DOI: 10. 11686/cyxb2025397
http://cyxb. magtech. com. cn
赵颖, 张聪聪, 宋雨婷, 等. 2,4-表油菜素内酯对盐碱胁迫下藜麦幼苗生长的促进效应. 草业学报, 2026, 35(9): 100－112.
ZHAO Ying, ZHANG Cong-cong, SONG Yu-ting, *et al*. Promoting effect of 2,4-epibrassinolide on the growth of quinoa seedlings under saline-alkali stress. Acta Prataculturae Sinica, 2026, 35(9): 100－112.

2,4-表油菜素内酯对盐碱胁迫下藜麦幼苗生长的促进效应

赵颖, 张聪聪, 宋雨婷, 张翀敏, 安悦, 杨宾宾, 马永, 王宝强*
(甘肃农业大学生命科学技术学院, 甘肃 兰州 730070)

摘要: 为探究外源 2,4-表油菜素内酯(EBR)调控藜麦幼苗耐盐碱胁迫的机理,以'陇藜 1 号'为试验材料,研究盐、碱和混合盐碱胁迫下外源 EBR 对藜麦幼苗生长、叶绿素、渗透调节、抗氧化酶、油菜素内酯(BR)合成及信号转导基因的影响。结果表明,盐碱处理下藜麦幼苗叶片萎蔫发黄,株高、鲜重、叶绿素(Chl)含量显著降低,丙二醛(MDA)含量、相对电导率(RC)、脯氨酸(Pro)含量、可溶性糖(SS)含量显著上升($P<0.05$)。胁迫下喷施 EBR 后,叶片萎蔫卷缩有所缓解,株高和鲜重分别平均增加了 13.37% 和 71.36%,对混合盐碱胁迫的缓解效果最好。藜麦叶片 Chl、Pro、SS 含量分别平均增加了 12.74%、7.68% 和 38.67%;超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)活性分别平均提升了 121.90%、6.43%、27.56%, MDA 含量及 RC 分别降低了 22.30% 和 18.62%。BR 信号转导基因 *CqBAK1* 及 BR 合成基因 *CYP90B1* 表达量增加。综上,EBR 可通过盐碱胁迫下藜麦幼苗渗透调节、抗氧化系统及 BR 信号转导之间的协调作用,提高藜麦的耐盐碱性。本研究为利用 EBR 提高藜麦幼苗耐盐碱性提供了理论依据与技术支撑。

关键词: 藜麦; 2,4-表油菜素内酯; 盐碱胁迫; 生理特性; 基因表达

Promoting effect of 2, 4-epibrassinolide on the growth of quinoa seedlings under saline-alkali stress

ZHAO Ying, ZHANG Cong-cong, SONG Yu-ting, ZHANG Chong-min, AN Yue, YANG Bin-bin, MA Yong, WANG Bao-qiang*
College of Life Science and Technology, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, *China*

Abstract: The aim of this work was to investigate the mechanism by which exogenous 2,4-epibrassinolide (EBR) regulates salt and alkali stress tolerance in quinoa (*Chenopodium quinoa*) seedlings. Seedlings of the quinoa variety 'Longli No. 1' were treated with exogenous EBR and seedling growth, chlorophyll content, osmotic regulation, antioxidant enzyme activity, and transcript levels of genes related to brassinolide (BR) synthesis and signaling under saline, alkaline and mixed saline-alkali stress conditions were determined. The results show that under saline and alkaline treatments, quinoa seedlings exhibited leaf wilting and yellowing, significant reductions in plant height, fresh weight, and chlorophyll (Chl) content, and significant increases in malondialdehyde (MDA) content, relative conductivity (RC), proline (Pro) content, and soluble sugars (SS) content ($P<0.05$). After foliar application of EBR under saline-alkaline stress, leaf wilting and curling symptoms were alleviated, and plant height and fresh

收稿日期: 2025-09-29; 改回日期: 2025-11-10
基金项目: 甘肃农业大学大学生创新创业训练项目(2025110113)和国家自然科学基金青年科学基金(32301775)资助。
作者简介: 赵颖(1991－), 女, 宁夏银川人, 讲师, 博士。E-mail: zhaoy@gsau. edu. cn
*通信作者 Corresponding author. E-mail: wangbq@gsau. edu. cn

weight were increased by 13.37% and 71.36%, respectively. The most pronounced stress-alleviating effect of EBR was observed under mixed saline and alkali stress, with the leaf Chl, Pro, and SS contents increased by an average of 12.74%, 7.68%, and 38.67%, respectively, in the EBR-treated seedlings compared with the control seedlings. Superoxide dismutase, peroxidase, and catalase activities were increased by 121.90%, 6.43%, and 27.56%, respectively, whereas MDA contents and RC were decreased by 22.30% and 18.62%, respectively, in the EBR-treated seedlings compared with the control seedlings. Treatment with EBR resulted in increased transcript levels of the BR signal transduction gene *CqBAK1* and the BR synthesis gene *CYP90B1*. In conclusion, EBR enhances the saline-alkali tolerance of quinoa by coordinating the osmotic adjustment system, antioxidant system, and BR signaling pathway. The results of this study provide theoretical and technical support for using EBR to improve the salt tolerance of quinoa seedlings.

Key words: quinoa; 2,4-epibrassinolide; saline-alkali stress; physiological characteristics; gene expression

土壤盐渍化是威胁农业生产、粮食安全和可持续发展的关键环境问题。全球超过 8 亿 hm^2 土地受到盐碱影响[1]，我国盐碱地面积约 9913 万 hm^2，分布于中西部干旱和半干旱地区、东北地区以及东部沿海地区，其中西北地区盐碱地占总面积的 71%[2]。盐碱土中可能含有不同类型的盐分，中性盐 NaCl 和 Na_2SO_4 会导致盐胁迫，而碱性盐 Na_2CO_3 和 $NaHCO_3$ 则会引发碱胁迫或盐碱混合胁迫[3]。一般来说，碱性盐具有高 pH、高钠离子交换比、极低的透水性及饱和导水率，比中性盐具有更大的生态破坏性[4]。土壤盐碱化严重威胁到作物栽培与生长，并导致产量降低[5]。有效修复盐碱土壤以提高其肥力和恢复生态功能一直是农业土壤改良研究的关键问题。近年来，轻度盐碱地“以种适地”与中度盐碱地“以地适种”成为盐碱地综合利用与改良的生物方法之一。利用耐盐植物的生态适应性和生理生化特性，可以促进土壤盐分的吸收和排出。

尽管可以通过育种（无论是常规育种还是分子育种）提高作物对盐胁迫的耐受性，但开发耐盐品系或品种所花费的时间和劳动力可能很大。外源施用植物生长调节剂、无机养分和有机渗透保护剂作为一种“霰弹枪式”的方法逐渐受到重视。油菜素甾醇（brassinosteroids, BRs）是一类新型植物激素，到目前为止，已经在 37 种被子植物和 5 种裸子植物中鉴定和表征了 70 多种油菜素内酯（brassinolide，BR）的天然类似物。这些天然类似物在植物生长发育中发挥着许多重要作用。2,4-表油菜素内酯（2,4-epibrassinolide, EBR）是一种来自油菜素内酯生物合成的活性副产物，能够与其他植物激素共同作用从而调控植物多种生理过程，如促进种子萌发、形态建成、根系发育、胁迫响应等[6]。研究表明 EBR 可有效缓解盐分在内的非生物胁迫对植物的不利影响[7]。傅双宇[8]发现 EBR 能够促进盐胁迫下水稻（*Oryza sativa*）地上部的分蘖，但加重对根系的损伤，降低 Na^+ 含量，增加 K^+、Ca^{2+} 含量保持离子稳态，调节水稻幼苗叶片的气孔状态、光合色素含量、光能吸收与分配，保护光合特性器官，提高光化学反应活性和碳同化潜力，从而保证水稻在盐胁迫下正常的光合代谢。此外，外源 EBR 通过调节内源激素含量、抗氧化酶活性、渗透调节物质含量、有机酸含量等促进马铃薯（*Solanum tuberosum*）根系的生长发育[9]。Ali 等[10]发现胁迫条件下，BRs 不仅能改善代谢活性，还能修饰细胞膜结构、增强营养物质的吸收与同化，并促进光合产物向受体的跨膜转运。Fariduddin 等[11]提出，BRs 通过调控特定基因表达影响蛋白质或酶的合成，从而改善植物整体代谢活性。CYP450（cytochrome P450 monooxygenase）作为 BRs 生物合成过程中的限速酶，其表达活性直接影响植物内源 BR 含量。当植物体内 BRs 浓度增加，会与细胞表面 BRI1（BRI1-kinase inhibitor 1）受体结合，随后 BKI1 与 BAK1（BRI1-association receptor kinase 1）结合并相互磷酸化将 BR 信号完全激活，调控下游转录调控，从而影响植物生长发育与逆境适应[12]。

藜麦（*Chenopodium quinoa*）是苋科藜属一年生双子叶植物，原产自南美洲安第斯山地区，因营养价值丰富被国际营养学家称为“超级谷物”，联合国粮农组织认为藜麦是唯一一种可满足人体基本营养需求的单体植物[13]。此外，藜麦还具有广泛的生态适应性，可在边际土地及盐碱地上种植，成为近年来备受关注的新型多功能植物[14]。作为一种兼性盐生植物，尽管藜麦能够应对一定盐度的胁迫[15]，但高盐和高 pH 仍会限制其建苗及产量形成。先前的研究发现，pH＞8.7 且浓度 100 $mmol \cdot L^{-1}$ 以上的盐碱溶液使藜麦的发芽率低于 50%[16]。幼苗期作为作物生

命周期中对逆境最为敏感的阶段,其成活与否是盐碱地藜麦栽培成功的关键。藜麦幼苗在盐碱胁迫下盐囊泡的数量与气孔密度降低[17],光合系统及氧化还原稳态遭到破坏[18],内源激素脱落酸含量增加[19]。此外,与离子运输相关的基因(*CqNHX1*、*CqHAK*)在藜麦应对盐碱胁迫方面发挥关键作用[20-21]。迄今为止,关于EBR在藜麦抗盐碱胁迫中的效应及机制仍缺乏研究。因此,本研究以'陇藜1号'盐敏感型藜麦品种为试验材料,探究叶片施用EBR对盐碱胁迫下藜麦幼苗生长与生理特性的影响,并探讨外源EBR缓解盐碱胁迫的生理与分子机制,旨在为农业生产上利用盐碱地发展藜麦产业提供理论依据与技术方法。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验于2025年3—7月在甘肃农业大学植物生物技术实验室进行。供试材料为甘肃省农业科学院畜草与绿色农业研究所培育的藜麦品种'陇藜1号'。该品种具有耐寒、耐旱、耐盐碱、耐瘠薄等优良特性,中晚熟,产量高,种植面积位居甘肃省藜麦种植面积首位,因此选择此品种研究具有代表性。

1.2 试验设计

挑选均一饱满且无病虫害的藜麦种子,用5% NaClO液浸泡消毒5 min后,蒸馏水冲洗3~5次至无残留,均匀播种在盛有混合基质(营养土∶蛭石=3∶1)的花盆(d=12 cm)中,待幼苗生长至七叶期时定苗,每盆留苗4株,对幼苗进行处理。试验共设计8个处理,分别为:蒸馏水(CK);盐胁迫(NaCl∶Na_2SO_4=1∶1,S),pH 7.62;碱胁迫($NaHCO_3$∶Na_2CO_3=1∶1,A),pH 10.25;盐碱胁迫(NaCl∶Na_2SO_4∶$NaHCO_3$∶Na_2CO_3=1∶1∶1∶1,SA),pH 9.75;EBR;S+EBR;A+EBR;SA+EBR。每处理重复3次。根据本研究前期预试验发现300 mmol·L^{-1}盐碱溶液浇灌藜麦幼苗14 d后叶片有萎蔫现象,0.8 mg·L^{-1} EBR对萎蔫现象缓解效果最佳,因此,选用此浓度和时间作为本试验处理浓度及处理时间。盐碱处理组每盆浇灌50 mL盐溶液,对照组每盆浇灌50 mL蒸馏水;EBR采取叶面喷施方式施加,以叶片滴水为准。每隔2 d处理1次,共处理5次,在处理后的第15天采用随机采样法测定其生长指标及生理生化指标。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 生长指标的测定 每处理随机挑取3株幼苗测定株高,使用刻度尺测量茎基部至生长点的距离。将植株从茎基部切断分为地上和地下两部分,用清水清洗,擦拭干净后,用分析天平(JJ200B,G&G,中国)分别称量地上鲜重和地下鲜重。随后放置在鼓风干燥箱(DHG-9240A,RONGTUO,中国)105 ℃杀青15 min,80 ℃烘干至恒重,测定地上干重和地下干重。

$$根冠比(R/T)=地下干重/地上干重$$

$$地上组织含水量=(鲜重-干重)/鲜重$$

1.3.2 光合色素含量测定 采集藜麦功能叶片80 ℃烘干至恒重,然后称取0.3 g叶片加入液氮后研磨粉碎,加入6 mL 95%乙醇,于黑暗中静置48 h;12000 r·min^{-1}、4 ℃离心5 min,收集上清提取液,利用紫外分光光度计(UV-2800型,尤尼柯上海仪器有限公司)测定提取液649和665 nm下的吸光度。根据以下公式计算叶绿素a(Chl a)、叶绿素b(Chl b)及总叶绿素(Chl)含量[22]。

$$Chla(mg\cdot g^{-1}FW)=(13.95\times OD_{665}-6.88\times OD_{649})\times 0.006/0.03$$

$$Chlb(mg\cdot g^{-1}FW)=(24.96\times OD_{649}-7.32\times OD_{665})\times 0.006/0.03$$

$$Chl(mg\cdot g^{-1}FW)=Chla+Chlb=(18.08\times OD_{649}+6.63\times OD_{665})\times 0.006/0.03$$

1.3.3 生理指标的测定 采用硫代巴比妥酸法测定丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量[23];采用电导率法测定细胞膜透性,相对电导率(%)=初次电导率/最终电导率×100[22];采用酸性茚三酮法测定脯氨酸(proline, Pro)含量[23];采用蒽酮比色法测定可溶性糖(soluble sugar, SS)含量[23];采用氮蓝四唑法测定超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)活性[24];采用愈创木酚法测定过氧化物酶(peroxidase, POD)活性[24];采用紫外吸收法测定过氧化氢酶(catalase, CAT)活性[24]。

1.3.4 RT-qPCR 采用植物总RNA提取试剂盒提取藜麦功能叶片总RNA,按照天根TIANScript Ⅱ cDNA

反转录试剂盒反转录各样本RNA为cDNA。采用天根SYBR Green-荧光定量试剂盒进行荧光定量PCR扩增，内参基因选用*TUB-9*[25]，分析BR生物合成限速酶基因*CYP90B1*、*CYP85A*及BR信号转导通路核心共受体基因*BAK1*的相对表达量，各基因特异性引物序列如表1所列。qPCR扩增程序为：95 ℃预变性30 s；95 ℃变性15 s，60 ℃退火延伸30 s，40个循环；溶解曲线使用仪器默认设置。采用$2^{-\Delta\Delta Ct}$法计算基因的相对表达量[20]。

表1　qRT-PCR引物

Table 1　qRT-PCR primers

基因 Gene	正向引物 Forward primer（5′－3′）	反向引物 Reverse primer（3′－5′）
CqBAK1-1	ATGGATCTCTCGCGCCAAAA	TCTTCACTGCCACGAAACGA
CqBAK1-6	ACTGCAACTGACCAACACCA	ACCGTGTGGCTGAAATCCAT
CqBAK1-14	CACAATGCTACGGGGACCTT	ACAGCTGTATCAGTTGGCCC
CqBAK1-35	CCCGACTAGCGGAAACACTT	CCTTTGGGGAACTCGACGAA
CqBAK1-46	GGGTACCCACAGTCAATGCT	AGTGGGGCTGACCAAAGAAA
CqBAK1-66	GGGTGTACCCCGTTGTTGAT	TGCTAATCCCAACTCAGGCG
CYP90B1	GGGTGTACCCCGTTGTTGAT	CCCCAACTCAGGCGGTATTT
CYP85A	GGCAGAGCTTTGACCATCCT	GAGGTTTCCGTCAGGCATCA
TUB-9	ATCGGCAGTTGCATCCTGGTATTG	GAGATGTTCCGTCGTGTGAGTGAG

1.4　数据处理与分析

采用 Microsoft Excel 2019软件进行数据整理，SPSS Statistics 22.0软件进行统计分析，数据采用单因素ANOVA进行差异显著性分析（$P<0.05$）。所有数值均以平均值±标准差（mean±SD）表示。

2　结果与分析

2.1　EBR对盐碱胁迫下藜麦表型的影响

与CK相比，在非胁迫条件下施加EBR后并未使藜麦幼苗叶片的表型产生明显差异（图1）。而经过盐胁迫、碱胁迫及混合盐碱胁迫3种处理后，藜麦幼苗均表现出不同程度的生长抑制症状，具体表现为叶片萎蔫、黄化。其中混合盐碱胁迫对幼苗的损伤程度最为严重，叶片不仅出现衰老、干枯，还伴随脱落现象；碱胁迫处理和盐胁迫处理损伤相对较轻。在盐碱胁迫下施加EBR后，藜麦叶片黄化程度得到明显改善，存活率提高，直观体现出EBR对盐碱胁迫损伤的缓解作用。

2.2　EBR对盐碱胁迫下藜麦株高、鲜重、干重、根冠比与组织含水量的影响

与CK相比，在S、A和SA处理后，藜麦的株高、鲜重以及干重都有所降低，说明盐碱胁迫抑制了藜麦幼苗的生长（表2）。与单独盐碱处理相比，S＋EBR与A＋EBR处理株高增加不显著（$P>0.05$），SA＋EBR处理株高显著升高了28.57%（$P<0.05$）。胁迫下施加EBR的藜麦幼苗地上鲜重相比于未施加平均增加了62.04%，地下鲜重平均增加了71.55%。对于地上干重来说，仅有S＋EBR干重较未施加显著增加，而A＋EBR与SA＋EBR对地上干重无显著影响。对于地下干重来说，S＋EBR与SA＋EBR较未施加显著增加，而A＋EBR无显著变化。与CK相比，A与SA处理使得藜麦的根冠比降低，S处理根冠比增加；与未施加EBR相比，外施EBR后S、A和SA胁迫下藜麦幼苗根冠比分别提升了45.30%、9.89%和75.00%。与此同时，相较于CK，A与SA胁迫处理的地上组织含水量分别显著下降了13.50%和18.90%；而在上述两种胁迫条件下施加EBR后，相较于A与SA处理的地上组织含水量分别显著增加了14.69%和21.08%。综上所述，EBR对藜麦盐碱胁迫损伤的缓解作用存在胁迫类型差异，EBR对S与SA处理下藜麦生长损伤的缓解效果要强于对A处理，且对SA胁迫的缓解效应最佳。

2.3　EBR对盐碱胁迫下藜麦光合色素含量的影响

与CK相比，S、A及SA处理使得叶片中叶绿素a、叶绿素b和总叶绿素含量均显著下降（$P<0.05$），施加EBR后，除S＋EBR处理外，A＋EBR与SA＋EBR处理的叶片中以上色素含量均与CK差异不显著（$P>0.05$，图

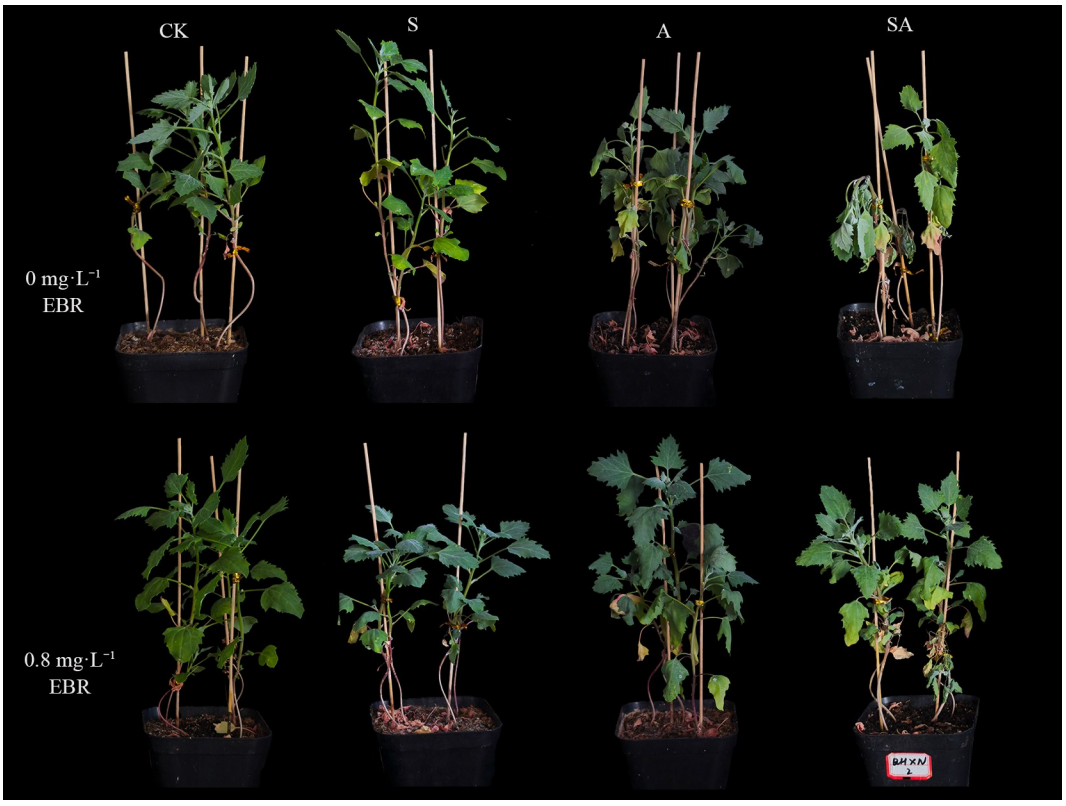


图1 EBR对盐碱胁迫下藜麦幼苗表型的影响

Fig. 1 Effects of EBR on the phenotype of quinoa seedling under saline-alkali stress

CK：蒸馏水 Distillated water；S：NaCl∶Na_2SO_4=1∶1；A：$NaHCO_3$∶Na_2CO_3=1∶1；SA：NaCl∶Na_2SO_4∶$NaHCO_3$∶Na_2CO_3=1∶1∶1∶1. 下同 The same below.

表2 EBR对盐碱胁迫下藜麦的株高、鲜重、干重、根冠比与组织含水量的影响

Table 2 Effects of EBR on plant height, fresh weight, dry weight, root-shoot ratio, and water content of quinoa under saline-alkali stress

生长指标 Growth index	EBR浓度 EBR concentration (mg·L^{-1})	处理 Treatment			
		CK	S	A	SA
株高 Plant height (cm)	0	27.000±1.155ab	26.500±1.732b	25.750±2.500b	19.250±2.630c
	0.8	30.000±1.414a	27.500±0.577ab	27.750±2.062ab	24.750±2.630b
单株地上鲜重 Single-plant aboveground fresh weight (g)	0	3.752±0.380bcd	3.257±0.204d	2.223±0.282e	1.794±0.439e
	0.8	5.074±0.170a	3.995±0.383bc	4.380±0.262b	3.409±0.572cd
单株地下鲜重 Single-plant underground fresh weight (g)	0	0.261±0.017cd	0.172±0.001e	0.184±0.013e	0.176±0.058e
	0.8	0.522±0.080a	0.396±0.027b	0.223±0.044de	0.294±0.010c
单株地上干重 Single-plant aboveground dry weight (g)	0	0.413±0.057bc	0.313±0.075c	0.508±0.021b	0.484±0.052b
	0.8	0.670±0.143a	0.490±0.019b	0.517±0.020b	0.426±0.049bc
单株地下干重 Single-plant underground dry weight (g)	0	0.046±0.001c	0.035±0.007c	0.046±0.001c	0.046±0.012c
	0.8	0.093±0.010a	0.083±0.017b	0.052±0.009c	0.072±0.015b
根冠比 Root-shoot ratio	0	0.113±0.020c	0.117±0.044bc	0.091±0.004c	0.096±0.031c
	0.8	0.141±0.024abc	0.170±0.040a	0.100±0.011c	0.168±0.028ab
地上组织含水量 Water content of aboveground tissues	0	0.889±0.027a	0.904±0.073a	0.769±0.034b	0.721±0.062b
	0.8	0.868±0.025a	0.877±0.026a	0.882±0.007a	0.873±0.016a

CK：蒸馏水 Distillated water；S：NaCl∶Na_2SO_4=1∶1；A：$NaHCO_3$∶Na_2CO_3=1∶1；SA：NaCl∶Na_2SO_4∶$NaHCO_3$∶Na_2CO_3=1∶1∶1∶1. 不同小写字母表示不同处理下差异显著($P<0.05$)。Different small letters indicate significant differences of difference treatments ($P<0.05$).

2A～C)。与未施加EBR相比,喷施EBR使得A和SA处理的藜麦叶片中色素含量均显著上升。其中A+EBR处理比A胁迫处理下的叶绿素a、绿素b和总叶绿素含量分别提升了23.68%、101.29%和40.84%;SA+EBR处理比SA处理下叶绿素a、绿素b和总叶绿素含量分别提升了18.72%、65.10%和29.68%。值得注意的是,与S处理相比,S+EBR处理下藜麦叶片叶绿素a、绿素b和总叶绿素含量分别显著降低了30.08%、38.58%及32.27%。对于叶绿素a/b来说,施加EBR与未施加EBR相比,A和SA处理分别显著下降了37.88%和28.41%,而S处理显著增加了14.05%(图2D)。说明外源EBR对盐碱胁迫的藜麦叶片光合色素的提升作用受到盐分种类的影响,有碱性盐存在时表现出促进作用,仅有中性盐存在时表现出抑制作用。

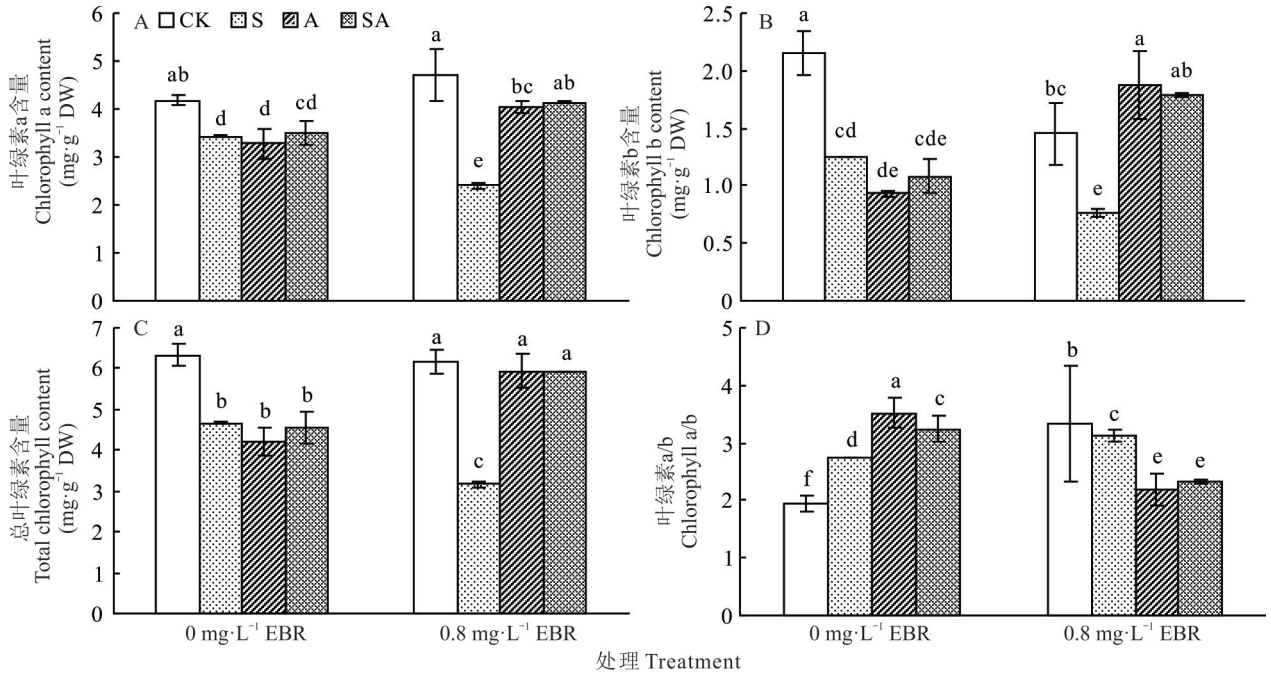


图2　EBR对盐碱胁迫下藜麦叶片光合色素含量的影响

Fig. 2　Effects of EBR on photosynthetic pigment content in quinoa leaves under saline-alkali stress

不同小写字母表示差异显著($P<0.05$),下同。The different small letters mean the significant differences at $P<0.05$, the same below.

2.4　EBR对盐碱胁迫下藜麦叶片生理指标的影响

2.4.1　EBR对盐碱胁迫下藜麦丙二醛含量及细胞膜透性的影响　　与CK相比,藜麦在经过S、A和SA胁迫后,丙二醛(MDA)含量显著提升,分别提升约5.36、8.80和11.71倍($P<0.05$,图3A),说明盐碱胁迫对藜麦叶片氧化损伤最严重。此外,EBR处理对非胁迫条件下MDA含量无显著影响;但与未施用EBR相比,A和SA处理下施加EBR的MDA含量显著降低,分别下降了19.01%和26.09%($P<0.05$)。盐碱胁迫下藜麦叶片的相对电导率比CK显著增加;盐碱胁迫施加EBR的相对电导率较S、A、SA胁迫分别显著降低了15.37%、16.88%和24.07%(图3B)。

2.4.2　EBR对盐碱胁迫下藜麦渗透调节物质含量的影响　　与CK相比,S、A和SA胁迫处理后藜麦叶片中脯氨酸含量显著提高($P<0.05$),分别提高了2.36、1.57和1.86倍,其中S胁迫下脯氨酸含量提升明显高于A和SA胁迫(图4A)。S、A和SA胁迫下施加EBR与未施加EBR相比,藜麦叶片中脯氨酸含量虽有一定变化,但差异均未达到显著水平($P>0.05$)。说明EBR在缓解盐碱胁迫对藜麦幼苗损伤时,脯氨酸可能不是主要的效应因子。相较于未施加EBR,在胁迫条件下施加EBR后藜麦叶片中可溶性糖含量显著增加,S+EBR、A+EBR和SA+EBR分别显著增加了35.43%、54.65%和25.80%(图4B)。

2.4.3　EBR对盐碱胁迫下藜麦叶片抗氧化酶活性的影响　　与CK相比,A和SA胁迫处理下的SOD活性分别显著降低19.93%、50.60%($P<0.05$),但S处理下的SOD活性显著提升了73.75%(图5A)。施加EBR后,S+

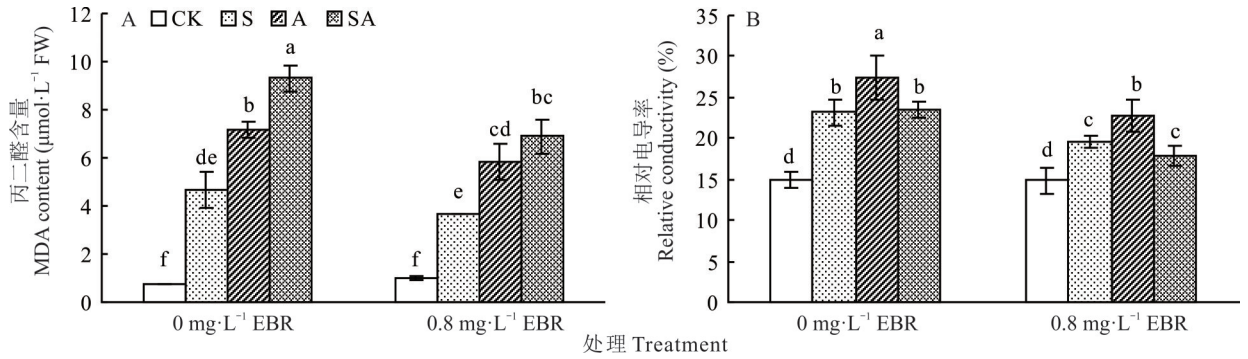


图3 EBR对盐碱胁迫下藜麦叶片丙二醛(MDA)含量和相对电导率的影响

Fig. 3 Effects of EBR on the malondialdehyde (MDA) content and relative conductivity of quinoa leaves under saline-alkali stress

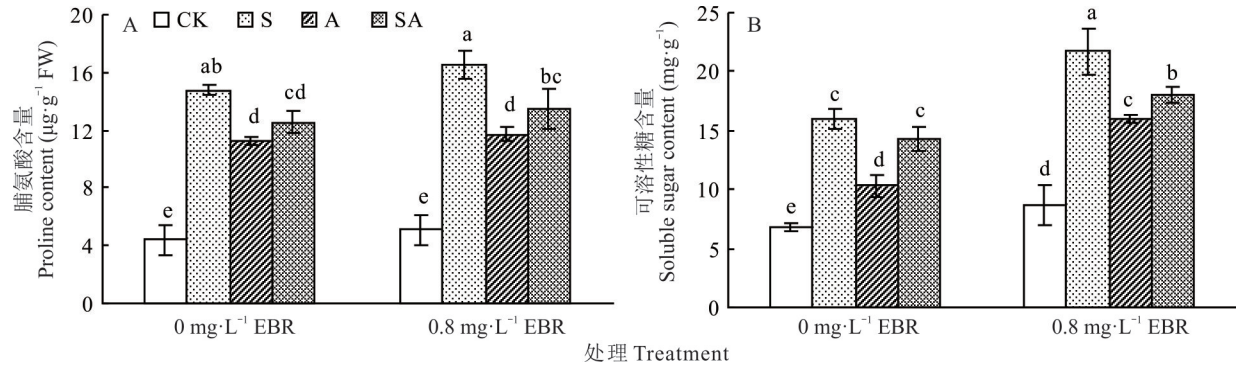


图4 EBR对盐碱胁迫下藜麦叶片脯氨酸和可溶性糖含量的影响

Fig. 4 Effects of EBR on the proline and soluble sugar content of quinoa leaves under saline-alkali stress

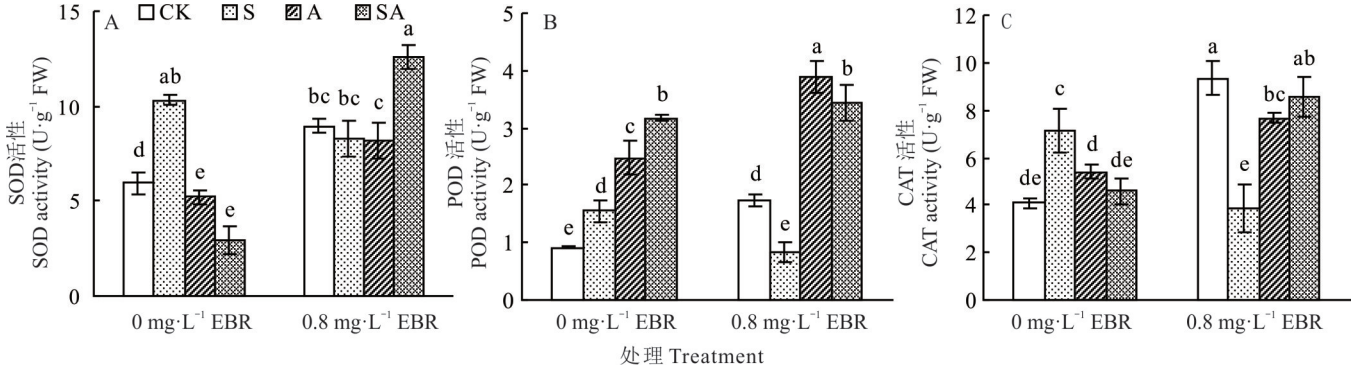


图5 EBR对盐碱胁迫下藜麦叶片超氧化物歧化酶、过氧化物酶和过氧化氢酶活性的影响

Fig. 5 Effects of EBR on the activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD) and catalase (CAT) in quinoa leaves under saline-alkali stress

EBR处理比盐胁迫处理的SOD活性降低了19.64%,而A+EBR、SA+EBR处理与A、SA处理相比,叶片SOD活性分别显著增加了0.57、3.29倍,且SA+EBR是所有处理中叶片SOD活性最高的。以上结果说明碱性盐存在时(碱胁迫、盐碱胁迫处理)可能会引起SOD蛋白的合成受阻或降解加速,而EBR对该效应有缓解作用。

与CK相比,S、A和SA处理下藜麦叶片中POD活性分别升高了0.69、1.70、2.45倍($P<0.05$)。CK、A和SA处理在施加EBR后,POD活性比未施加EBR分别增加了89.09%、56.95%和8.77%。但是施加EBR使得S处理下叶片POD活性显著下降了46.43%(图5B)。

盐碱胁迫及EBR对藜麦幼苗叶片CAT活性的影响结果表明,与CK相比,S、A和SA处理后CAT活性分别

提升了 73.71%、31.70%、11.92%，但 A 与 SA 处理下 CAT 活性增加不显著（$P>0.05$）。CK、A 和 SA 处理下施加 EBR 与未施加 EBR 相比，藜麦叶片 CAT 活性分别显著增加了 1.27、0.42 和 0.86 倍（$P<0.05$）。但是 S＋EBR 处理比 S 处理下叶片 CAT 活性显著降低了 45.71%（图 5C）。说明叶片内 CAT 活性受到盐胁迫类型的影响，EBR 诱导 CAT 活性清除 H_2O_2 的能力也与盐胁迫类型有关。

2.5　EBR 对盐碱胁迫下 BR 合成与信号转导相关基因表达的影响

对于 BR 信号转导受体 *CqBAK1s* 来说，*CqBAK1-1*、*CqBAK1-6*、*CqBAK1-14* 基因的相对表达量在 A 与 SA 胁迫下较 CK 显著升高（$P<0.05$），而在 S 处理下无显著变化（$P>0.05$）；*CqBAK1-35* 与 *CqBAK1-46* 基因的相对表达量仅在 SA 处理下较 CK 显著提升；*CqBAK1-66* 基因的相对表达量仅在 A 处理下显著提升。与 S 处理相比，S＋EBR 处理下 *CqBAK1-1*、*CqBAK1-6*、*CqBAK1-14*、*CqBAK1-35*、*CqBAK1-46*、*CqBAK1-66* 基因的相对表达量分别增加了 131.52、27.03、142.33、23.82、94.10、9.32 倍。而 A＋EBR 与 A 处理相比，仅 *CqBAK1-35*、*CqBAK1-46* 相对表达量显著增加，*CqBAK1-14* 与 *CqBAK1-66* 基因相对表达量分别显著下降了 13.16% 和 92.43%。SA＋EBR 与 SA 处理相比，*CqBAK1-1*、*CqBAK1-6* 相对表达量分别显著上升了 0.97、1.24 倍，*CqBAK1-46*、*CqBAK1-66* 相对表达量分别显著下降了 17.64%、64.61%。说明 EBR 对盐胁迫下 *CqBAK1s* 基因调控能力强，而对碱胁迫及盐碱胁迫的调控效果相对弱（图 6）。

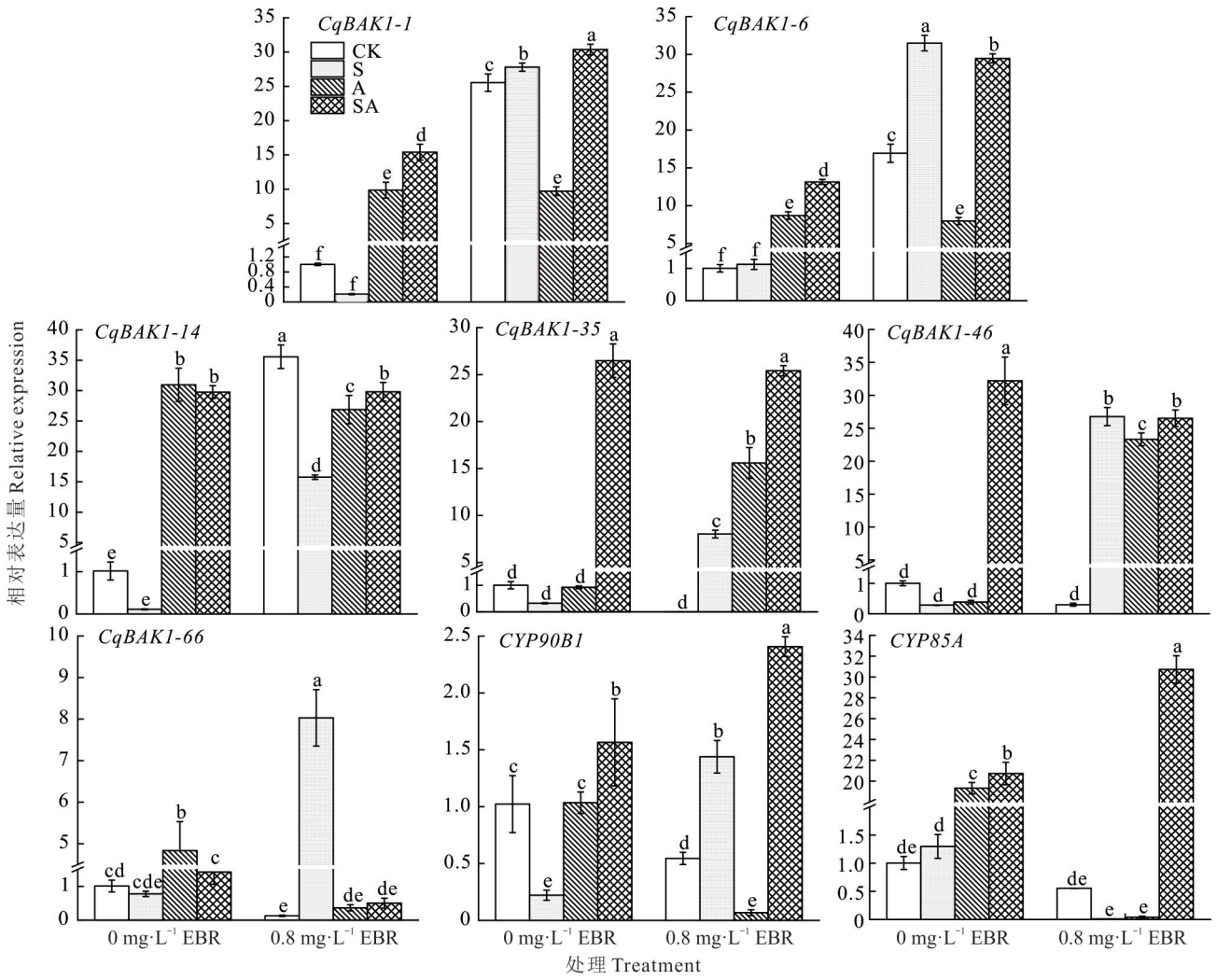


图 6　EBR 对盐碱胁迫下藜麦叶片 BR 合成与信号转导相关基因表达的影响

Fig. 6　Effects of EBR on the expression of BR-synthesis and signal transduction related genes in quinoa leaves under saline-alkali stress

*CYP450*家族基因*CYP90B1*与*CYP85A*在SA处理下相对表达量较CK显著上升($P<0.05$)。与未施加EBR相比,*CYP90B1*基因的表达量在S+EBR和SA+EBR处理下分别显著增加了5.51和0.54倍。*CYP85A*基因表达量在SA+EBR处理下比SA显著增加了0.48倍,而在S+EBR与A+EBR处理下显著降低。说明盐碱胁迫较盐胁迫和碱胁迫更能促进*CYP*基因的表达。

3 讨论

土地盐渍化是限制土壤生产力的主要因素之一。高浓度盐与高pH引起植物体渗透胁迫、离子毒害以及氧化损伤,导致植物生长抑制与生理失衡[26]。研究发现,施用适宜浓度的外源EBR也可提高植物耐盐碱性[27]。本研究发现盐胁迫、碱胁迫以及混合盐碱胁迫均导致藜麦幼苗生长和生理指标的改变,明显抑制藜麦的生长,主要体现在植株矮小、叶片萎蔫发黄以及鲜重和干重的降低。经喷施EBR后,藜麦叶片萎蔫减弱,黄化程度有所改善,株高和生物量均显著增加,说明EBR能有效缓解胁迫对藜麦幼苗生长的抑制。这与EBR在黑麦草(*Lolium perenne*)[28]及紫花苜蓿(*Medicago sativa*)[29]上的研究结果一致,生长的增加可能是由于EBR增强了细胞的伸长[30]。

光合作用是植物合成有机物质的核心过程,其中光合色素参与光能的吸收与转换,环境因子改变会引起叶绿体色素含量变化进而引起光合性能的改变[31]。其质量分数反映了植物光合作用的强弱,同时反映了植株的生长状态。逆境胁迫产生的活性氧(reactive oxygen species, ROS)会造成叶绿素分解及合成底物缺乏的情况,抑制叶绿素含量[32]。在本研究中,藜麦在遭受碱或盐碱胁迫时,叶片叶绿素a、b含量和叶绿素总含量存在不同程度的降低;而在施加EBR后A处理及SA处理下的叶片叶绿素含量上升。这类似于芸豆(*Phaseolus vulgaris*)[27]、玉米(*Zea mays*)[33]上的研究结果。与之相反,盐胁迫下施加EBR使得叶绿素a、叶绿素b及总叶绿素含量降低,但叶绿素a/b的值增加到3以上,说明光吸收与光能转化效率匹配,光合效率较高。以上结果暗示着EBR在改善藜麦光合性能时,在叶绿素层面上不同盐碱环境下的适应策略略有不同。这可以归因于环境pH影响植物叶绿素合成必需元素吸收及合成酶活性[34-35]。

盐碱环境主要通过K^+外流引起电解质泄漏[36],在本研究中盐碱胁迫增加了藜麦叶片电解质泄漏,相对电导率显著增加,施加EBR降低了藜麦叶片电解质泄漏。研究表明,EBR产生的膜蛋白增强了细胞膜的强度,这有助于降低细胞膜的不饱和度[37],有助于维持膜上离子通道的构象与活性。此外,植物细胞膜上的脂类物质在逆境条件下往往会发生过氧化作用,已发现干旱[38]、低温[39]、高温[40]均引起藜麦叶片发生膜脂过氧化作用。本研究中盐、碱及盐碱胁迫引起藜麦叶片过氧化程度逐渐递增,而施加EBR后MDA含量均会显著降低。Dong等[5]研究表明,施用EBR可以保护小麦(*Triticum aestivum*)叶和根免受盐诱导的膜损伤的影响,在无芒雀麦(*Bromus inermis*)中也具有类似效果[41]。

植物在面对盐碱胁迫时自身会合成一些小分子物质应对逆境,它们在调节渗透平衡和保护细胞结构方面发挥重要作用[42]。关秀玲等[42]发现,盐浓度和pH对柳树(*Salix babylonica*)幼苗叶片可溶性糖含量影响极显著,脯氨酸对盐浓度响应显著但对pH响应不显著。本研究盐浓度一定情况下,随着盐溶液pH的增加脯氨酸与可溶性糖含量逐渐降低,说明碱性盐对藜麦的损伤要大于中性盐。施加EBR后,可溶性糖含量均显著增加,但A胁迫下脯氨酸含量未明显提升,说明EBR对盐碱胁迫下脯氨酸的缓解作用具有一定的阈值。这与Niu等[43]对羊草(*Leymus chinensis*)在高温胁迫下外施EBR,脯氨酸含量有所改善的结果一致。EBR在盐度下脯氨酸含量的增加可能是由盐度胁迫下脯氨酸的利用减少或蛋白质降解所导致[44]。盐碱胁迫下植物活性氧(ROS)自由基会大量积累,抗氧化酶防御系统被激活,包括超氧化物歧化酶(SOD)、抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)、过氧化氢酶(CAT)和过氧化物酶(POD)在内的抗氧化酶活性增强,从而使细胞恢复氧化还原平衡[45]。抗氧化酶活性在一定程度上反映植物的抗逆境能力。本研究中S处理下SOD、CAT和POD活性在经EBR处理后下降,而A和SA胁迫下施加EBR后,SOD、CAT和POD活性均呈现上升趋势。这与S处理下施加EBR后渗透调节物质脯氨酸与可溶性糖的积累减少了S胁迫导致的细胞脱水,避免细胞膜因渗透失衡破裂释放ROS有关,MDA及电解质外渗率降低也证实了这一点。王光涛等[46]发现,小麦根际pH影响着根系抗氧化酶的活性,酸碱

胁迫抑制了根系抗氧化酶活性。王艺臻等[47]发现，碱性条件下POD抗氧化酶活性比中性盐条件下的调节作用更强。因此，本研究推测EBR在缓解藜麦ROS损伤时可能受到盐胁迫类型的影响，因为随着碱性盐的增加土壤溶液的pH也会增加，这会影响EBR在藜麦叶片中的生理效应。

蛋白激酶途径是植物响应盐碱胁迫的信号途径之一，而BR信号转导作为该通路的重要分支，其核心受体蛋白激酶BAK1承担着BR信号识别与传递的核心功能。当BAK1与BRI1磷酸化后，可将胞外BR信号级联传递到细胞核进而调控下游BR相关基因激活或者沉默。魏丽娟[48]通过病毒诱导的基因沉默(virus-induced gene silencing, VIGS)技术沉默番茄(*Solanum lycopersicum*)*BAK1*基因，并构建CRISPR/Cas9突变体，发现两种材料均表现出植株矮小表型，BR合成相关基因*CYP85A*表达量降低，内源BR含量同步下降。直接证实了BAK1不仅是BR信号转导的核心组件，还可通过调控BR合成基因影响内源BR的积累。此外，碱胁迫下长穗偃麦草(*Elytrigia elongata*)的转录组数据分析显示*BAK1*基因显著富集到离子结合通路中[49]，暗示其可能参与离子平衡调控。本研究显示A与SA处理下4个*BAK1*基因(*CqBAK1-1*、*CqBAK1-6*、*CqBAK1-14*、*CqBAK1-66*)、*CYP90B1*和*CYP85A*相对表达量均显著增加，而在S处理下上述基因相对表达量无显著变化(图6)。这与曾琳岚[50]在秋茄(*Kandelia obovata*)中的分析结果一致，即碱胁迫可诱导内源性BR含量增加，同时激活了BR生物合成基因(*DWF4*、*CPD*)及信号转导基因(*BAK1*、*BZR1*)的上调表达。说明BR信号通路的激活更偏向响应碱性相关胁迫(A、SA)，而非单纯盐胁迫。在S、A、SA这3种胁迫下，施加EBR后61.11%的*CqBAK1*基因显著上调，22.22%的*CqBAK1*相对基因无显著变化(图6)，说明外源EBR促进BR信号的级联放大。同时，BR合成相关基因*CYP90B1*表达量在S+EBR和SA+EBR处理下显著增加，*CYP85A*基因仅在SA+EBR处理下显著增加。在番茄中，*CYP85A*负责将油菜素甾酮转化为BR，*CYP85A*突变体会因营养组织无法合成BR使植株变矮小[51]。本研究中SA+EBR处理下藜麦株高提升百分率最高的表型数据与其形成因果关联，这很可能是因为外源EBR与内源性BR产生协同效应，共同促进SA胁迫下植物的生长恢复。而A处理下施加EBR后*CYP90B1*和*CYP85A*基因的相对表达量显著下调，这可能与胁迫损伤强度有关，导致外源EBR触发负反馈抑制。但本研究尚未对BAK1、CYP90B1及CYP85A蛋白丰度及活性进行检测，因此上述基因的转录变化能否反映蛋白水平的改变还需进一步验证。

4　结论

综上所述，盐碱胁迫(S、A、SA)显著降低了藜麦的株高、鲜重及干重，其中SA胁迫的抑制效应最强。外源施加EBR可通过优化根冠比、改善地上组织水分平衡缓解盐碱胁迫引起的生长抑制，缓解优先级为SA胁迫>S胁迫>A胁迫。EBR对藜麦叶片光合色素、抗氧化酶系统及BR合成与信号转导基因(*CYP*、*CqBAK1s*)具有盐分类型依赖性。EBR可恢复碱性盐(A、SA)胁迫下叶片的叶绿素a、叶绿素b及总叶绿素含量，诱导抗氧化酶(SOD、POD、CAT)活性；显著降低中性盐(S)胁迫下叶片叶绿素含量及抗氧化酶活性，但显著上调6个*CqBAK1s*基因及*CYP90B1*基因的表达。此外，EBR通过增加可溶性糖含量及降低MDA含量缓解盐碱胁迫，不依赖盐类型。

参考文献 References：

[1] Jat Baloch M Y, Zhang W J, Sultana T, *et al*. Utilization of sewage sludge to manage saline-alkali soil and increase crop production: Is it safe or not? Environmental Technology & Innovation, 2023, 32: 103266.

[2] Qiao K, Wang M, Takano T, *et al*. Overexpression of *Acyl-Coa-Binding Protein 1* (*ChACBP1*) from saline-alkali-tolerant *Chlorella* sp. enhances stress tolerance in *Arabidopsis*. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 1772.

[3] Song T T, Xu H H, Sun N, *et al*. Metabolomic analysis of alfalfa (*Medicago sativa* L.) root-symbiotic rhizobia responses under alkali stress. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 1208.

[4] Qiao K, Takano T, Liu S K. Discovery of two novel highly tolerant $NaHCO_3$ Trebouxiophytes: Identification and characterization of microalgae from extreme saline-alkali soil. Algal Research, 2015, 9: 245−253.

[5] Dong Y J, Wang W W, Hu G Q, *et al*. Role of exogenous 24-epibrassinolide in enhancing the salt tolerance of wheat seedlings. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 2017, 17(3): 554−569.

[6] Niu K J, Xiao H, Wang Y, *et al*. A meta-analysis on plant growth and heavy metals uptake with the application of 2, 4-epibrassinolide in contaminated soils. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2025, 289: 117439.

[7] Tanveer M, Shahzad B, Sharma A, *et al*. 24-epibrassinolide; an active brassinolide and its role in salt stress tolerance in plants: A review. Plant Physiology and Biochemistry, 2018, 130: 69-79.

[8] Fu S Y. Effects of brassinolide on nutrient growth, development and physiological characteristics of rice under salt stress. Changsha: Hunan Agricultural University, 2022.
傅双宇. 油菜素内酯对盐胁迫水稻营养生长发育及生理特性的影响. 长沙: 湖南农业大学, 2022.

[9] Li M. Effects of exogenous brassinolide on root growth physiology, yield and soil environment of potato under alkaline salt stress. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2024.
李明. 外源油菜素内酯对碱性盐胁迫下马铃薯根系生长生理、产量及土壤环境的影响. 兰州: 甘肃农业大学, 2024.

[10] Ali B, Hasan S A, Hayat S, *et al*. A role for brassinosteroids in the amelioration of aluminium stress through antioxidant system in mung bean (*Vigna radiata* L. Wilczek). Environmental and Experimental Botany, 2008, 62(2): 153-159.

[11] Fariduddin Q, Ahmed M, Mir B A, *et al*. 24-epibrassinolide mitigates the adverse effects of manganese induced toxicity through improved antioxidant system and photosynthetic attributes in *Brassica juncea*. Environmental Science and Pollution Research International, 2015, 22(15): 11349-11359.

[12] Song M, Ling H B, Huang S H, *et al*. Genome-wide survey of leucine-rich repeat receptor-like protein kinase genes and CRISPR/Cas9-targeted mutagenesis *BnBRI1* in *Brassica napus*. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 865132.

[13] Wei A C, Yang X S, Yao Y, *et al*. Progress in research on nutritional and functional components and bioactivity of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). Food Science, 2015, 36(15): 272-276.
魏爱春, 杨修仕, 么杨, 等. 藜麦营养功能成分及生物活性研究进展. 食品科学, 2015, 36(15): 272-276.

[14] Drucker A G, Pradel W, Scott C, *et al*. High public good values for ecosystem service attributes of on-farm quinoa diversity conservation in Peru. Human Ecology, 2024, 52(1): 67-79.

[15] Yang F R, Liu W Y, Huang J, *et al*. Physiological responses of different quinoa varieties to salt stress and evaluation of salt tolerance. Acta Prataculturae Sinica, 2017, 26(12): 77-88.
杨发荣, 刘文瑜, 黄杰, 等. 不同藜麦品种对盐胁迫的生理响应及耐盐性评价. 草业学报, 2017, 26(12): 77-88.

[16] Zhao Y, Wei X H, He Y L, *et al*. Effects of complex saline-alkali stress on seed germination and seedling antioxidant characteristics of *Chenopodium quinoa*. Acta Prataculturae Sinica, 2019, 28(2): 156-167.
赵颖, 魏小红, 赫亚龙, 等. 混合盐碱胁迫对藜麦种子萌发和幼苗抗氧化特性的影响. 草业学报, 2019, 28(2): 156-167.

[17] Kiani-pouya A, Rasouli F, Bazihizina N, *et al*. A large-scale screening of quinoa accessions reveals an important role of epidermal bladder cells and stomatal patterning in salinity tolerance. Environmental and Experimental Botany, 2019, 168: 103885.

[18] Wang B Q, Zhao Y, Zhu X L, *et al*. Effects of saline-alkali stress on photosynthesis characteristics and antioxidant system in quinoa seedlings leaf. Acta Agrestia Sinica, 2021, 29(8): 1689-1696.
王宝强, 赵颖, 朱晓林, 等. 盐碱胁迫对藜麦幼苗叶片光合特性及抗氧化系统的影响. 草地学报, 2021, 29(8): 1689-1696.

[19] Hinojosa L, González J A, Barrios-Masias F H, *et al*. Quinoa abiotic stress responses: A review. Plants (Basel), 2018, 7(4): 106.

[20] Xu H Y, Zhao Y, Ruan Q, *et al*. Resistance of quinoa seedlings under different salt-alkali stress levels. Acta Prataculturae Sinica, 2023, 32(1): 122-130.
许浩宇, 赵颖, 阮倩, 等. 不同混合盐碱下藜麦幼苗的抗性研究. 草业学报, 2023, 32(1): 122-130.

[21] Chen Y Q, Lin Y F, Zhang S B, *et al*. Genome-wide identification and characterization of the HAK gene family in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) and their expression profiles under saline and alkaline conditions. Plants (Basel), 2023, 12(21): 3747.

[22] Chen J X, Wang X F. Experimental guidance for plant physiology. Guangzhou: South China University of Technology Press, 2006.
陈建勋, 王晓峰. 植物生理学实验指导. 广州: 华南理工大学出版社, 2006.

[23] Zhang Z L, Li X F. Experimental guidance in plant physiology. Beijing: Higher Education Press, 2013.
张志良, 李小芳. 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社, 2013.

[24] Shi H T. Experimental guidance in plant physiology. Beijing: Science Press, 2016.
施海涛. 植物生理学实验指导. 北京: 科学出版社, 2016.

[25] Zhu X L, Wang B Q, Wang X, *et al*. Screening of stable internal reference gene of quinoa under hormone treatment and abiotic stress. Physiology and Molecular Biology of Plants, 2021, 27(11): 2459－2470.

[26] Xu P Y, Wu Y X, He T M. Research progress on the adaptation mechanisms of plants to saline-alkali stress. Chinese Wild Plant Resources, 2020, 39(10): 41－49.
许盼云, 吴玉霞, 何天明. 植物对盐碱胁迫的适应机理研究进展. 中国野生植物资源, 2020, 39(10): 41－49.

[27] Ma Y Y, Wang Z, Cao J P, *et al*. Effects of 2,4-epibrassinolide on the growth and physiological characteristics of *Phaseolus vulgaris* seedlings under saline and alkaline stresses. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2024, 44(8): 1181－1189.
马媛媛, 王智, 曹金萍, 等. 2,4-表油菜素内酯对盐碱胁迫下芸豆幼苗生长及生理特性的影响. 西北植物学报, 2024, 44(8): 1181－1189.

[28] Wang D, Liu Y X, Zhou Y, *et al*. Physiological regulation of brassinosteroids on seed germination and seedling growth in *Lolium perenne* in response to salt stress. Pratacultural Science, 2021, 38(6): 1110－1118.
王丹, 刘亚西, 周扬, 等. 油菜素内酯对盐胁迫下黑麦草种子萌发及幼苗生长的生理调控作用. 草业科学, 2021, 38(6): 1110－1118.

[29] Wang W J, Ma D M, Zhao L J, *et al*. Effects of 2,4-table brassinolide on enzyme activity and root ion distribution and absorption in alfalfa seedlings. Acta Agrestia Sinica, 2021, 29(6): 1363－1368.
王文静, 麻冬梅, 赵丽娟, 等. 2,4-表油菜素内酯对盐胁迫下紫花苜蓿生理指标及根系离子积累的影响. 草地学报, 2021, 29(6): 1363－1368.

[30] Muhammad Z, Hussain F. Effect of NaCl salinity on the germination and seedling growth of seven wheat genotypes. Pakistan Journal of Botany, 2012, 44(6): 1845－1850.

[31] Boardman N K, Anderson J M. Isolation from spinach chloroplasts of particles containing different proportions of chlorophyll a and chlorophyll b and their possible role in the light reactions of photosynthesis. Nature, 1964, 203(4941): 166－167.

[32] Wang Z H, Kong D J, Chen L L, *et al*. Effects of exogenous trehalose on chlorophyll metabolism and chloroplast development under low nitrogen condition. Journal of Southern Agriculture, 2019, 50(6): 1191－1196.
王志红, 孔德钧, 陈丽莉, 等. 低氮下外源海藻糖对烤烟叶绿素代谢及叶绿体发育的影响. 南方农业学报, 2019, 50(6): 1191－1196.

[33] Kaya C, Aydemir S, Akram N A, *et al*. Epibrassinolide application regulates some key physio-biochemical attributes as well as oxidative defense system in maize plants grown under saline stress. Journal of Plant Growth Regulation, 2018, 37(4): 1244－1257.

[34] Long A, Zhang J, Yang L T, *et al*. Effects of low pH on photosynthesis, related physiological parameters, and nutrient profiles of citrus. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 185.

[35] Wang S Y, Cui X Y, Chen Z Y, *et al*. Effects of soil pH on photosynthesis characteristics and activity of protective enzymes in flue-cured tobacco leaves. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2005(6): 11－14.
王思远, 崔喜艳, 陈展宇, 等. 土壤pH值对烤烟叶片光合特性及体内保护酶活性的影响. 华北农学报, 2005(6): 11－14.

[36] Demidchik V, Straltsova D, Medvedev S S, *et al*. Stress-induced electrolyte leakage: The role of K^+-permeable channels and involvement in programmed cell death and metabolic adjustment. Journal of Experimental Botany, 2014, 65(5): 1259－1270.

[37] Gao H, Kang L N, Liu Q, *et al*. Effect of 24-epibrassinolide treatment on the metabolism of eggplant fruits in relation to development of pulp browning under chilling stress. Journal of Food Science and Technology, 2015, 52(6): 3394－3401.

[38] Ali O I, Fghire R, Anaya F, *et al*. Physiological and morphological responses of two quinoa cultivars (*Chenopodium quinoa* Willd.) to drought stress. Journal of Crop Health, 2019, 71: 123－133.

[39] Zhang L Y, Jiang G F, Wang X Q, *et al*. Identifying core genes related to low-temperature stress resistance in quinoa seedlings based on WGCNA. International Journal of Molecular Sciences, 2025, 25(13): 6885.

[40] Xie H, Zhang P, Jiang C H, *et al*. Combined transcriptomic and metabolomic analyses of high temperature stress response of quinoa seedlings. BMC Plant Biology, 2023, 23: 292.

[41] Zhou Y F, Yang Z, Sui X Q, *et al*. Effects of 2,4-epibrassinolide on the physiological properties of *Bromus inermis* under salt stress. Acta Agrestia Sinica, 2025, 33(11): 3732－3740.
周一凡, 杨钊, 隋晓青, 等. 2,4-表油菜素内酯对盐胁迫下无芒雀麦生理特性的影响. 草地学报, 2025, 33(11): 3732－3740.

[42] Guan X L, Shen J. Research progress on physiological and molecular mechanisms of plant response to salt alkali stress. Jiangsu Agricultural Sciences, 2024, 52(21): 10－16.

关秀玲，申健. 植物响应盐碱胁迫的生理和分子机制研究进展. 江苏农业科学，2024，52(21)：10－16.

[43] Niu J H，Anjum S A，Wang R，*et al*. Exogenous application of brassinolide can alter morphological and physiological traits of *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvelev under room and high temperatures. Chilean Journal of Agricultural Research，2016，76(1)：27－33.

[44] Shahid M A，Pervez M A，Balal R M，*et al*. Brassinosteroid (24-epibrassinolide) enhances growth and alleviates the deleterious effects induced by salt stress in pea (*Pisum sativum* L.). Australian Journal of Crop Science，2011，5(5)：500－510.

[45] Zhang Z J，Jin H Y，Hong K，*et al*. Effects of salicylic acid and brassinolide applications on salt tolerance in *Cyclocarya paliurus*：Amelioration of oxidative stress. Tree Physiology，2025，45(6)：tpaf61.

[46] Wang G T，Feng S W，Ding W H，*et al*. Response of physiological characteristics and anatomical structure to rhizosphere pH in wheat seedlings. Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica，2021，30(8)：1142－1147.
王光涛，冯素伟，丁位华，等. 小麦幼苗根系生理特性和解剖结构对根际pH的响应. 西北农业学报，2021，30(8)：1142－1147.

[47] Wang Y Z，Ding G D，Cui X R，*et al*. Effects of saline-alkali stress on the growth and photosynthetic characteristics of *Cyperus esculentus* and the responses of protective enzymes. Journal of Arid Land Resources and Environment，2022，36(5)：146－152.
王艺臻，丁国栋，崔欣然，等. 盐碱复合胁迫对油沙豆生长和光合特性的影响. 干旱区资源与环境，2022，36(5)：146－152.

[48] Wei L J. Studies of the S-nitrosylation of BR co-receptor BAK1 enhancing the salt tolerance of tomato seedlings. Lanzhou：Gansu Agricultural University，2023.
魏丽娟. BR共受体蛋白BAK1的S-亚硝基化增强番茄幼苗耐盐性的机理研究. 兰州：甘肃农业大学，2023.

[49] Zhang R，Liu C Z，Yuan F，*et al*. Ion balance mechanism and transcriptome analysis of *Elytrigia elongata* in response to $NaHCO_3$ stress. Acta Prataculturae Sinica，2025，34(10)：174－186.
张然，刘琛琢，苑峰，等. 长穗偃麦草响应$NaHCO_3$胁迫的离子平衡机制及转录组分析. 草业学报，2025，34(10)：174－186.

[50] Zeng L L. Regulatory mechanisms of brassinosteroid in salt tolerance of the mangrove plant *Kandelia obovata*. Xiamen：Xiamen University，2022.
曾琳岚. 油菜素内酯对红树植物秋茄耐盐性的调控作用研究. 厦门：厦门大学，2022.

[51] Nomura T，Kushiro T，Yokota T，*et al*. The last reaction producing brassinolide is catalyzed by cytochrome P-450s，CYP85A3 in tomato and CYP85A2 in *Arabidopsis*. Journal of Biological Chemistry，2005，280(18)：17873－17879.