

氯离子通道抑制剂对苹果叶片氯化钾伤害的缓解效应

于颖,陈晓露,杨洪强*

山东农业大学园艺科学与工程学院,山东 泰安 271018

摘要:为缓解高浓度氯化钾对苹果叶片的伤害,以‘红富士’苹果幼树为试材,叶面喷施分别添加了扑米酮、阿维菌素、乙虫腈和苯甲酸苯酯氯离子通道抑制剂的KCl溶液,分析叶片光合性能、抗氧化能力及氯离子含量。结果显示,单独喷施75 mmol·L⁻¹ KCl导致叶片失绿焦枯,显著降低叶片净光合速率和水分利用效率,提高活性氧水平和丙二醛含量;在KCl溶液中分别加入四种氯离子通道抑制剂后,叶片焦枯、光合速率和水分利用效率的下降及过氧化伤害等现象均有不同程度的减轻,其中,扑米酮使高浓度KCl处理下的叶片氯离子含量显著下降,表明扑米酮能够通过降低氯离子积累而减轻高浓度KCl对叶片的伤害。

关键词: 苹果; 氯化钾; 氯毒害; 氯离子通道抑制剂; 扑米酮

中图分类号: S661.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-2324(2025)06-0949-07

Mitigating Effects of Chloride Channel Inhibitors on Potassium Chloride Injury in Apple Leaves

YU Ying, CHEN Xiao-lu, YANG Hong-qiang*

College of Horticulture Science and Engineering/Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China

Abstract: To alleviate the damage of high concentration KCl to apple leaves, this study uses young ‘Red Fuji’ apple trees as materials, and sprays KCl solutions (added the ion channel inhibitors of primidone, abamectin, ethiprole and phenyl benzoate chlorine, respectively.) on the leaves. Then it analyzes the photosynthetic performance, antioxidant capacity and chlorine ion content of the leaves. The results show that spraying 75 mmol·L⁻¹ KCl alone causes chlorosis and scorching of leaf, significantly reduces net photosynthetic rate and water use efficiency of leaves, and increases levels of reactive oxygen species (ROS) and malondialdehyde content. After adding the four types of chloride channel inhibitors to KCl solution, the phenomena of leaf chlorosis, the decrease of photosynthetic rate and water use efficiency, and peroxidation damage are all alleviated to varying degrees. Among them, the addition of primidone significantly reduces the chloride ion content of leaves under high concentration KCl treatment, indicating that primidone can alleviate the damage of high concentration KCl to leaves by reducing chloride ion accumulation.

Keywords: Apple; potassium chloride; chlorine toxicity; chloride channel inhibitor; primidone

钾是植物必需元素,氯化钾、硫酸钾和磷酸二氢钾等是常用钾肥,其中氯化钾(KCl)含钾量高且价格合理,在农业生产中有不少应用。但施用KCl补充钾素的同时也提高了植物氯含量,而氯仅是植物必需的微量元素^[1],对于柑橘^[2]、葡萄^[3]、柿树^[4]、大豆^[5]、烟草^[6]等氯敏感植物,施用氯化钾等含氯肥料常会降低产量和品质,甚至会引起细胞和植株死亡。也有研究表明,苹果幼树在施用浓度50 mol·L⁻¹氯化钾时,叶片光合速率显著降低,叶片细胞死亡率明显提高^[7]。因此,盲目施用含氯肥料,往往会使氯由必需元素变为毒害植物的污染物^[8]。

氯成为有害物主要是在于过多的氯离子进入了细胞。氯离子进入细胞依赖于质膜上的氯离子通道或运输蛋白^[9],生物医学和动物细胞的研究表明,扑米酮、阿维菌素、乙虫腈和苯甲酸苯酯等物质能够抑制动物细胞对氯离子的吸收^[10-13]。γ-氨基丁酸(γ-aminobutyric acid, GABA)受体是一种氯离子通道,功能异常时会阻断氯离子的细胞内流^[14]。扑米酮是一种GABA受体抑制剂,能够改变神经元的离子通道^[12];杀虫剂阿维菌素和乙虫腈的主要靶标都是GABA受体,它们的杀虫机制都是有效干扰细胞氯离子流^[11];苯甲酸苯酯则是一种依赖Glu的氯离子转运阻滞剂^[10]。

收稿日期: 2024-12-06

修回日期: 2025-11-13

基金项目: 国家自然科学基金项目(No.32172517)

第1作者简介: 于颖(1999-),女,硕士研究生,研究方向:果树生理学。E-mail:446261702@qq.com

*通讯作者: Author for correspondence. E-mail:hqyang@sdau.edu.cn

植物氯离子通道及其抑制剂研究尚不多见,魏志敏^[15]等报道质膜阴离子通道蛋白 ALMT 受 GABA 调控,具有氯离子通道的功能;Lv^[16]等指出拟南芥基因组中有 7 个氯离子通道(CLCs)成员,Song^[17]等在苹果基因组中发现 9 个 CLCs 基因,其中成员 CLC-c1 过表达能够降低 NaCl 胁迫下苹果愈伤组织和拟南芥细胞内 Cl⁻ 含量,减轻氧化损伤。基于此,本试验以 3 年生红富士苹果树为试材,探讨动物细胞氯离子通道抑制剂扑米酮、阿维菌素、乙虫腓、苯甲酸苯酯对高浓度氯化钾处理下苹果叶片光合性能、氧化损伤和 Cl⁻ 含量等的影响,以期筛选出有效的氯离子通道抑制,为减轻含氯肥料对苹果叶片的损伤提供参考。

1 材料与方法

1.1 材料培养与处理

试验于 2023 年 7-8 月在山东农业大学果树生物学重点实验室和国家苹果工程研究技术中心苹果试验站进行。试材为长势一致的 3 年生红富士盆栽树,盆土由壤土、河沙和有机肥按照 3:1:1 的体积比混匀而成,pH 7.32;在苹果试验站统一管理,盆栽试材生长健康,无病虫害。试验共设 6 个叶面喷施处理,分别为:去离子水对照(CK)、75 mmol·L⁻¹ KCl 水溶液(K)、75 mmol·L⁻¹ KCl + 200 μmol·L⁻¹ 苯甲酸苯酯水溶液(KB)、75 mmol·L⁻¹ KCl + 200 μmol·L⁻¹ 阿维菌素水溶液(KA)、75 mmol·L⁻¹ KCl + 200 μmol·L⁻¹ 乙虫腓水溶液(KY)和 75 mmol·L⁻¹ KCl + 200 μmol·L⁻¹ 扑米酮水溶液(KP)。每个处理 6 株果树,设 3 次重复。连续喷施 2 次,7 月 7 日下午 5 点进行第 1 次喷施,7 d 后喷第 2 次,均喷至叶片正面与背面充分湿润并滴水;第 2 次喷施后 15 d 取样分析。

1.2 光合、蒸腾指标测定

处理半个月后,在上午 9 时选枝条中部功能叶,用便携式光合仪(CIRAS-3, PP Systems, 美国)测定,水分利用效率(WUE)由叶片净光合速率(Pn)除以对应的蒸腾速率(Tr)得出。

1.3 叶绿素含量测定

从处理的植株上剪取叶片,分别混合后称取 0.1 g(去除主叶脉),放到 15 mL 离心管里,用 10 mL 95% 乙醇在暗处浸泡 24-36 h,过滤后滤液分别于 470 nm、646 nm 和 663 nm 比色,根据比色

值计算叶绿素含量。SPAD 值(叶绿素相对含量)采用 SPAD-502 叶绿素仪(美能达相机有限公司,日本大阪)测定。

1.4 抗逆指标及活性氧含量

丙二醛(MDA)采用硫代巴比妥酸法^[18]测定,超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)分别采用氮蓝四唑光化学还原法、愈创木酚法^[19]测定,过氧化氢(H₂O₂)含量采用硫酸钛沉淀法测定,超氧阴离子(O₂⁻)含量采用羟胺氧化法测定^[20]。

1.5 离子含量

氯离子提取方法参考於丙军^[21]等人的方法,氯离子含量测定方法参考周强等人的方法^[22]。

1.6 数据分析

利用 Microsoft Excel 2019 软件作图和 SPSS 27.0 统计软件进行分析,不同小写字母表示处理间差异达 0.05 显著水平($P < 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 氯化钾处理下氯离子通道抑制剂对苹果叶片表型的影响

如图 1 所示,与对照相比,叶面喷施 75 mmol·L⁻¹ 的 KCl 溶液后,叶片失绿发黄,叶缘焦枯,叶面出现黄褐斑;新生叶片生长缓慢,叶面积相对较小;部分老叶片开始脱落。在上述 KCl 溶液中分别加入 200 μmol·L⁻¹ 的阿维菌素、乙虫腓、苯甲酸苯酯和扑米酮四种氯离子抑制剂后,叶片失绿和焦枯现象均有不同程度的减轻,叶面积也逐渐接近对照,尤其是添加扑米酮,叶片表观性状的改善最为明显。

2.2 氯化钾处理下氯离子通道抑制剂对叶片光合、蒸腾和水分利用效率的影响

与对照相比,喷施 75 mmol·L⁻¹ 的 KCl 显著降低了叶片净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、水分利用效率(表 1)。分别添加 4 种氯离子通道抑制剂均能不同程度地缓解高浓度 KCl 的抑制作用,其中,喷施扑米酮(KP)的缓解效果最为显著,与单独喷施 KCl 相比,KP 处理的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度和水分利用效率比单独喷施 KCl 分别提高了 216.44%、112.86%、89.52% 和 52.77%,且与对照的差异不显著。



图1 氯化钾处理下氯离子通道抑制剂对苹果叶片表型的影响

Fig. 1 Chloride ion channel inhibitors on the phenotype of apple leaves under potassium chloride treatment

注:CK:叶面喷施去离子水,K:叶面喷施75 mmol·L⁻¹ KCl水溶液,KB:叶面喷施75 mmol·L⁻¹ KCl+200 μmol·L⁻¹ 苯甲酸苯酯水溶液,KA:叶面喷施75 mmol·L⁻¹ KCl+200 μmol·L⁻¹ 阿维菌素水溶液,KY:叶面喷施75 mmol·L⁻¹ KCl+200 μmol·L⁻¹ 乙虫腈水溶液,KP:叶面喷施75 mmol·L⁻¹ KCl+200 μmol·L⁻¹ 扑米酮水溶液;下同。

Note: CK: foliar spray of deionized water, K: foliar spray of 75 mmol·L⁻¹ KCl in water, KB: foliar spray with 75 mmol·L⁻¹ KCl+200 μmol·L⁻¹ phenyl benzoate aqueous solution, KA: foliar spray with 75 mmol·L⁻¹ KCl+200 μmol·L⁻¹ abamectin aqueous solution, KY: foliar spray with 75 mmol·L⁻¹ KCl+200 μmol·L⁻¹ ethiprole aqueous solution, KP: foliar spray with 75 mmol·L⁻¹ KCl+200 μmol·L⁻¹ primidone aqueous solution; The same applies hereinafter.

表1 氯化钾处理下氯离子通道抑制剂对叶片光合蒸腾和水分利用效率的影响

Table 1 Chloride ion channel inhibitors on leaf photosynthesis, transpiration, and water use efficiency under potassium chloride treatment

处理	净光合速率/(μmol CO ₂ ·m ⁻² ·s ⁻¹)	蒸腾速率/(mmol H ₂ O·m ⁻² ·s ⁻¹)	气孔导度/(mmol H ₂ O·m ⁻² ·s ⁻¹)	水分利用效率/(μmol·mmol ⁻¹)
Treatment	Pn	Tr	Gs	WUE
CK	7.27±0.93a	3.87±0.64ab	155.03±2.08a	1.90±0.26a
K	2.43±0.93c	2.33±0.68c	82.67±2.08d	1.03±0.25c
KB	3.33±0.46c	2.47±0.32bc	117.00±6.08c	1.37±0.32bc
KA	5.90±0.87b	4.83±0.12a	128.00±2.65b	1.22±0.21bc
KY	3.17±0.25c	3.00±0.80bc	124.00±2.65b	1.11±0.30bc
KP	7.70±0.35a	4.97±0.83a	156.67±4.16a	1.58±0.25ab

注:不同字母表示在统计学差异显著($P<0.05$)。

Note: Different letters indicate statistically significant ($P<0.05$).

2.3 氯化钾处理下氯离子通道抑制剂对苹果叶片光合色素含量的影响

由表2可知,与对照相比,叶面喷施KCl使叶片光合色素含量降低;与单独喷施KCl相比,分别加入阿维菌素、乙虫腈和扑米酮的均使叶片光合色素含量升高,其中喷施扑米酮效果最显著,其时叶绿素a、叶绿素b、叶绿素总量分别提高53.69%、43.63%、59.79%。喷施KCl后,SPAD值显著降低;与单独喷施KCl相比,分别加入四种氯离子通道抑制剂均使SPAD值提高,乙虫腈、阿维菌素、苯甲酸苯酯分别提高了24.00%、

22.79%、17.99%,其中加入扑米酮的效果最为突出,其SPAD值比KCl提高了26.23%。

2.4 氯化钾处理下氯离子通道抑制剂对苹果叶片丙二醛含量的影响

丙二醛含量是反映膜质过氧化状况的重要指标,与细胞膜系统受伤害程度密切相关。由图2可知,经KCl处理后,叶片丙二醛含量显著高于对照;分别加入苯甲酸苯酯、阿维菌素、乙虫腈和扑米酮,叶片丙二醛含量分别比单独喷施KCl下降15.41%、20.25%、26.47%和35.71%,其中加入扑米酮的降低效果最显著。

表 2 氯化钾处理下氯离子通道抑制剂对苹果叶片光合色素含量影响

Table 2 Chloride channel inhibitors on photosynthetic pigment content of apple leaves under potassium chloride treatment

处理 Treatment	叶绿素 a 含量/(mg·g ⁻¹) Chlorophyll a content (FW)	叶绿素 b 含量/(mg·g ⁻¹) Chlorophyll b content (FW)	叶绿素总含量/(mg·g ⁻¹) Total chlorophyll content (FW)	SPAD 值 SPAD value
CK	0.56±0.08ab	0.42±0.03a	1.04±0.12ab	64.3±1.1a
K	0.40±0.05c	0.25±0.02c	0.69±0.07c	49.3±1.5d
KB	0.45±0.07bc	0.29±0.02bc	0.82±0.11bc	58.2±1.8c
KA	0.57±0.07ab	0.34±0.03b	1.03±0.11ab	60.5±1.4bc
KY	0.60±0.13a	0.35±0.06b	1.08±0.22a	61.1±1.4b
KP	0.61±0.04a	0.36±0.01ab	1.11±0.06a	62.2±1.4ab

注:不同字母表示在统计学差异显著($P<0.05$)。

Note: Different letters indicate statistically significant ($P<0.05$).

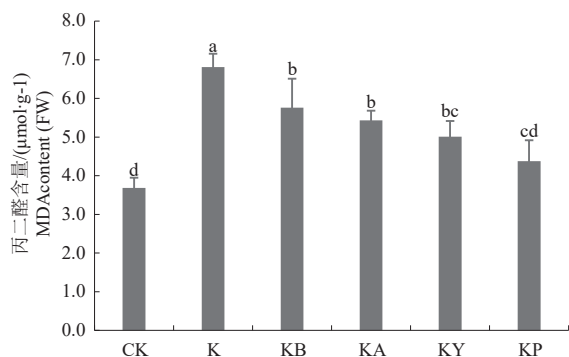


图 2 氯化钾处理下氯离子通道抑制剂对苹果叶片丙二醛含量的影响

Fig. 2 Chloride ion channel inhibitors on the content of malondialdehyde in apple leaves under potassium chloride treatment

2.5 氯化钾处理下氯离子通道抑制剂对苹果叶片活性氧和抗氧化酶的影响

如表 3 所示,与对照相比,KCl 处理下的 H₂O₂、O₂⁻ 含量均有显著上升;与 KCl 相比,分别加

入四种氯离子通道抑制剂后喷施,H₂O₂、O₂⁻ 二者含量均显著降低,乙虫腈、扑米酮、苯甲酸苯酯、阿维菌素的喷施分别使 H₂O₂ 含量下降了 42.18%、35.76%、25.98% 和 14.76%,乙虫腈的缓解效果最好,扑米酮次之。分别加入扑米酮、苯甲酸苯酯、阿维菌素、乙虫腈后喷施,分别使叶片 O₂⁻ 含量分别下降了 26.93%、21.89%、21.36% 和 18.65%,加入扑米酮的 O₂⁻ 含量基本与对照组(CK)相持平,显示出了其在降低活性氧含量方面的显著效果。盆栽幼树叶面喷施 KCl 之后,叶片 SOD 活性较 CK 有所下降,而分别加入四种氯离子通道抑制剂后喷施处理均不同程度提高了超氧化物歧化酶(SOD)活性,其中阿维菌素效果最为显著,扑米酮次之,与 KCl 相比,二者分别降低了 49.97%、47.43%。此外,与单独喷施 KCl 相比,苯甲酸苯酯、阿维菌素和扑米酮均使过氧化物酶(POD)活性升高,其中扑米酮使 POD 活性提高了 39.11%。

表 3 氯化钾处理下氯离子通道抑制剂对苹果叶片活性氧和抗氧化酶的影响

Table 3 Chloride ion channel inhibitors on reactive oxygen species and antioxidant enzymes in apple leaves under potassium chloride treatment

处理 Treatment	H ₂ O ₂ 含量/(μmol·g ⁻¹) H ₂ O ₂ content (FW)	O ₂ ⁻ 含量/(μmol·g ⁻¹) O ₂ ⁻ content (FW)	SOD 活性/(μmol·g ⁻¹) SOD activity (FW)	POD 活性/(ΔOD ₄₇₀ ·μmol·g ⁻¹) POD activity (FW)
CK	7.98±0.52b	80.36±1.20b	176.08±6.63a	360.00±20.65e
K	14.86±2.00a	111.25±1.02a	107.61±9.21d	656.25±26.34c
KB	11.00±2.07ab	86.90±4.78b	140.80±2.12c	794.17±15.28b
KA	12.67±3.71ab	87.49±7.89b	161.39±4.28b	815.00±5.45b
KY	8.59±4.22b	90.51±13.60b	135.57±4.83c	522.92±26.88d
KP	9.55±0.31b	81.30±2.51b	158.66±4.11b	912.92±23.23a

注:不同字母表示在统计学差异显著($P<0.05$)。

Note: Different letters indicate statistically significant ($P<0.05$).

2.6 氯化钾处理下氯离子通道抑制剂对苹果叶片氯离子含量的影响

由图3可知,喷施 $75 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的KCl之后,叶片 Cl^- 含量显著升高;在KCl溶液中分别加入阿维菌素、乙虫腈和苯甲酸苯酯3种氯离子通道抑制剂后喷施,叶片 Cl^- 含量也升高,但与单独喷施KCl的差异不明显,说明它们对高浓度KCl处理下叶片氯吸收没有显著影响。但在KCl溶液中添加扑米酮后喷施,叶片氯离子含量比单独喷施KCl时显著降低,降低幅度达28.20%,并且降低至接近对照的水平,这一结果表明扑米酮能够有效抑制高浓度KCl处理下苹果叶片对氯离子的吸收积累。

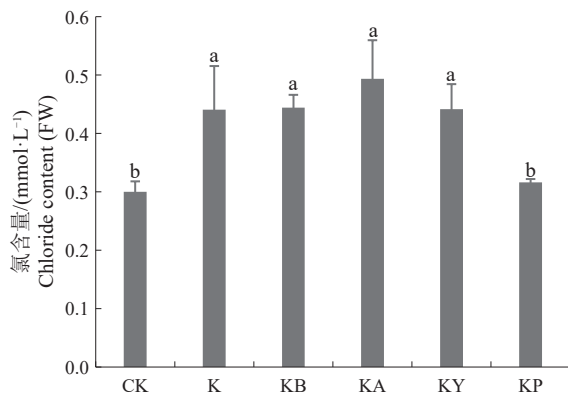


图3 氯化钾处理下氯离子通道抑制剂对苹果叶片氯离子含量的影响

Fig. 3 Chloride channel inhibitors on chloride ion content in apple leaves under potassium chloride treatment

3 讨论

氯离子通道蛋白已在拟南芥、烟草、水稻、马铃薯、玉米、大豆等植物中陆续发现,这说明CLCs广泛存在于植物界^[23,24]。从CLCs切入,使用其抑制剂减少或抑制植物对氯离子的吸收,进而会有助于减轻氯盐毒害,但是,不同CLCs抑制剂的效果存在明显差异。屈娅娜^[25]研究指出,外加CLCs抑制剂 Zn^{2+} 可以缓解氯盐(NaCl)对大豆幼苗的伤害,而外加另一种CLCs抑制剂尼氟灭酸则作用反之;孟娜^[26]等人的研究也表明 Zn^{2+} 这种氯离子通道抑制剂能够减轻氯盐胁迫对大豆叶片的伤害。本研究结果显示,虽然4种氯离子通道抑制剂均能够不同程度地减轻高浓度氯化钾的伤害,但只有扑米酮的效果最显著。这些表明,能够从动物CLC通道抑制剂中筛选适宜的药剂用于缓解氯盐胁迫对植物的伤害。

植物光合性能对逆境胁迫比较敏感,喷施高浓度氯化钾后,叶片净光合速率、气孔导度、蒸腾速率均大幅降低。Pei^[27]等人的研究表明,相关的S型阴离子通道能够参与气孔关闭,氯离子本身对气孔的开关和闭合有调控作用;高浓度KCl降低叶片气孔导度,进而减少蒸腾失水,这应当与氯离子对气孔的影响有关。喷施扑米酮阻止了高浓度KCl处理下水分利用效率的下降,原因可能在于扑米酮影响了保卫细胞上的阴离子通道,降低了过多的氯离子进入保卫细胞,从而维持了保卫细胞的适宜膨压,削弱了气孔运动、净光合速率和蒸腾速率等的变化,进而维持了高浓度KCl处理下的水分利用效率。适量的氯能够促进叶片的光合作用,但 Cl^- 过量积累会破坏细胞结构与功能,提高叶绿素酶的活性,加快叶绿素降解,进而导致光合作用下降^[28,29]。本试验中叶面喷施 $75 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ KCl使叶片SPAD、叶绿素a、叶绿素b、叶绿素总量显著降低,而混合喷施阿维菌素、乙虫腈、扑米酮均不同程度地减弱了各光合色素的下降,扑米酮的综合效果尤其显著(表2),这必然有利于维持高浓度氯化钾处理下的叶片光合性能。

在正常情况下,植物体内活性氧的产生与清除处于动态平衡状态^[30]。本试验中,叶面喷施高浓度KCl后,叶片 O_2^- 、 H_2O_2 等活性氧大量积累,引起膜质过氧化,导致MDA含量升高;而喷施扑米酮有效减少了活性氧的积累,并且使ROS清除酶POD和SOD活性显著高于KCl处理,尤其是POD,这可能是扑米酮缓解高浓度KCl氧化损伤的原因之一。盐胁迫会打破植物体内的离子平衡,影响植株对离子的吸收与分配^[31,32]。氯化钾也是一种盐,叶片喷施高浓度KCl后,氯在叶片内大量积累,而喷施扑米酮后,叶片氯含量明显低于单独喷施KCl(图3),说明扑米酮不仅调控哺乳动物及昆虫的氯离子通道,也能够有效减少高浓度氯化钾处理下植物对 Cl^- 的吸收,这是其缓解高浓度KCl伤害的根本原因。

氯化钾比硫酸钾等肥料的钾含量高而价格低,但由于氯的存在而使氯化钾在果树等氯敏感作物上的应用受到很大限制。氯离子通道抑制剂,尤其是扑米酮,能够有效缓解高浓度氯化钾对苹果叶片的伤害,这一认识为拓宽含氯肥料的应用范围及降低果树钾肥应用成本提供了一个新

方案和新线索,同时也为缓解含氯肥料过量施用所导致的伤害提供了重要参考。但是,不同类型的氯离子通道抑制剂的作用机制及其在不同作物上的作用效果会有较大差别,甚至同种作物在不同发育时期,因其叶片和细胞敏感性的差异,即使对同一种氯离子通道抑制剂的反应也会存在差别,因此,氯离子通道抑制剂的类型和浓度,在生产中具体的选用,还有待进一步研究确定。

4 结论

喷施高浓度(75 mmol·L⁻¹)KCl溶液导致苹果叶片失绿焦枯,净光合速率和水分利用效率显著下降,活性氧和丙二醛含量上升;在KCl溶液分别加入四种氯离子通道抑制剂(扑米酮、苯甲酸苯酯、阿维菌素、乙虫腓)后喷施,能够不同程度地减轻高浓度KCl对叶片的影响,其中扑米酮的效果最显著,并且扑米酮能够显著降低高浓度KCl处理下的叶片氯离子含量,显示扑米酮能够减少氯离子积累并进而减轻高浓度KCl对叶片的伤害。

参考文献

- [1] Raven J A. Chloride: Essential micronutrient and multifunctional beneficial ion[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68(3): 359-367.
- [2] Raveh E. Methods to assess potential chloride stress in citrus: Analysis of leaves, fruit, stem-xylem sap, and roots[J]. *HortTechnology*, 2005, 15(1): 104-108.
- [3] Henderson S W, Baumann U, Blackmore D H, et al. Shoot chloride exclusion and salt tolerance in grapevine is associated with differential ion transporter expression in roots[J]. *BMC Plant Biology*, 2014, 14(273): 1-18.
- [4] Visconti F, Intrigliolo D S, Quiñones A, et al. Differences in specific chloride toxicity to *Diospyros kaki* cv. "RojoBrillante" grafted on *D. lotus* and *D. virginiana*[J]. *Scientia Horticulturae*, 2017, 214: 83-90.
- [5] Wang Y, Cheng C, Du Z Y, et al. Pre-inoculation with *Bradyrhizobium japonicum* confers NaCl tolerance by improving nitrogen status and ion homeostasis in wild soybean (*Glycine soja* L.) seedlings[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2022, 44(2): 1-13.
- [6] Pace C R, Vann M C, Fisher L R, et al. Implications of chloride application rate and nitrogen fertilizer source to flue-cured tobacco[J]. *Agronomy Journal*, 2020, 112(4): 2916-2927.
- [7] 乔亚茹. 1-MCP对氯化钾和干旱胁迫下苹果砧木及其幼树生理生化特性的影响[D]. 泰安: 山东农业大学, 2023.
- [8] Geilfus CM. Chloride in soil: From nutrient to soil pollutant[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2019, 157: 299-309.
- [9] Wei P P, Che B N, Shen L K, et al. Identification and functional characterization of the chloride channel gene, GsCLC-c2 from wild soybean[J]. *BMC plant biology*, 2019, 19(1): 1-15.
- [10] Johanson C E, Preston J E. Potassium efflux from infant and adult rat choroid plexuses: Effects of CSF anion substitution, N-ethylmaleimide and Cl transport inhibitors[J]. *Neuroscience letters*, 1994, 169: 207-211.
- [11] 谭海军. γ -氨基丁酸门控氯离子通道受体及其靶标杀虫剂[J]. *世界农药*, 2022, 44(02): 38-53.
- [12] 王宇卉, 邵福源. 原发性震颤及其治疗[J]. *世界临床药物*, 2005, (09): 45-49.
- [13] Wolstenholme A J, Rogers A T. Glutamate-gated chloride channels and the mode of action of the avermectin/milbemycin anthelmintics[J]. *Parasitology*, 2005, 131(S1): S85-S95.
- [14] Degani-Katzav N, Gortler R, Weissman M, et al. Mutational analysis at intersubunit interfaces of an anionic glutamate receptor reveals a key interaction important for channel gating by ivermectin[J]. *Frontiers in molecular neuroscience*, 2017, 10: 1-15.
- [15] 魏志敏, 李亚林, 黄鑫, 等. 植物阴离子通道铝激活苹果酸转运体ALMTs在植物营养与生理中的作用[J]. *植物生理学报*, 2023, 59(06): 1072-1082.
- [16] Lv Q D, Tang R J, Liu H, et al. Cloning and molecular analyses of the *Arabidopsis thaliana* chloride channel gene family[J]. *Plant Science*, 2009, 176(5): 650-661.
- [17] Song J F, Han M Y, Zhu X Y, et al. MhCLC-c1, a Cl channel homolog from *Malus hupehensis*, alleviates NaCl-induced cell death by inhibiting intracellular Cl⁻ accumulation[J]. *BMC Plant Biology*, 2023, 23: 306.
- [18] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- [19] Omran R G. Peroxide levels and the activities of catalase, peroxidase, and indoleacetic acid oxidase during and after chilling cucumber seedlings[J]. *Plant Physiology*, 1980, 65(2): 407-408.
- [20] 王爱国, 罗广华. 植物的超氧化物自由基与羟胺反应的定量关系[J]. *植物生理学通讯*, 1990(06): 55-57.

- [21] 於丙军,罗庆云,曹爱忠,等.栽培大豆和野生大豆耐盐性及离子效应的比较[J].植物资源与环境学报,2001,10(01):25-29.
- [22] 周强,李萍,曹金花,等.测定植物体内氯离子含量的滴定法和分光光度法比较[J].植物生理学通讯,2007(06):1163-1166.
- [23] Wei Q J, Liu Y Z, Zhou G F, et al. Overexpression of CsCLC_c, a chloride channel gene from *Poncirus trifoliata*, enhances salt tolerance in *Arabidopsis*[J]. Plant Molecular Biology Reporter, 2013, 31(6): 1548-1557.
- [24] Zhou C, Wang H P, Zhu J, et al. Molecular cloning, subcellular localization and functional analysis of ThCLC-a from *Thellungiella halophila*[J]. Plant Molecular Biology Reporter, 2013, 31(4): 783-790.
- [25] 屈娅娜,於丙军.氯离子通道抑制剂对盐胁迫下野生和栽培大豆幼苗离子含量等生理指标的影响[J].南京农业大学学报,2008(02):17-21.
- [26] 孟娜,黄嘉宏,贾瑞等.盐逆境下氯离子通道抑制剂对栽培大豆离子吸收、转运和含量的影响[J].西北农业学报,2020,29(12):1814-1821.
- [27] Pei Z M, Baizabal-Aguirre V M, Allen G J, et al. A transient outward-rectifying K⁺ channel current down-regulated by cytosolic Ca²⁺ in *Arabidopsis thaliana* guard cells[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 1998, 95: 6548-6553.
- [28] Sudhir P, Murthy S D S. Effects of salt stress on basic processes of photosynthesis[J]. Photosynthetica, 2004, 42(2): 481-486.
- [29] Yeo A. Molecular biology of salt tolerance in the context of whole-plant physiology[J]. Journal of Experimental Botany, 1998, 49(323): 912-929.
- [30] Willson B J, Chapman L N, Thomas G H. Evolutionary dynamics of membrane transporters and channels: enhancing function through fusion[J]. Current Opinion in Genetics & Development, 2019, 58-59: 76-86.
- [31] Wang X, Lan Z, Tian L, et al. Change of physiological properties and ion distribution by synergistic effect of Ca²⁺ and grafting under salt stress on cucumber seedlings[J]. Agronomy, 2021, 11(5):1-15.
- [32] 胡爱双,张小栋,郭文静,等.盐胁迫下八棱海棠株系的离子吸收、运输与分配[J].植物生理学报,2021, 57(09):1829-1838.