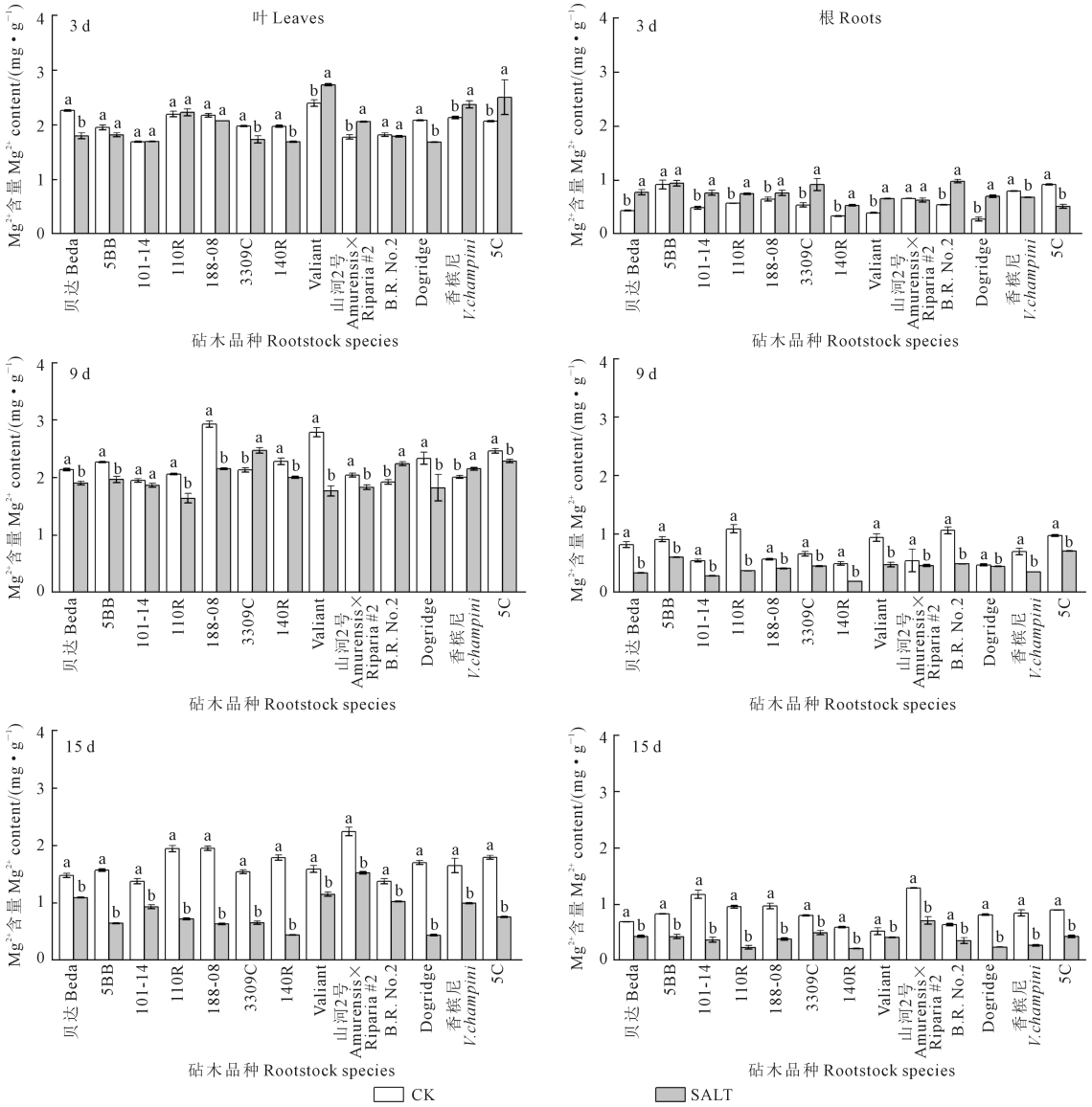


图 6　盐胁迫下 13 种葡萄砧木 Mg^{2+} 含量变化

Fig.6　Changes in Mg^{2+} content of 13 grape rootstocks under salt stress

根系 Ca^{2+}/Na^+、K^+/Na^+、Mg^{2+}/Na^+值均显著低于对照组。结果表明,盐胁迫下植株大量吸收 Na^+,对 Ca^{2+}、K^+、Mg^{2+} 吸收量减少;此外,根系内 K^+/Na^+、Ca^{2+}/Na^+、Mg^{2+}/Na^+降幅高于叶片。

2.6 NaCl 处理对 13 种砧木不同器官离子选择性运输的影响

S_{x-Na}表示盐害条件下,Na^+含量对植株吸收其他矿质元素的影响程度,比值越大,表明植株吸收 K^+、Ca^{2+}和 Mg^{2+}或向地上部运输的选择性越大,具有较强的抗盐性。由表 5 可知,盐胁迫 15 d 后各品种砧木 S_{K-Na}、S_{Ca-Na}、S_{Mg-Na}差异明显,其中 S_{K-Na}、S_{Ca-Na}、S_{Mg-Na}值较小的是砧木 3309C、188-08、山河 2 号,较大的是砧木贝达、Valiant、101-14,推测 NaCl 处理可能降低了 3309C、188-08、山河 2 号砧木对 K^+、Ca^{2+}和 Mg^{2+}向地上部运输的选择性,而贝达、Valiant、101-14 能够维持 K^+、Ca^{2+}和 Mg^{2+}向地上部运输的能力,具有较强的耐盐性。

2.7 耐盐指标相关性分析

将相关系数作为依据,对耐盐性指标与葡萄砧木进行聚类,其相关性越大,距离越小,越相似,聚类聚在一起。由聚类热图可见(图 9),左侧的树形结构得出,与盐害指数相关性较高的指标有根系 K^+/Na^+、Mg^{2+}/Na^+、K^+含量,茎粗增加量与根系离子含量及叶片 Mg^{2+}含量相关;离子选择性运输系数与叶片离子分配相关性较高,与盐害指数之间相关性较低。结果表明,根系 K^+/Na^+、Mg^{2+}/Na^+值可作为离子层面评价植株耐盐性强弱的主要指标。由上方的树形结构得出,盐高敏感砧木 188-08、3309C、140R 之间相关性较高;高抗盐砧木 110R 与抗盐砧木 5BB、Dogridge、香槟尼间关联性较强,但高抗盐砧木 101-14 与 110R 间相关性不高,推测其抗盐机制间存在差异。

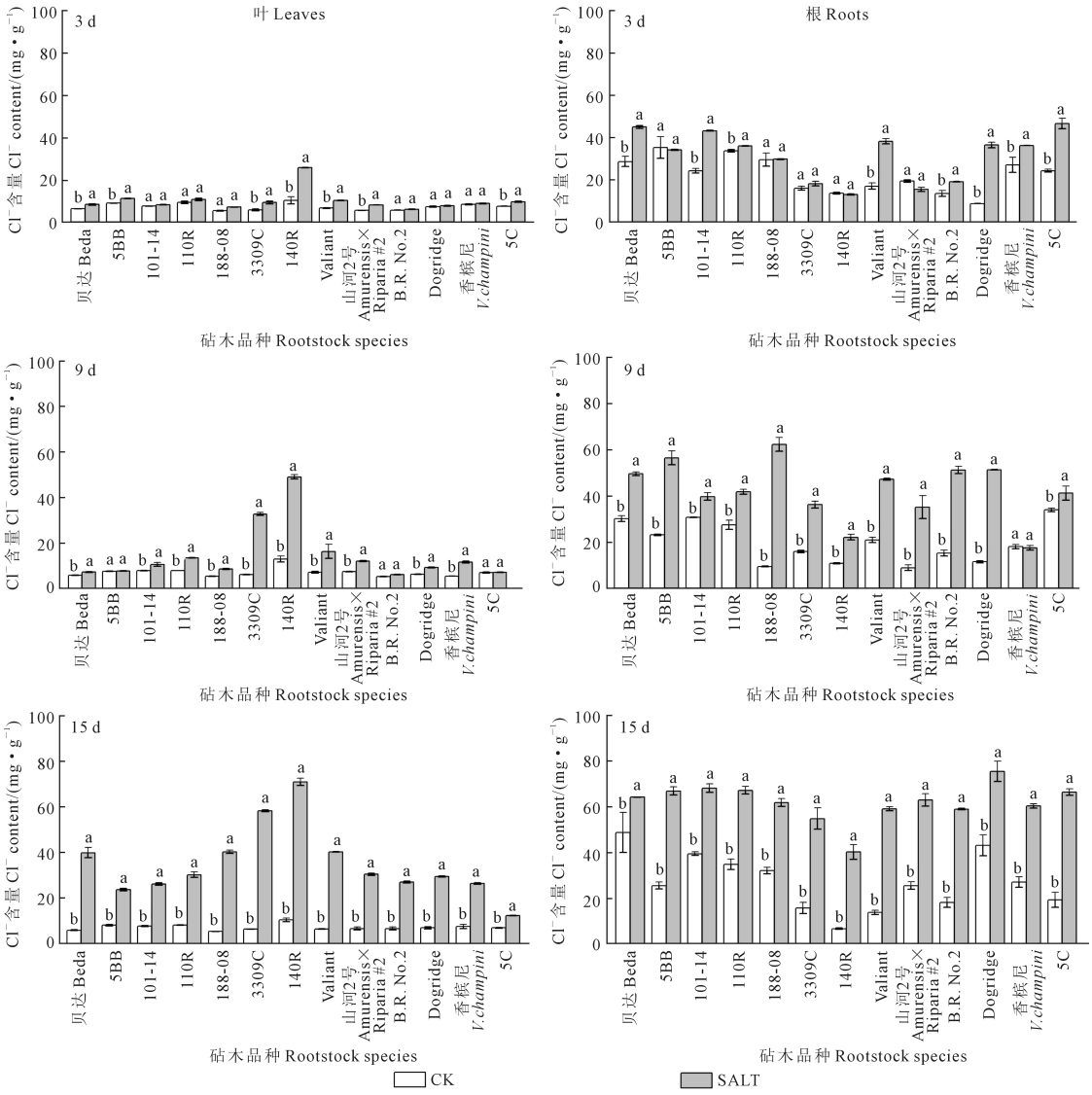


图 7 盐胁迫下 13 种葡萄砧木 Cl^-含量变化

Fig.7 Changes in Cl^- content of 13 grape rootstocks under salt stress

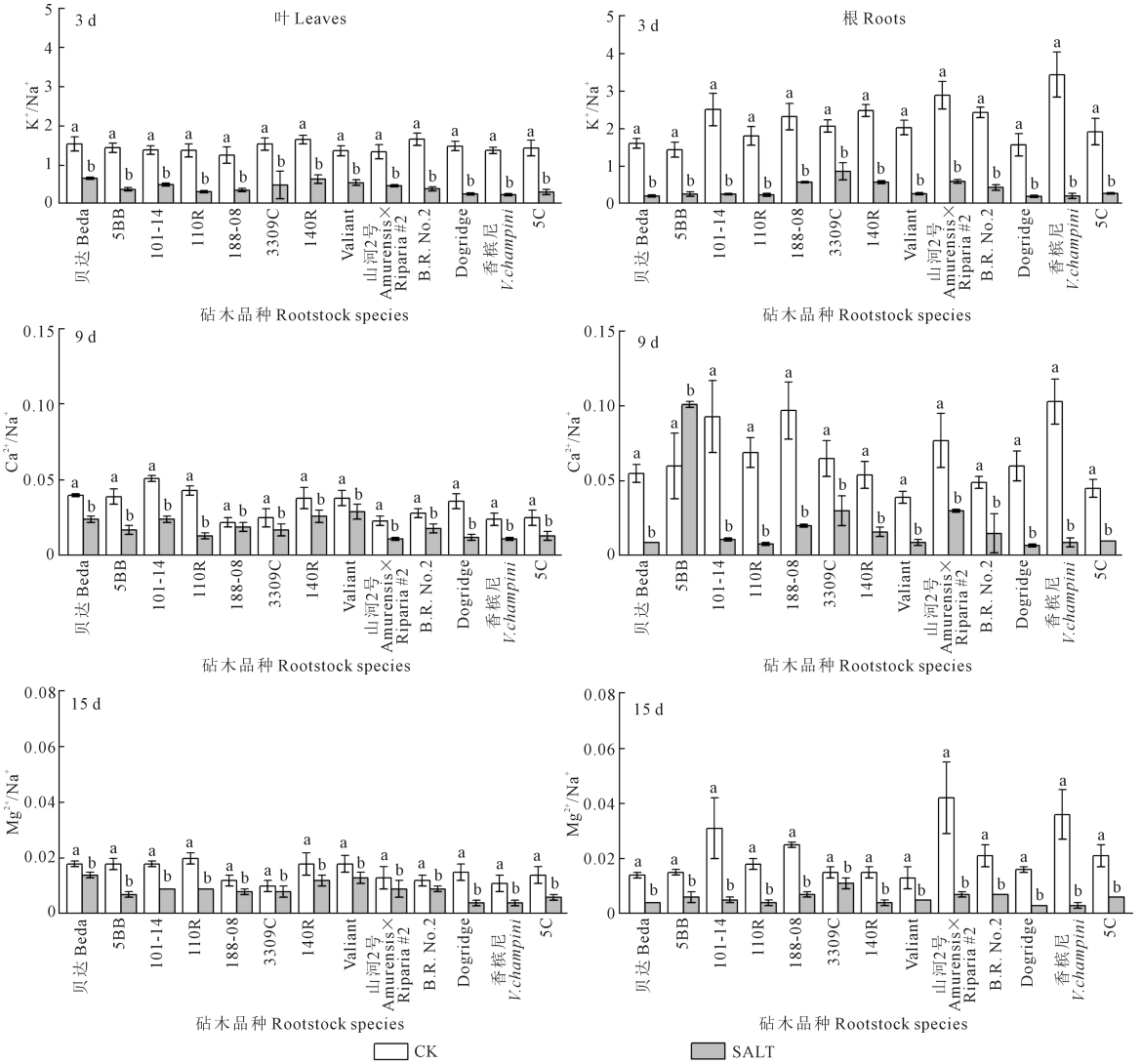


图 8　盐胁迫 15 天后 13 种葡萄砧木 K^+/Na^+、Ca^{2+}/Na^+和 Mg^{2+}/Na^+的变化

Fig.8　Changes in K^+/Na^+, $Ca^{2+}/Na^+$and Mg^{2+}/Na^+ of 13 grape rootstocks after 15 days of salt stress

表 5　盐胁迫 15 d 后 13 种葡萄砧木 S_{K-Na}、S_{Ca-Na}和 S_{Mg-Na}的变化

Table 5　Changes in S_{K-Na}、S_{Ca-Na}和 $S_{Mg-Na}$of 13 grape rootstocks after 15 days of salt stress

砧木品种 Rootstock species	S_{K-Na}	S_{Ca-Na}	S_{Mg-Na}
贝达 Beta	3.12±0.59a	2.77±0.23ab	3.16±0.31a
5BB	1.52±0.54bcd	1.81±0.63cd	1.28±0.53efg
101-14	1.89±0.30bc	2.17±0.39bc	1.88±0.23cde
110R	1.31±0.24cde	1.64±0.39cde	2.18±0.75bcd
188-08	0.61±0.07f	0.93±0.11efg	1.10±0.03fg
3309C	0.60±0.53f	0.62±0.33fg	0.75±0.22g
140R	1.12±0.17def	1.61±0.14cde	2.69±0.73ab
Valiant	2.07±0.50b	3.44±1.39a	2.56±0.68abc
山河 2 号 Amurensis×Riparia #2	0.78±0.11ef	0.39±0.02g	1.23±0.44efg
B.R.No.2	0.90±0.08def	1.26±0.08def	1.27±0.19efg
Dogridge	1.25±0.18de	1.73±0.25cde	1.17±0.12efg
香槟尼 *V.champini*	1.23±0.50de	1.34±0.48cdef	1.55±0.5def
5C	1.12±0.35def	1.30±0.23def	0.94±0.24fg

注:数据为平均值±标准差。小写字母表示各砧木品种间存在显著性差异（$P<0.05$）。

Note:The data are represented by mean ± standard deviation. Different lowercase letters indicate significant difference among varieties of rootstocks at $P<0.05$.

3　讨　论

3.1　NaCl 胁迫对葡萄砧木生长及光合特性的影响

生长量是衡量植株耐盐性的表观指标之一。在盐分条件下,植株可能会遭受渗透、离子和氧化胁迫,从而抑制生长和发育[15]。高浓度盐通过影响植株根系对水分与养分的吸收来降低植株产能与生长量。植物吸收大量有害离子,导致细胞伸长与分裂受阻,代谢遭到破坏,植株生长缓慢。本试验中,植株茎粗增加量、梢长增加量较对照均显著下降,这与前人研究结果相一致[16]。除了重新分配各器官的生物量以维持植株的生存外,光合作用的降低减少植株能量损耗,从而降低植物对盐胁迫的响应。盐逆境胁迫下,引起植物叶片光合效率降低因素主要有气孔因素和非气孔因素两种。在盐胁迫过程中,随着胁迫时间的不断延长,光合作用的限制

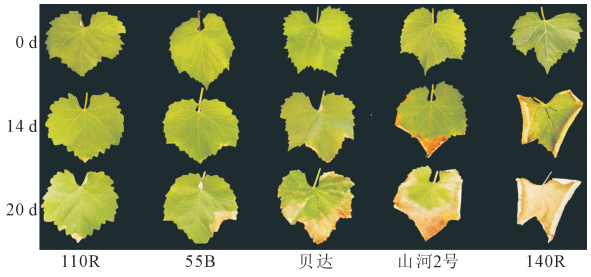


图 1 盐胁迫下 5 种代表性砧木表观影响

Fig.1 Apparent effects of 5 representative rootstocks under salt stress

由初期气孔限制逐渐转变为非气孔限制，同时 Na^+ 对光合作用存在离子效应，可能会引起气孔关闭，进而减少了植株对 Na^+ 和 Cl^- 的吸收与运输[17]。本试验发现，盐胁迫下葡萄砧木 G_s 变化幅度大于 T_r 和 P_n，表明 G_s 的减少是植株响应盐胁迫的主要表现。袁军伟等[18]和牛锐敏等[19]研究发现，5BB、101-14、110R 属抗盐砧木，贝达、Dogridge、山河 2 号、5C 属中抗盐砧木，3309C、188-08、140R 属盐敏感砧木，这与本研究结果相一致。

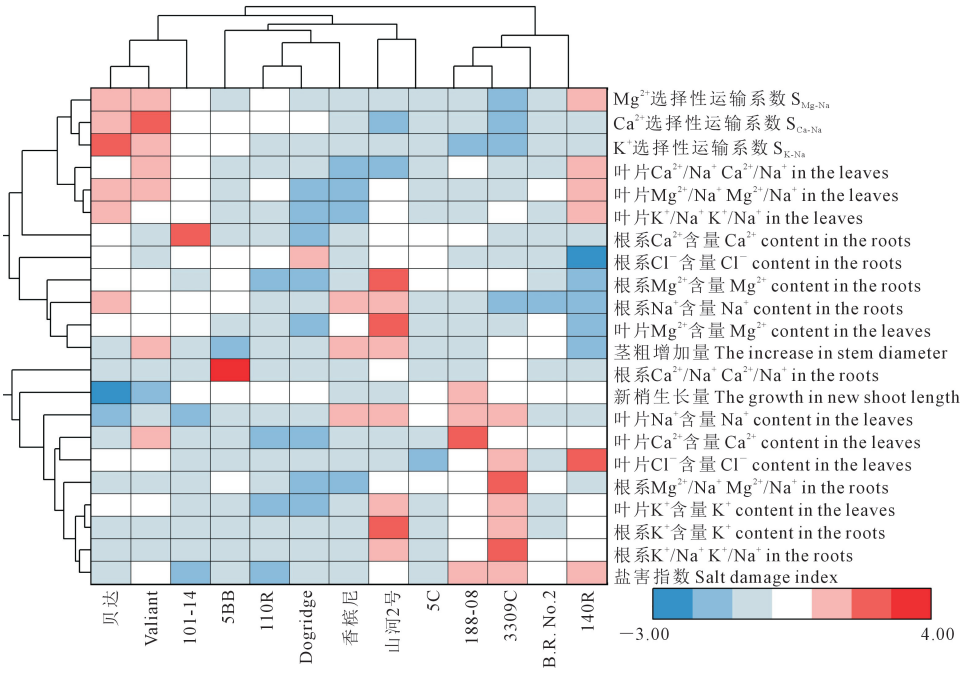


图 9 耐盐指标相关性分析

Fig.9 Correlation analysis of salt tolerance index

3.2 NaCl 胁迫对葡萄砧木离子含量的影响

植株耐盐性的关键是盐生植物能够调节 Na^+ 和 Cl^- 的吸收，同时将 K^+ 和 Mg^{2+} 浓度维持在激活基本酶活性所需的水平[20]。对葡萄砧木而言，遭受 Na^+ 毒性的主要组织器官是叶片，抗盐植株通过限制 Na^+ 向地上部分运输，减少地上部积累，造成根部 Na^+ 的高度积累，以抵抗盐分胁迫。本研究中胁迫前期大部分植株叶片 Na^+ 含量高于根系，随着盐胁迫的进行，根系截留作用显现，部分砧木叶片 Na^+ 含量低于根系，抗盐砧木品种 101-14、110R、5BB 均体现了这一特点。盐敏感砧木 188-08、3309C、140R 叶片 Na^+ 含量一直高于根系，叶片内高浓度的 Na^+ 会破坏植物细胞对其他离子的吸收，从而对许多代谢途径产生不利影响，植株生长发育受抑制，最终死亡。Cl^- 作为一种必需的微量营养素，调节叶片渗透势和膨压，并刺激植物生长，然而高浓度 Cl^- 会抑制光合作用和植株生长[21]。研究表明，盐胁迫下 140R、3309C、188-08 等盐敏感砧木叶片 Cl^- 大量积累，叶片焦萎枯黄，根系与叶片变化趋势相同，且根系 Cl^- 含量高于叶片；101-14、188-08、5BB 等抗盐砧木叶片较其他砧木 Cl^- 含量低，而根系 Cl^- 含量高于其他品种。由此可知，抗盐砧木将 Cl^- 截留于根系或外排，减少 Cl^- 向地上部运输。盐敏感砧木 Cl^- 由根系运输至叶片，高浓度 Cl^- 抑制光合作用、破坏酶活性，导致植株死亡。Gong 等[22]研究发现盐害条件下 140R 的 Cl^- 外排能力较强且耐盐性较强，这与本研究结果存在差异，猜测可能是取样时间、盐处理、栽培方式等因素所引起，需进一步研究证实。

受盐害影响，植株 Na^+ 过量摄入可导致 K^+、Ca^{2+}、Mg^{2+} 吸收和分布受到抑制、离子稳态被破坏。在植物中，K^+ 是主要的细胞阳离子和必需营养素，对维持细胞膨压、膜电位、膜完整性和功能以及不

同途径中许多酶的活性至关重要[23]。植物组织在盐胁迫下保持 K^+稳态对实现耐盐性很重要,过量的 Na^+取代 K^+可导致许多蛋白质的活性降低,植株程序性死亡。NaCl 胁迫影响 Ca^{2+}吸收并降低胞质 Ca^{2+}浓度,Ca^{2+}在膜稳定性、维持渗透平衡和细胞内信号传导等方面至关重要[15]。本研究发现,盐胁迫下抗盐砧木 5BB、110R、Dogridge 叶片内 Ca^{2+}保持较高的摄入量、根系摄入量较低,表明叶片内高浓度 Ca^{2+}可维持生长速度并改善应激症状,提高植株耐盐性。Mg^{2+}能够维持植株生理代谢关键酶活性,本研究发现盐胁迫前期部分砧木 Mg^{2+}含量较正常生长升高,后期均低于对照,这与付晴晴[12]对 3 个葡萄株系 NaCl 处理下 Mg^{2+}含量变化的研究结果相一致。

3.3　NaCl 胁迫对葡萄砧木离子分布及运输的影响

K^+/Na^+比值已被用于鉴定不同植物的耐盐性,高 K^+/Na^+比值是植物正常生长和发育所必需的,可确保细胞代谢功能[24]。袁军伟等[25]研究发现,盐胁迫下,抗盐砧木 101-14 的 K^+/Na^+值高于盐敏感砧木 188-08,这与本研究结果相反,猜测可能是由于 NaCl 处理浓度存在差异所致,也表明 K^+/Na^+并非离子层面表征植株耐盐性的主要指标。此外,张振华等[26]报道 Mg^{2+}/Na^+比值也是一个鉴别植物耐盐性的重要指标,这一点在本研究中得到验证。赵先军等[27]报道 Ca^{2+}/Na^+比值可较好地反映植株受盐害程度,盐害砧木叶片内 Ca^{2+}/Na^+比值较高而根系内较低,抗盐砧木与之相反。

离子选择性运输系数 S_{K-Na}、S_{Ca-Na}、S_{Mg-Na}表示盐胁迫下根系选择吸收 Na^+并促进 K^+、Ca^{2+}、Mg^{2+}向地上部运输的能力,其值越大则表明库器官的选择性运输能力越强[28]。本试验中,盐敏感砧木离子选择性运输系数显著低于抗盐砧木,说明耐盐性弱的砧木在盐害条件下对营养离子具有较低的选择分配能力,致使叶片营养离子亏缺,影响植株正常的生理代谢活动,砧木的生长受到明显抑制。这与前人在鹅耳枥幼苗[28]和越橘幼苗[29]的研究结果相一致。盐胁迫下,植物的耐盐性由各组织中离子的吸收、转运和分布所决定。耐盐性强的植物通过根系截留有害离子,减少其向地上部运输,并且通过增加对 K^+、Ca^{2+}、Mg^{2+}等营养离子的吸收和转运能力,实现对离子的选择性吸收,从而提高植物的耐盐性。

4　结　论

1)13 种葡萄砧木的耐盐性排序为 110R>101-14>Dogridge>5BB>香槟尼>5C>贝达>B.R.No.2>Valiant>山河 2 号>188-08>3309C=140R;其中,110R、101-14 属高抗盐性砧木;5BB、香槟尼、Dogridge 属抗盐砧木;贝达、B.R.No.2、5C 属中抗盐砧木;Valiant、山河 2 号属盐敏感砧木,188-08、3309C、140R 属盐高敏感砧木。

2)盐胁迫可显著抑制葡萄砧木的生长,110R、贝达等耐盐性较强的砧木品种在盐胁迫环境下仍能够维持一定的光合速率,而 140R、3309C 等耐盐性较弱的砧木品种的光合速率、蒸腾速率和气孔导度显著下降,其生长量也显著减少。

3)101-14、110R 等耐盐性强的砧木品种对 Na^+和 Cl^-有较好的截留能力,并且对 K^+、Ca^{2+}、Mg^{2+}有较强的选择性运输能力;188-08、3309C 等耐盐性弱的砧木品种对 Na^+和 Cl^-的截留能力较差,对 K^+、Ca^{2+}、Mg^{2+}的选择性运输能力也较差;

4)盐胁迫下植株 K^+/Na^+、Ca^{2+}/Na^+、Mg^{2+}/Na^+值显著降低,根系 K^+/Na^+、Mg^{2+}/Na^+值可作为离子层面评价植株耐盐性强弱的主要指标。

参 考 文 献:

[1] BUTCHER K, WICK A F, DESUTTER T, et al. Soil salinity: a threat to global food security[J]. Agronomy Journal, 2016, 108(6): 2189-2200.

[2] GUAN L, HAIDER M S, KHAN N, et al. Transcriptome sequence analysis elaborates a complex defensive mechanism of grapevine (*Vitis vinifera* L.) in response to salt stress[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2018, 19(12): 4019.

[3] 樊秀彩, 潘兴, 刘崇怀, 等. 葡萄种质的耐盐性鉴定评价[J]. 农业工程学报, 2004, 20(增刊1): 133-136.
FAN X C, PAN X, LIU C H, et al. Evaluation of salt tolerance of grape germplasm in water culture[J]. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 2004, 20(S1): 133-136.

[4] CAKIR A, YALCINALP E, DOGAN E, et al. Determination of the suitability of some American grapevine rootstocks as a new edible landscape component of vertical gardens[J]. Sustainability, 2017, 9(7): 1275.

[5] MÄSER P, ECKELMAN B, VAIDYANATHAN R, et al. Altered shoot/root Na^+ distribution and bifurcating salt sensitivity in *Arabidopsis* by genetic disruption of the Na^+ transporter *AtHKT1*[J]. FEBS Letters, 2002, 531(2): 157-161.

[6] CHEN Y Y, LI Y Y, SUN P, et al. Interactive effects of salt and alkali stresses on growth, physiological responses and nutrient (N, P) removal performance of *Ruppia maritima*[J]. Ecological Engineering, 2017, 104, Part A: 177-183.

[7] BLUMWALD E. Engineering salt tolerance in plants[J]. Biotechnology and Genetic Engineering Reviews, 2003, 20(1): 261-276.

[8] WU D Z, SHEN Q F, CAI S G, et al. Ionomic responses and correlations between elements and metabolites under salt stress in wild and cultivated barley[J]. Plant & Cell Physiology, 2013, 54(12): 1976-1988.

[9] TESTER M, DAVENPORT R. Na^+ tolerance and Na^+ transport in

higher plants[J]. Annals of Botany, 2003, 91(5): 503-527.

[10] KRONZUCKER H J, SZCZERBA M W, SCHULZE L M, et al. Non-reciprocal interactions between K^+ and Na^+ ions in barley (*Hordeum vulgare* L.)[J]. Journal of Experimental Botany, 2008, 59(10): 2793-2801.

[11] 陈继峰. 葡萄砧木品种的研究现状与展望[J]. 果树科学, 2000, 17(2): 138-146.
CHEN J F. The status of research on grape rootstock varieties and its prospec[J]. Journal of Fruit Science, 2000, 17(2): 138-146.

[12] 付晴晴. '左山一'杂交砧木株系耐盐评价及钠离子吸收分配特征研究[D]. 泰安: 山东农业大学,2018.
FU Q Q. Salt tolerance evaluation and Na^+ absorption and distribution characteristics of hybrid rootstocks from 'Zuo Shan 1'[D]. Taian: Shandong Agricultural University, 2018.

[13] 陈竹生, 聂华堂, 计玉, 等. 柑桔种质的耐盐性鉴定[J]. 园艺学报, 1992,(4): 289-295.
CHEN Z S, NIE H T, JI Y, et al. Identification of salt-tolerance of citrus germplasm[J]. Acta Horticulturae Sinica, 1992,(4): 289-295.

[14] 於丙军, 罗庆云, 刘友良. 盐胁迫对盐生野大豆生长和离子分布的影响[J]. 作物学报, 2001, 27(6): 776-780.
YU B J, LUO Q Y, LIU Y L. Effects of salt stress on growth and ionic distribution of salt-born *Glycine soja*[J]. Acta Agronomica Sinica, 2001, 27(6): 776-780.

[15] PARK H J, KIM W Y, YUN D J. A new insight of salt stress signaling in plant[J]. Molecules and Cells, 2016, 39(6): 447-459.

[16] 赵俊香, 任翠梅, 吴凤芝, 等. 16份菊芋种质苗期耐盐碱性筛选与综合鉴定[J]. 中国生态农业学报, 2015, 23(5): 620-627.
ZHAO J X, REN C M, WU F Z, et al. Comprehensive identification of saline-alkaline tolerance of 16 Jerusalem artichoke accessions at seedling stage[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2015, 23(5): 620-627.

[17] HE J, YOU X L, QIN L. High salinity reduces plant growth and photosynthetic performance but enhances certain nutritional quality of C_4 halophyte *Portulaca oleracea* L. grown hydroponically under LED lighting[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 651341.

[18] 袁军伟, 李敏敏, 贾楠, 等. 21份葡萄砧木品种资源耐盐性鉴定[J]. 西北农业学报, 2019, 28(4): 602-606.
YUAN J W, LI M M, JIA N, et al. Evaluation of salt stress tolerance in twenty-one grape rootstocks[J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 2019, 28(4): 602-606.

[19] 牛锐敏, 许泽华, 沈甜, 等. 盐胁迫对葡萄砧木生长和叶绿素荧光特性的影响[J]. 北方园艺, 2018,(21): 85-89.
NIU R M, XU Z H, SHEN T, et al. Effects of salt stress on growth and chlorophyll fluorescence characteristics of grape rootstocks[J]. Northern Horticulture, 2018,(21): 85-89.

[20] THEERAWITAYA C, SAMPHUMPHUANG T, TISARUM R, et al. Expression level of Na^+ homeostasis-related genes and salt-tolerant abilities in backcross introgression lines of rice crop under salt stress at reproductive stage[J]. Protoplasma, 2020, 257(6): 1595-1606.

[21] WU H H, LI Z H. The importance of Cl^- exclusion and vacuolar Cl^- sequestration: revisiting the role of Cl^- transport in plant salt tolerance[J]. Frontiers in Plant Science, 2019, 10: 1418.

[22] GONG H J, BLACKMORE D, CLINGELEFFER P, et al. Contrast in chloride exclusion between two grapevine genotypes and its variation in their hybrid progeny[J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(3): 989-999.

[23] ROGIERS S Y, COETZEE Z A, WALKER R R,et al. Potassium in the grape (*Vitis vinifera* L.) berry: transport and function[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 1629.

[24] FANG S M, HOU X, LIANG X L. Response mechanisms of plants under saline-alkali stress[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 667458.

[25] 袁军伟, 李敏敏, 刘长江, 等. NaCl胁迫下葡萄砧木幼苗生长及体内 Cl^-、Na^+、K^+ 的分布动态[J]. 核农学报, 2018, 32(12): 2448-2454.
YUAN J W, LI M M, LIU C J, et al. Effects of NaCl stress on seedling growth and absorption, transportation and distribution of Cl^-, Na^+ and K^+ in grapevine rootstocks[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2018, 32(12): 2448-2454.

[26] 张振华, 刘强, 宋海星, 等. K^+,Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 对不同水稻(*Oryza sativa* L.)基因型苗期耐盐性的影响[J]. 中国农业科学, 2010, 43(15): 3088-3097.
ZHANG Z H, LIU Q, SONG H X, et al. The salinity tolerance of rice (*Oryza sativa* L.) genotypes as affected by nutrients (K^+, Ca^{2+} and Mg^{2+}) at seedling stage[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2010, 43(15): 3088-3097.

[27] 赵先军, 傅庆林, 丁能飞, 等. 盐胁迫对两种茄子的生长和离子吸收的影响[J]. 浙江农业学报, 2008, 20(3): 186-189.
ZHAO X J, FU Q L, DING N F, et al. Effects of salt stress on plant growth, ion uptake of two eggplant cultivars[J]. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 2008, 20(3): 186-189.

[28] 周琦, 祝遵凌. NaCl胁迫对2种鹅耳枥幼苗生长及离子吸收、分配与运输的影响[J]. 北京林业大学学报, 2015, 37(12): 7-16.
ZHOU Q, ZHU Z L. Effects of NaCl stress on seedling growth and mineral ions uptake, distribution and transportation of two varieties of *Carpinus* L[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2015, 37(12): 7-16.

[29] 乌凤章, 王贺新. 盐胁迫对高丛越橘幼苗生长及离子平衡的影响[J]. 生态学杂志, 2019, 38(11): 3335-3341.
WU F Z, WANG H X. Effects of salt stress on growth and ion homeostasis of highbush blueberry seedlings[J]. Chinese Journal of Ecology, 2019, 38(11): 3335-3341.