DOI:10.11686/cyxb2025437 http://cyxb.magtech.com.cn
党志娟, 王小玮, 杨嘉宁, 等. 盐生草对盐胁迫的生理响应及其苗期耐盐阈值分析. 草业学报, 2026, 35(11): 157－169.
DANG Zhi-juan, WANG Xiao-wei, YANG Jia-ning, *et al*. Physiological responses of *Halogeton glomeratus* to salt stress and analysis of its salt tolerance threshold at the seedling stage. Acta Prataculturae Sinica, 2026, 35(11): 157－169.

盐生草对盐胁迫的生理响应及其苗期耐盐阈值分析

党志娟[1,2],王小玮[1,2],杨嘉宁[1,2],高亚峰[1,2],杜佛力[1,2],沈翰文[1,2],赵炘[1,2],郎正东[1,2],
孙一川[1,2],杨志伟[1,2],汪军成[1,2],王化俊[1,2],姚立蓉[1,2*]
(1. 甘肃农业大学省部共建干旱生境作物学国家重点实验室, 甘肃省作物遗传改良与种质创新重点实验室, 甘肃 兰州 730070; 2. 甘肃农业大学农学院, 甘肃 兰州 730070)

摘要:为阐明盐生草苗期对盐胁迫的生理响应机制并确定其耐盐阈值,采用盆栽试验方式,设置0(CK)、50、100、150、200、250、300、350 mmol·L^{-1}共8个梯度的NaCl胁迫处理,系统测定株高、根长、地上生物量等13项指标,并基于主成分分析计算其耐盐阈值。结果显示,NaCl胁迫对盐生草地上部生长(株高和地上生物量)的抑制程度更显著,且地上部(茎和叶)对Na^+、K^+的响应也更为敏感。在NaCl胁迫时间和浓度交互作用下,各生理指标呈不同的动态变化模式:叶绿素含量总体呈下降趋势,在低浓度胁迫(NaCl≤150 mmol·L^{-1})下呈"先下降后升高"趋势,高浓度胁迫(NaCl≥200 mmol·L^{-1})下则表现为"先下降－后升高－再下降"的波动式下降;丙二醛(MDA)含量总体呈上升趋势,低浓度下呈"先升高－后下降－再升高"的趋势,高浓度下则呈"双峰"变化;可溶性糖含量总体表现为"先降低－后升高－再降低"的波动模式;过氧化物酶(POD)与超氧化物歧化酶(SOD)活性均呈"先升高后下降"的趋势。基于主成分分析筛选出的前3个关键指标(超氧化物歧化酶活性、过氧化物酶活性和地上生物量)进一步经回归分析验证,确定地上生物量为评价苗期耐盐阈值的最优指标,并据此得出盐生草的耐盐阈值为299.37 mmol·L^{-1}。研究结果为苋科植物(特别是盐生草)的耐盐机制提供了理论依据,并为后续抗盐研究中关键胁迫参数的设定提供了数据支持。

关键词:盐生草;盐胁迫;耐盐阈值;生理生化变化;主成分分析

Physiological responses of *Halogeton glomeratus* to salt stress and analysis of its salt tolerance threshold at the seedling stage

DANG Zhi-juan[1,2], WANG Xiao-wei[1,2], YANG Jia-ning[1,2], GAO Ya-feng[1,2], DU Fo-li[1,2], SHEN Han-wen[1,2], ZHAO Xin[1,2], LANG Zheng-dong[1,2], SUN Yi-chuan[1,2], YANG Zhi-wei[1,2], WANG Jun-cheng[1,2], WANG Hua-jun[1,2], YAO Li-rong[1,2*]
1. *State Key Laboratory of Aridland Crop Science by Gansu Agricultural University, Gansu Key Laboratory of Crop Improvement and Germplasm Enhancement, Lanzhou* 730070, *China*; 2. *College of Agronomy, Gansu Agricultural University, Lanzhou* 730070, *China*

Abstract: The aims of this work were to elucidate the physiological response mechanisms of *Halogeton glomeratus* seedlings under salt stress, and to determine their salt tolerance threshold. A pot experiment was conducted in which seedlings of *H. glomeratus* were treated with NaCl at eight concentrations: 0 (control, CK), 50, 100, 150, 200, 250, 300, and 350 mmol·L^{-1}. Then, 13 growth and physiological indexes including plant height, root length, and

收稿日期:2025-10-21;改回日期:2026-02-04
基金项目:国家自然科学基金项目(31960072,32001514)和甘肃农业大学伏羲青年英才计划(GAUfx-04Y011,Gaufx-03Y06)资助。
作者简介:党志娟(2000－),女,甘肃永靖人,在读硕士。E-mail: 2773752031@qq.com
*通信作者 Corresponding author. E-mail: ylr0384@163.com

aboveground biomass, were measured. The salt tolerance threshold was calculated based on principal component analysis (PCA). The results show that NaCl stress exerted a more significant inhibitory effect on aboveground growth (plant height and aboveground biomass) than on underground growth. In addition, aboveground tissues (stems and leaves) were more sensitive than underground tissues to Na^+ and K^+ dynamics. Under the interactive effects of NaCl concentration and treatment duration, various physiological indicators displayed distinct dynamic patterns: The chlorophyll content generally decreased, showing an initial decline followed by an increase under low NaCl stress (NaCl≤150 mmol·L^{-1}) and a fluctuating decline (decrease-increase-decrease) under high NaCl stress (NaCl≥200 mmol·L^{-1}). The malondialdehyde content exhibited an overall increasing trend, with an increase-decrease-increase pattern at low NaCl concentrations and a bimodal pattern at high NaCl concentrations. The soluble sugars content showed a fluctuating trend (decrease-increase-decrease). The activities of peroxidase (POD) and superoxide dismutase (SOD) initially increased and then decreased. On the basis of the top three key indicators identifed by PCA (SOD activity, POD activity, and aboveground biomass), further regression analysis validated aboveground biomass as the optimal indicator for evaluating the salt tolerance threshold of *H. glomeratus* at the seedling stage. The salt tolerance threshold of *H. glomeratus* was determined to be 299.37 mmol·L^{-1}. The results of this study provide a theoretical basis for understanding the salt tolerance mechanisms of Amaranthaceae plants, particularly *H. glomeratus*, and offer essential data support for establishing key stress parameters in future salt resistance research.

Key words: *Halogeton glomeratus*; salt stress; salt tolerance threshold; physiological and biochemical changes; principal component analysis

土壤盐渍化被称为限制作物生产和生态可持续发展的主要非生物胁迫之一[1],在全球范围内影响深远。据统计,全世界盐渍土地总面积高达约9.5亿hm^2[2],其中我国的盐渍化土地面积约为1亿hm^2[3],主要分布在我国甘肃、新疆、宁夏及松嫩平原等地区,盐渍土的大面积分布对作物生长和生态环境造成了严重影响[4]。盐胁迫主要通过渗透胁迫、离子毒性和氧化损伤等途径影响植物生长[5]。在盐碱土壤中,盐离子浓度升高,尤其是钠离子(Na^+)和氯离子(Cl^-)的累积,对植物造成的损害尤为显著[6],当植株内部积累过量的Na^+时,会妨碍其他必需离子(如K^+、Ca^{2+}等)的摄取[7],特别是Na^+对K^+的竞争性抑制作用,进而引发单一盐分的毒害效应、渗透平衡失调以及营养元素的缺乏[6]。苗期作为植物生命周期中最脆弱的阶段,对盐胁迫尤为敏感[8]。因此,研究盐生植物苗期对盐胁迫的响应机制对耐盐基因的挖掘和盐碱地的改良以及荒漠化防治具有重要意义。

盐生草(*Halogeton glomeratus*)隶属苋科(Amaranthaceae)盐生草属(*Halogeton*),一年生草本植物,广泛分布于中亚和中国西北干旱地区[9]。具有繁茂的地上枝条和高度肉质化的叶片,其耐盐策略在于将吸收的盐分主要贮存于叶肉细胞的液泡内,通过这种细胞器区隔化作用有效稀释细胞质中的盐浓度[10];同时,其根系通过选择性离子转运和根系屏障机制限制Na^+、Cl^-的吸收,这些结构与生理适应赋予盐生草显著的抗旱耐盐能力[11],被称为荒漠地区的抗旱耐盐先锋植物[12]。现有研究表明,盐生草主要通过离子区隔化(如液泡Na^+储存)、渗透调节(脯氨酸、甜菜碱积累)和抗氧化防御[超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(peroxidase, POD)等活性增强]等机制适应盐胁迫[13]。然而,这些研究多集中于成株阶段,对于苗期盐生草的耐盐阈值尚未清晰界定,也未系统阐明其在盐胁迫下的生理生化响应。为此,本研究设计了8个不同浓度梯度的NaCl进行处理,以系统评估盐生草的耐盐阈值,同时分析其在不同盐胁迫下的生理生化响应特征,进而为深入解析盐生草的耐盐机制及筛选耐盐关键基因奠定理论基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试盐生草种子采集自甘肃省会宁县盐碱地(35°26′ N、104°31′ E),种子经清洗、去除杂质后,保存备用。

1.2 试验设计

本试验于2025年4月在甘肃农业大学日光温室开展，昼夜温度控制在25 ℃/15 ℃，湿度为75%。供试盐生草种子经75%的酒精表面消毒30 s，无菌水冲洗干净后，播种于上口内径13 cm、高12 cm的塑料花盆中。盆底铺设双层滤纸，填充细沙与蛭石（体积比1∶1）作为基质，每盆均匀播种100粒大小一致的种子，表面覆盖1～2 mm的细沙。出苗后，每2 d浇灌Hoagland营养液至盆底自然渗出。培养2个月后，剔除生长不一致植株，保留整齐一致幼苗用于后续胁迫试验。设置0、50、100、150、200、250、300、350 mmol·L^{-1}共8个浓度梯度，其中对照组使用Hoagland营养液，处理组使用对应NaCl浓度的Hoagland混合液，每个处理各3盆，共24盆。为防止土壤中盐分随水分蒸发而过度累积，并确保基质内的盐浓度与处理液浓度保持动态平衡，本研究采用了过量灌溉法，每2 d于上午9∶00对各盆进行灌溉，每次灌溉量固定为200 mL，该体积略大于基质的田间持水量，确保每次灌溉后约20%的溶液从花盆底部流出，流出的废液被收集并移除，不再重复使用，以通过淋洗作用带走积累的过多盐分及根系分泌物，从而维持根际环境盐浓度的相对稳定。总共胁迫处理15次，胁迫30 d后停止浇灌。分别于胁迫后第3、6、9、12、15、20和30天的上午8∶00采集叶片样品，液氮迅速冷冻后置于－80 ℃超低温冰箱中保存，供后续生理指标测定，采完样后再进行胁迫浇灌。

1.3 指标测定及方法

1.3.1 生长指标测定　盐胁迫处理30 d后，轻轻拍打和挤压花盆外壁，使盆土与盆壁分离，将花盆倒置，用手掌托住基质表面，小心地将整个根－土柱完整取出。将取出的根－土柱放入盛有去离子水的水培箱中，利用水的浮力和软化作用，浸泡30 min，然后用水流轻柔地从根部上方缓慢冲洗，同时用手指辅助剥离土壤颗粒，避免主根断裂与侧根损伤，直至根系完全暴露且无基质残留。随机选取30株生长状态一致的盐生草植株，经去离子水冲洗并用滤纸吸干后，使用卷尺测量株高与根长，随后将植株的地上部与地下部分别剪取，装入牛皮纸袋中，放入105 ℃烘箱中杀青30 min，65 ℃烘干至恒重，用分析天平（精密度：0.1 mg，HC-B 2003，浙江）测定地上生物量（aboveground biomass，AGB）和地下生物量（underground biomass，UGB），并计算根冠比，3次生物学重复。

1.3.2 根、茎、叶、土壤Na^+和K^+含量测定　参照文献[14]方法并略作修改：称取干重试样0.1～1.0 g（精确至0.0001 g）于聚四氟乙烯罐中，加入5 mL硝酸（HNO_3）和1 mL高氯酸（$HClO_4$），混匀，置电热板加热温度控制在130～150 ℃，待样品中棕色烟雾基本消失后，将电热炉的温度升高至180 ℃继续进行消解，若消解液颜色变为棕黑色，可适量加入硝酸，直至白烟冒出、液体呈无色透明或淡黄色。冷却后，将消解液全部转移至10 mL容量瓶中，用少量去离子水多次洗涤原容器，并将洗涤液合并转移至容量瓶，最后定容至刻度线，经混匀、静置后过滤。试剂空白试验同步进行。吸取待测样品溶液进行稀释，用火焰光度计（FSP6620，上海悦丰仪器仪表有限公司）进行测定，设置3次生物学重复。

1.3.3 生理指标测定　采用乙醇浸泡法[15]测定总叶绿素（chlorophyll）含量；采用硫代巴比妥酸法[16]测定丙二醛（malondialdehyde，MDA）含量；采用蒽酮法[17]测定可溶性糖（soluble sugar）含量；采用愈创木酚法[15]测定过氧化物酶（peroxidase，POD）活性；采用氮蓝四唑法[15]测定超氧化物歧化酶（superoxide dismutase，SOD）活性。每个指标3次生物学重复。

1.3.4 耐盐阈值测定与指标增长率分析　数据归一化处理：为消除不同指标间量纲和数量级的差异，本研究采用改进Min－Max归一化方法[18]对各项测定指标进行标准化处理。具体计算公式如下：

$$y=\frac{x-x_{\min}}{x_{\max}-x_{\min}}$$

式中：x为原始测定值，$x_{\max}$和$x_{\min}$分别代表该指标在全部盐浓度梯度（0～350 mmol·L^{-1} NaCl）下的最大值和最小值，y为归一化后的值，其范围为[0，1]。

以NaCl浓度为自变量（C），主成分分析中权重较大指标SOD、POD活性和地上生物量（该项指标为盐处理30 d数据）为因变量（y）构建拟合曲线，以因变量比对照处理下降50%时所对应的盐浓度作为盐生草的耐盐阈值[19]。

耐盐阈值计算[20]：本研究采用非线性回归模型与临界点分析相结合的方法进行精确计算，以NaCl浓度(C)为自变量，以各项归一化后的指标值(y)为因变量，分别拟合Logistic衰减模型。其基本形式为：

$$y=\frac{a}{1+e^{k(C-ST_{50})}}$$

式中：a为上限值，k为曲线斜率，ST_{50}即为该指标下降至最大值50%时所对应的盐浓度。

相对值(%)=处理组/对照组×100

在本研究中，为进一步验证盐胁迫下盐生草耐盐阈值，引入指标增长率[21]。

增长率计算公式：增长率(%)=(处理组平均值−对照组平均值)/对照组平均值×100。

1.4 数据分析

采用Microsoft Excel 2016进行数据的统计整理；利用SPSS 24开展方差分析，并基于盐胁迫30 d后的测定结果进行主成分分析(principal component analysis, PCA)；借助Origin 2024和GraphPad Prism 10完成图表绘制。

2 结果与分析

2.1 NaCl胁迫对盐生草生长的影响

随着盐浓度升高，植株地上部鲜重与株高呈明显下降趋势(图1)。在0～150 mmol·L^{-1}低中浓度区间，植株仍保持多分枝、莲座状铺展的正常株型；当浓度超过200 mmol·L^{-1}后，分枝数急剧减少，株型趋于矮化、紧凑；在300～350 mmol·L^{-1}高盐条件下，新生叶原基发育停滞，植株仅存3～4片幼叶，呈严重的生长抑制。低中盐处理下，叶片保持肉质化、灰绿色的典型盐生植物特征；高盐(≥250 mmol·L^{-1})时，叶片表皮细胞皱缩，叶色褪绿转黄，350 mmol·L^{-1}处理组顶端幼叶出现紫红色花青素积累，这是活性氧胁迫下的典型应激响应。

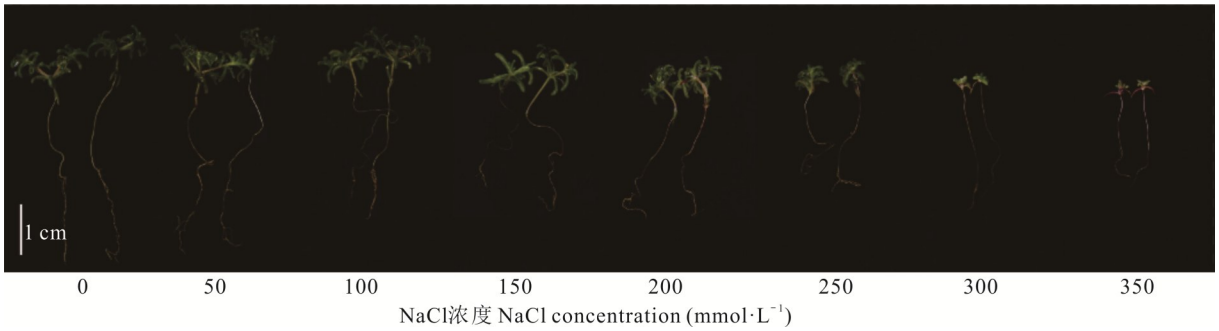


图1 NaCl胁迫30 d后盐生草表型变化

Fig. 1 Phenotypic changes of *H. glomeratus* after 30 days of NaCl stress

经30 d NaCl胁迫处理后，盐生草的生长指标较对照组(表1和图2)呈规律性变化。如表1所示，当NaCl浓度为50 mmol·L^{-1}时，株高和根长均开始显著下降($P<0.05$)，并随盐胁迫浓度增加呈递减趋势，均于350 mmol·L^{-1}时降到最低值；根冠比在50 mmol·L^{-1}处理下显著降低($P<0.05$)，低、中盐(50～250 mmol·L^{-1})时根冠比(root/shoot, R/S)从0.17升至0.24，反映资源分配向地下部倾斜的适应策略；高盐(≥300 mmol·L^{-1})时R/S回落至0.19以下，表明根系生长亦受严重抑制，整体生物量积累陷入停滞。在生物量方面(图2)，50 mmol·L^{-1}处理组使地上生物量显著上升($P<0.05$)，而地下生物量则显著降低($P<0.05$)。在350 mmol·L^{-1}的高盐胁迫下，与对照组相比，株高与根长分别降低了54.31%和61.17%，地上部和地下部生物量亦分别降低了62.96%和87.50%，表明盐生草地下部分对盐胁迫更为敏感。

2.2 NaCl胁迫对离子分布的影响

NaCl胁迫30 d后(图3)，盐生草根、茎、叶及土壤中的Na^+(图3a)含量与Na^+/K^+(图3c)随NaCl处理浓度升高而显著增加，其中，茎、叶的Na^+含量积累高于根和土壤；与此同时，各部位的K^+(图3b)含量则呈下降趋势。在50 mmol·L^{-1}NaCl处理下，根、茎、叶Na^+含量及Na^+/K^+较对照组显著上升($P<0.05$)，而K^+含量均显著降低

($P<0.05$)。当浓度升至 350 mmol·L^{-1}时，根、茎、叶和土壤中 Na^+ 含量较对照组分别增加 15.92、4.69、7.18 和 27.71 倍；K^+ 含量分别下降 58.69%、60.68%、73.29% 和 58.15%；Na^+/K^+ 也相应增加 41.08、13.62、29.45 和 71.29 倍。值得注意的是，即使在较低的 NaCl 胁迫(50 mmol·L^{-1})下，盐生草叶片中 Na^+ 累积量已达 94.46 g·kg^{-1} DW，表明其可能通过维持细胞内高渗透势以应对盐胁迫环境，这一生理机制对其耐盐适应性具有重要作用。

2.3　NaCl 胁迫下盐生草叶绿素含量的动态响应

随 NaCl 胁迫时间延长与浓度增加，盐生草叶片总叶绿素含量总体呈下降趋势(图 4)。在低浓度胁迫(NaCl≤150 mmol·L^{-1})下，总叶绿素含量随盐胁迫时间呈“先下降后升高”的趋势，但至 30 d 时均显著低于对照；而在高浓度胁迫(NaCl≥200 mmol·L^{-1})下，总叶绿素含量则表现为“先下降后升高再下降”的波动式下降趋势，30 d 时亦显著低于对照。在 350 mmol·L^{-1}浓度下胁迫 30 d 后，总叶绿素含量较对照组(0 d、0 mmol·L^{-1})显著降低了 80.10%。

2.4　丙二醛和可溶性糖含量对 NaCl 胁迫的响应

丙二醛(MDA)的积累与 NaCl 胁迫浓度及处理时间成正比(图 5a)。相较于对照组(0 d)，在低浓度胁迫(NaCl≤150 mmol·L^{-1})下，丙二醛含量随时间推移表现出“先升高－后降低－再升高”的波动性变化规律，尽管存在此波动，除 150 和 300 mmol·L^{-1}外其他处理组在胁迫 30 d 后，MDA 含量均显著高于对照组；高浓度胁迫(NaCl≥200 mmol·L^{-1})下丙二醛含量随盐胁迫时间延长总体呈“双峰”变化，胁迫 15 d 后开始缓慢下降。胁迫 9 d 时 200 mmol·L^{-1}处理组丙二醛含量降到最低值，与对照组(0 mmol·L^{-1})相比显著下降

表 1　NaCl 胁迫对盐生草生长的影响

Table 1　The effect of NaCl stress on the growth of *H. glomeratus*

NaCl浓度 NaCl concentration (mmol·L^{-1})	株高 Plant height (cm)	根长 Root length (cm)	根冠比 Root-crown ratio
0 (CK)	17.07±1.42a	21.63±3.11a	0.40±0.02a
50	14.50±2.00b	13.03±1.53b	0.17±0.02c
100	12.73±0.81bc	12.80±0.61b	0.17±0.01c
150	11.40±1.14cd	11.97±1.08b	0.20±0.07bc
200	11.57±1.31cd	12.57±0.75b	0.20±0.05bc
250	12.17±0.74cd	11.30±0.44b	0.24±0.02b
300	10.03±0.47d	10.33±1.62bc	0.19±0.02bc
350	7.80±0.56e	8.40±0.75c	0.15±0.03c

注：同列不同字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。

Note: Different letters in the same column indicate significant differences among treatments ($P<0.05$).

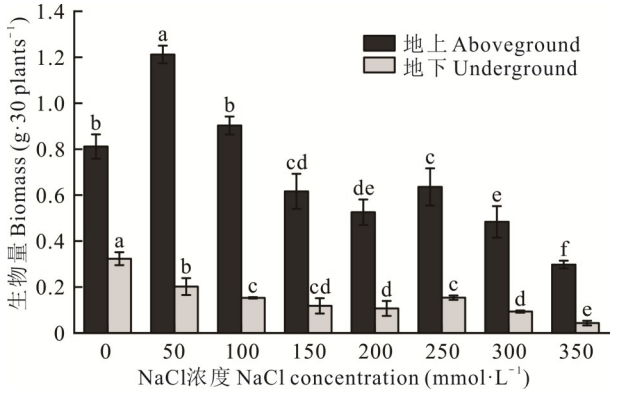


图 2　NaCl 胁迫下盐生草生物量

Fig. 2　Biomass of *H. glomeratus* under NaCl stress

不同小写字母表示同一部位在不同盐浓度下差异显著($P<0.05$)，下同。Different lowercase letters indicate significant differences in the same part under different salt concentrations ($P<0.05$), the same below.

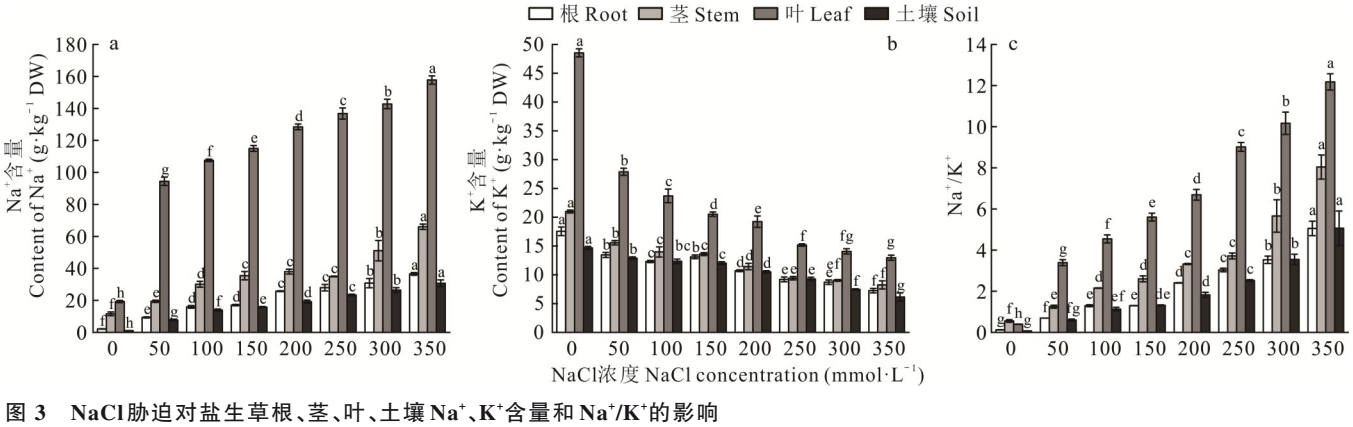


图 3　NaCl 胁迫对盐生草根、茎、叶、土壤 Na^+、K^+ 含量和 Na^+/K^+ 的影响

Fig. 3　The effect of NaCl stress on the roots, stems, leaves, soil Na^+ and K^+ contents, and Na^+/K^+ of *H. glomeratus*

了60.01%($P<0.05$),说明一定浓度的NaCl胁迫促进了植物的生长。

随着NaCl胁迫强度的增加(时间延长与浓度升高),各处理组的可溶性糖含量表现出"先降低—后升高—再降低"的波动式变化,且所有处理组的含量均明显低于对照组(图5b)。与对照组(0 d)相比,NaCl胁迫处理组12 d之前可溶性糖含量总体呈下降趋势,15 d时开始快速上升,说明低浓度、高浓度都可对盐生草的生长造成胁迫。

2.5 抗氧化酶活性对NaCl胁迫的响应

随着NaCl胁迫强度(时间延长与浓度升高)的增加,盐生草叶片中的POD与SOD活性总体均呈"先升高后下降"的趋势(图6),但二者在不同胁迫条件下的动态响应存在差异。在POD活性方面(图6a),低浓度胁迫(NaCl≤150 mmol·L^{-1})下其活性随盐胁迫时间呈"先升高后下降"的趋势,但在30 d时出现急剧上升,表明植株在长期轻度胁迫下仍启动抗氧化防御机制;而高浓度胁迫(NaCl≥200 mmol·L^{-1})下POD活性则表现为"先下降后升高再下降"的趋势,至30 d时低于对照,反映出抗氧化系统可能趋于崩溃,植株遭受不可逆损伤。在350 mmol·L^{-1}胁迫30 d后,POD活性较对照显著下降60.29%。在SOD活性方面(图6b),低浓度胁迫(NaCl≤150 mmol·L^{-1})下其活性随时间推移缓慢下降;高浓度胁迫(NaCl≥200 mmol·L^{-1})下则呈"先下降后升高再下降"趋势,其中200和250 mmol·L^{-1}处理在9 d时活性急剧上升并达到峰值,而在12 d时又急剧下降,说明此时氧化胁迫已超出SOD系统的清除能力,导致严重损伤。在350 mmol·L^{-1}胁迫30 d后SOD活性显著下降92.37%,进一步证实了长时间高盐胁迫对抗氧化酶活性的强烈抑制。

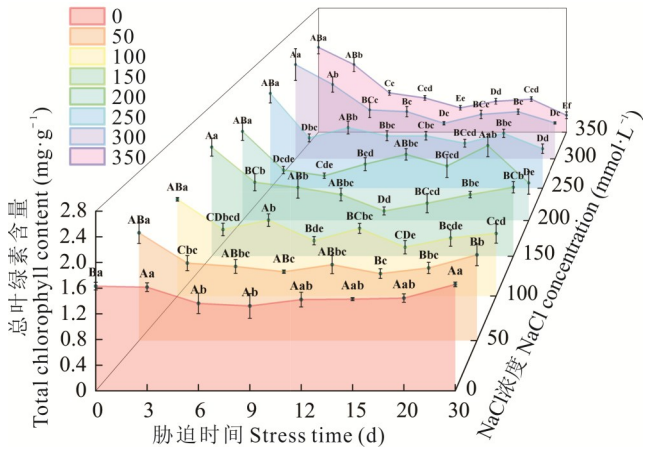


图4 NaCl胁迫对盐生草叶绿素含量的影响

Fig. 4 The effect of NaCl stress on the chlorophyll content of *H. glomeratus*

不同大写字母表示同一时间节点不同NaCl浓度处理间差异显著($P<0.05$),不同小写字母表示同一浓度处理不同胁迫时间差异显著($P<0.05$),下同。Different capital letters indicate significant differences among different NaCl concentration treatments at the same time point ($P<0.05$), and different lowercase letters indicate significant differences in the same concentration treatment at different stress times ($P<0.05$), the same below.

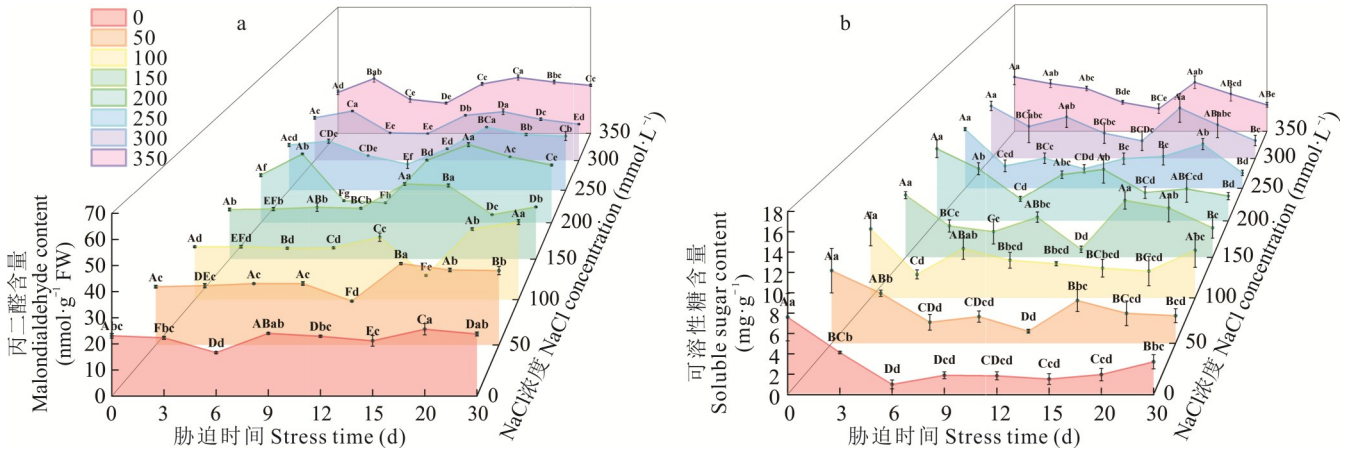


图5 NaCl胁迫对盐生草丙二醛和可溶性糖含量的影响

Fig. 5 The effect of NaCl stress on malondialdehyde and soluble sugar contents of *H. glomeratus*

2.6 盐生草耐盐性指标的主成分分析与耐盐阈值综合评估

盐生草的耐盐性并非由单一特征决定,而是其一系列独特的形态、生理和分子机制协同作用的综合表现。通过主成分分析将30 d时的多项指标(生长、生理和离子指标)降维为2个主成分,累计贡献率达80%以上(图7),

PC1和PC2的方差贡献率分别为66.07%和19.26%。其中，PC1主要表征植株的盐害生长抑制程度，与地下生物量、株高、叶绿素含量和根长关联密切；而PC2则主要反映了生理应激响应，与POD、SOD活性和丙二醛、可溶性糖含量及地上生物量相关。

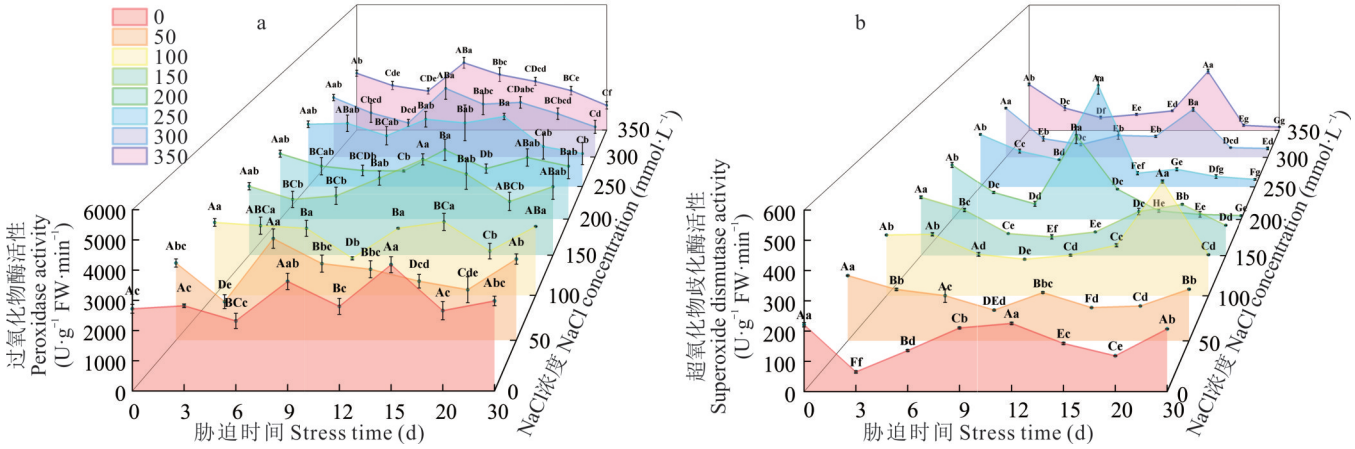


图6　NaCl胁迫对抗氧化酶活性的影响

Fig. 6　The effect of NaCl stress on the activity of antioxidant enzymes

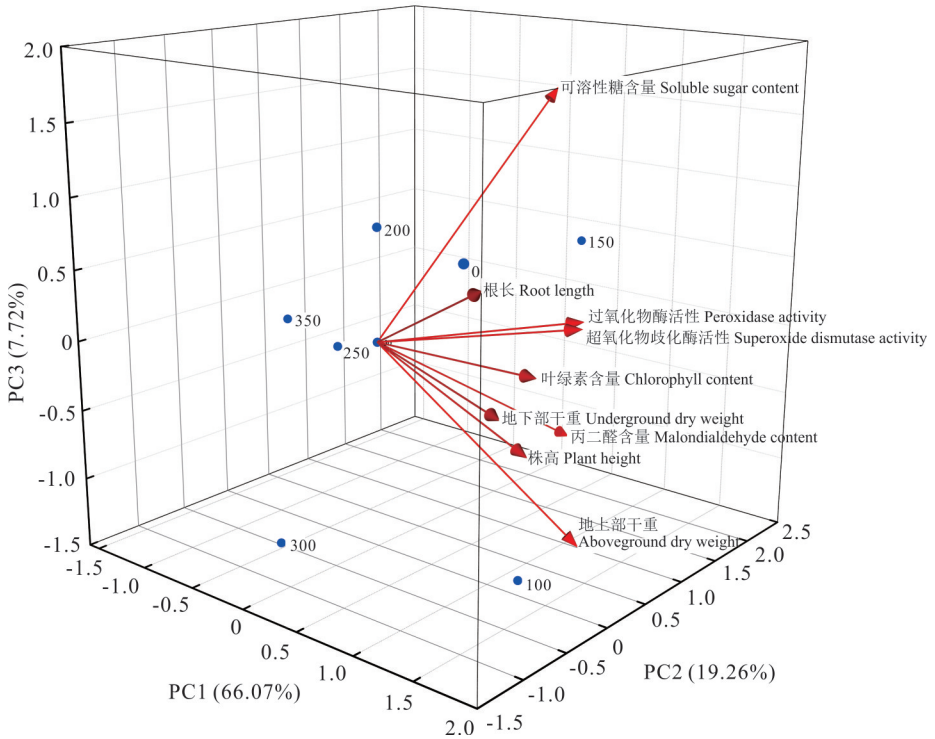


图7　NaCl胁迫下各指标主成分分析

Fig. 7　Principal component analysis of each index under NaCl stress

通过归一化处理和权重计算，本研究评估了各生理与生长指标在耐盐性评价中的贡献权重。如表2所示，其影响顺序为SOD活性＞POD活性＞地上生物量＞叶绿素含量＞株高＞地下生物量＞丙二醛含量＞根长＞可溶性糖含量。结合PCA分析，最终筛选出权重较高的SOD活性、POD活性和地上生物量作为核心鉴定指标，并利用回归分析构建了剂量－效应曲线(图8)。该模型清晰地揭示了各指标对盐浓度的响应规律，据此推算出的耐盐临界值分别为134.44、280.26和299.37 mmol·L^{-1}。

表2 盐胁迫下盐生草叶片各指标的成分载荷矩阵、特征向量和权重分析

Table 2 Analysis of component loading matrices, eigenvectors and weights of various indicators in the leaves of *H. glomeratus* under salt stress

指标 Parameter	第一主成分 Principal component 1		第二主成分 Principal component 2		权重 Weight (%)	影响顺序 Influence order
	载荷 Loading matri (x)	特征向量 Eigenvectors	载荷 Loading matri (x)	特征向量 Eigenvectors		
株高 Plant height	0.958	0.393	−0.184	−0.139	11.42	5
根长 Root length	0.860	0.353	−0.317	−0.241	9.15	8
地上生物量 Aboveground biomass	0.831	0.341	0.257	0.195	12.89	3
地下生物量 Underground biomass	0.922	0.378	−0.285	−0.217	10.20	6
丙二醛含量 Malondialdehyde content	0.263	0.108	0.848	0.644	9.59	7
可溶性糖含量 Soluble sugar content	0.188	0.077	0.819	0.622	8.38	9
叶绿素含量 Chlorophyll content	0.959	0.393	−0.143	−0.109	11.72	4
过氧化物酶活性 Peroxidase activity	0.910	0.373	0.165	0.125	13.28	2
超氧化物歧化酶活性 Superoxide dismutase activity	0.947	0.388	0.114	0.087	13.39	1

为验证上述耐盐阈值的可靠性，本研究进一步采用对盐胁迫高度敏感的Na^+/K^+作为验证指标(图9)。当NaCl浓度＞300 mmol·L^{-1}时，根、茎、叶及土壤的Na^+/K^+增长率均明显偏离趋势线，表明在此浓度下离子毒害效应加剧。该临界浓度与由地上生物量界定出的耐盐阈值(299.37 mmol·L^{-1})高度吻合，从而相互印证了阈值结果的合理性。

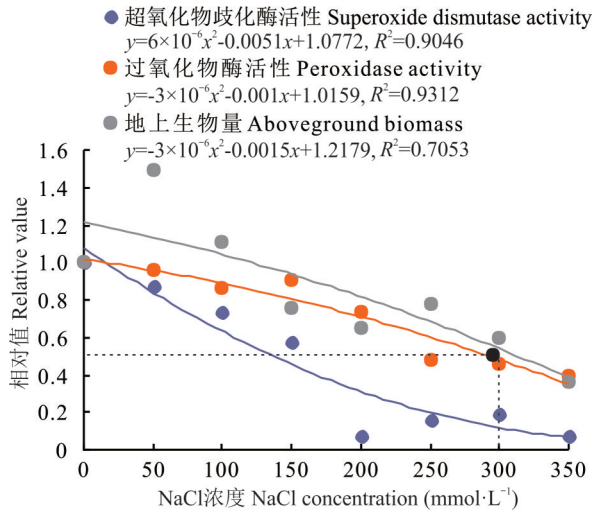


图8 盐生草耐盐阈值计算

Fig. 8 Calculation of the salt tolerance threshold of *H. glomeratus*

3 讨论

盐胁迫会影响植物的正常生长[22]。植物的抗逆性(如抗旱、抗盐、抗寒、抗病虫等)并非由单一因素决定，而是其形态结构、生理生化过程和分子机制共同作用的结果，这些内在机制最终都会外化为可以观察和测量的生长特征。已有研究表明，盐胁迫会显著抑制植物的生长发育[23]。因此，生长特性常被视为评价植物耐盐性的可靠指标，能够综合反映植物的耐受能力。例如，NaCl胁迫会使亚柄薹草(*Carex subpediformis*)的株高、冠幅以及干重均呈下降趋势[24]；而禾本科牧草燕麦(*Avena sativa*)的生物量也会减少，生长受到显著抑制[25]。本研究中，NaCl胁迫显著抑制了盐生草的生长，具体表现为其株高、根长、地上与地下生物量的显著降低，但不同的NaCl浓度处理间差异不显著，在低盐胁迫(NaCl溶液浓度为50～100 mmol·L^{-1})下，地上生物量较对照组明显增加，说明低浓度促进了盐生草生长，这与前人对苗期的糜子(*Panicum miliaceum*)[26]、高粱(*Sorghum bicolor*)[27]的研究结果一致。

根冠比能够反映植物资源分配策略和环境适应状态[28]。本研究发现，NaCl胁迫导致盐生草的根冠比显著降低，反映出其地下部分的生长受到相对抑制。与前人对无芒雀麦(*Bromus inermis*)[29]、羊草(*Leymus chinensis*)[30]的研究结果一致。其原因可能在于盐胁迫下盐生草采取了独特的资源分配策略，即通过增加地上生物量使有毒离子区隔化于叶片，使其不受盐胁迫的毒害。而在耐盐性较差的小黑麦(*Triticale*)[31]、老芒麦(*Elymus sibiricus*)[32]中出现盐胁迫使植物根冠比升高的现象，这可能是由于不同植物的盐胁迫抵御机制各异，这些植物可

能通过增加根系生物量使有害离子在根部富集，从而减轻对地上部的伤害，又能更有效地从胁迫环境中吸收必需养分，保障植物正常的生理功能。

盐胁迫对盐生草的离子毒害主要表现为Na^+毒害。盐生草被认为是典型的稀盐盐生植物，这类植物主要通过将吸收的盐离子区隔化储存于液泡中，并常伴随肉质化生长以稀释细胞内离子浓度的策略来适应其高盐的环境[33−34]。本研究结果表明，在盐胁迫处理下，盐生草会主动将吸收的Na^+运输并积累于地上部（尤其是叶片），并进一步将其区隔化在叶肉细胞的液泡中。这种区隔化策略能有效降低细胞质中的Na^+浓度，从而维持细胞质内较高的K^+/Na^+，确保盐生草在高盐逆境中维持正常的生理代谢功能。离子分布数据结果显示，盐生草的Na^+、K^+主要分布在茎、叶组织中，而根和土壤中的含量相对较低；同时，地上部（茎和叶）的Na^+含量及Na^+/K^+的增加幅度也显著大于根和土壤。这一发现与前人研究结果一致[35]，共同印证了通过液泡区隔化维持地上部较高的K^+/Na^+是盐生草耐盐的重要机制[36]。

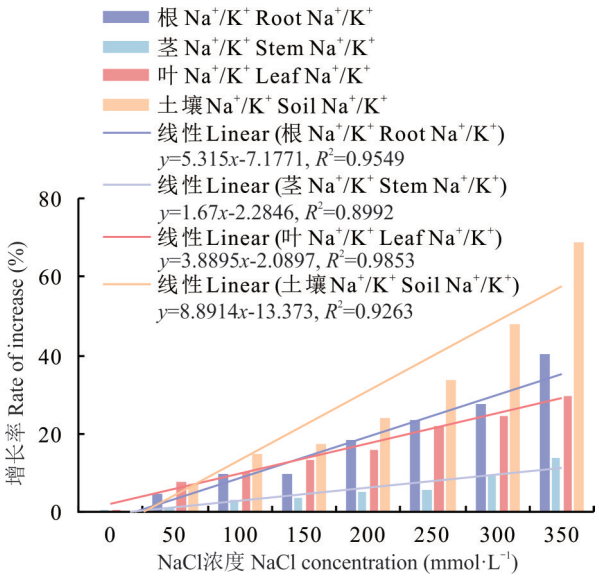


图 9　NaCl胁迫对盐生草根、茎、叶、土壤 Na^+/K^+增长率的影响

Fig. 9　The effect of NaCl stress on the Na^+/K^+ growth rate of roots, stems, leaves and soil of *H. glomeratus*

本研究通过比较不同NaCl浓度胁迫下盐生草叶片的生理生化指标，旨在阐明其耐盐的生理响应机制。盐胁迫主要通过渗透胁迫、离子毒性和氧化损伤3个层面抑制植物生长[37]。本研究结果表明，盐胁迫对盐生草产生了显著的氧化损伤，但同时有效激活了其体内的渗透调节和抗氧化防御系统，这可能是其表现出强耐盐能力的关键所在。

叶绿素含量是植物光合能力强弱的直接体现[38]。在本研究中，盐生草叶片叶绿素含量对盐胁迫的响应呈浓度依赖性变化，在低浓度NaCl胁迫下，盐生草叶绿素含量呈“先升高－后下降－再升高”的波动趋势；在高浓度NaCl胁迫下则呈下降趋势。该现象与前人对燕麦[39]、小麦（*Triticum aestivum*）[40]等作物的研究结果相吻合。这表明盐生草能够通过启动积极的代谢适应性响应，以维持体内的渗透调节与活性氧平衡，从而有效应对短期低浓度的盐胁迫环境，初始升高可能是植物为增强光能捕获或合成光保护色素的积极应答，随后下降可能与活性氧暂时积累引起的光合损伤有关，最终叶绿素含量再次上升则表明植物已成功激活防御机制并恢复体内稳态。在持续高浓度NaCl胁迫下，盐生草叶片中Na^+过量积累会增强叶绿素降解酶的活性，进而促使叶绿素被加速分解，最终造成其含量显著降低[41−42]。

丙二醛（MDA）是膜脂过氧化的主要产物，其含量常用作评估细胞膜结构受氧化损伤程度的关键指标[43]。本研究中，随着NaCl浓度增加，盐生草叶片MDA含量呈“先下降后升高”的变化趋势，在盐胁迫第9天、NaCl浓度为200 mmol·L^{-1}处理组中，MDA含量降到最低值。这一结果表明，一定浓度的NaCl胁迫并未对盐生草造成明显损伤，反而激活了其体内的抗氧化防御系统，通过减轻膜脂过氧化程度，从而在一定程度上促进了植物的正常生长。该结论与刘爱荣等[44]对高羊茅（*Festuca elata*）盐胁迫下MDA含量变化的研究结果高度一致，进一步印证了适度盐胁迫可能对部分耐盐植物产生“胁迫锻炼”效应，增强其抗逆能力的共性规律。

可溶性糖作为植物体内重要的渗透调节物质与能量来源，不仅能为植物基础代谢活动提供必要的能量支撑，其含量变化还能在一定程度上反映植物在胁迫条件下的代谢状态与逆境适应能力[45]。前人在牧草（*Phleum pratense*）[46]的研究中发现，NaCl胁迫下牧草叶片可溶性糖含量随着胁迫时间的增加呈升高趋势，推测这可能是植物通过积累可溶性糖增强渗透调节能力、抵御盐胁迫的重要策略。然而，本研究中盐生草叶片可溶性糖含量的变化趋势与上述研究存在明显差异：随着NaCl浓度的增加，可溶性糖含量呈“先降低－后升高－再降低”的趋势。

这与前人对燕麦[25]和紫花苜蓿(*Medicago sativa*)[47]的研究结果一致。这一差异可能源于盐生草作为典型盐生植物的特殊生理调节策略:在中等盐浓度范围内,盐生草通过主动积累可溶性糖来提升自身的渗透调节能力,维持细胞渗透压平衡,以适应轻度盐胁迫环境;但当NaCl浓度超过其耐受阈值时,细胞代谢紊乱加剧,导致可溶性糖的合成受阻或消耗加剧,使其含量显著下降,此时植物正常的生理功能被彻底打乱。该结果进一步表明,盐生草的耐盐能力存在明确的浓度阈值;一旦盐胁迫强度超过该临界点,原有的渗透调节与抗氧化等防御体系将趋于崩溃,进而导致不可逆的生理损伤。

为应对氧化胁迫,盐生草激活了抗氧化酶系统。超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)是活性氧(reactive oxygen species, ROS)清除的关键酶。SOD负责将超氧阴离子($O_2^{\cdot-}$)转化为H_2O_2,而POD进一步降解H_2O_2。本研究中,SOD与POD活性对NaCl胁迫表现出典型的动态响应:其活性随胁迫强度(时间与浓度)的增加均呈先诱导升高后受到抑制的变化趋势,SOD活性在盐胁迫第9天到达峰值,POD活性在盐胁迫第12天到达峰值。表明盐生草在轻中度胁迫下能有效清除ROS,而在重度胁迫下抗氧化系统可能被破坏。这与苗期玉米(*Zea mays*)受盐胁迫后SOD、POD活性变化趋势类似,苗期玉米叶片中SOD活性在13 d时达到峰值,POD活性则在胁迫10 d时达到峰值[48]。

植物耐盐性是由多种生理与生化过程共同调控的复杂数量性状,单一指标难以实现全面、客观的评价[49]。为建立更为科学、系统的评估体系,本研究针对苗期盐生草在不同盐浓度胁迫下的多项指标进行主成分分析(PCA),通过降维处理提取关键信息,旨在筛选核心评价参数,并为其耐盐阈值的量化提供理论依据。分析结果表明,前两个主成分(PC1和PC2)的累计方差贡献率超过80%,能够有效反映原始数据的主要变异特征,表明PCA方法适用于植物耐盐性的综合评价。其中,PC1的方差贡献率最高,株高、地下生物量、超氧化物歧化酶(SOD)活性、过氧化物酶(POD)活性和叶绿素含量等指标具有较高的正载荷,这些指标综合反映了盐胁迫对植物造成的生长抑制程度(如生物量积累)以及抗氧化防御系统的响应强度。因此,PC1可视为表征“胁迫损伤程度”的综合因子,得分越高意味着植株受到的生理损伤越严重。PC2则主要关联可溶性糖与丙二醛(MDA)含量,反映了植物的“生理调节能力”,即渗透调节与膜脂过氧化损伤状况。

已有研究表明,在糜子[50]以及人工合成的六倍体小麦[51](2n=6x=42;基因组组成AABBDD)等作物中,地上生物量常被视为评估耐盐性的核心指标。此外,株高和超氧化物歧化酶(SOD)活性等性状也被证实可用于确定植物的耐盐阈值[24,52]。在本研究中,地上生物量被用来界定盐生草耐盐阈值,最终确定盐生草耐盐阈值为299.37 mmol·L^{-1}。

本研究基于苗期数据建立了耐盐性评价模型,植物的耐盐性可能随生育期而变化,因此未来有必要对其他关键生育期进行类似研究。此外,PCA作为一种高效的统计学工具,揭示了指标间的内在联系,但其背后具体的分子调控机制(如关键离子转运蛋白或渗透调节物质合成基因的表达调控)仍有待通过转录组学、蛋白组学等分子生物学手段进行深入解析。

4 结论

本研究通过分析不同浓度NaCl胁迫下盐生草叶片的生理生化指标,揭示了其耐盐的生理机制与适应策略。结果表明,盐生草的耐盐性是一个依赖于胁迫强度、动态的生理调控过程。其主要耐盐机制包括:通过积累可溶性糖进行有效的渗透调节;通过激活SOD、POD等抗氧化酶系统来维持氧化还原稳态。特别值得注意的是,叶绿素含量在低浓度胁迫下呈“升高—下降—再升高”的波动变化模式,揭示了其积极的适应与修复能力;而在高浓度下的持续下降则标志着不可逆损伤的发生。选取地上生物量计算耐盐阈值,回归曲线得出苗期盐生草耐盐阈值为299.37 mmol·L^{-1}。

参考文献 References:

[1] Yao D, Niu S Q, Zhao Q, *et al*. Induced salt tolerance of ryegrass by *Bacillus subtilis* strain WM13-24 from the rhizosphere of *Haloxylon ammodendron*. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(20): 7419-7429.

姚丹，牛舒琪，赵祺，等．梭梭根际枯草芽孢杆菌 WM13-24 对多年生黑麦草耐盐性的影响．生态学报，2020，40(20)：7419－7429.

[2] He J J，Yao L R，Wang J C，*et al*. Effects of drought and salt stress on seed germination characteristics of *Halogeton glomeratus*. Acta Prataculturae Sinica，2020，29(11)：129－140.
何建军，姚立蓉，汪军成，等．干旱和盐胁迫对盐生植物盐生草种子萌发特性的影响．草业学报，2020，29(11)：129－140.

[3] Wu C，Yin Y L，Yang X M，*et al*. A Markov-based model for predicting the development trend of soil microbial communities in saline-alkali land in Wudi County. Concurrency and Computation：Practice and Experience，2019，31(10)：e4754.

[4] Huang J，Kong Y L，Xu Q S，*et al*. Progresses for characteristics and amelioration measures of saline soil. Soils，2022，54(1)：18－23.
黄晶，孔亚丽，徐青山，等．盐渍土壤特征及改良措施研究进展．土壤，2022，54(1)：18－23.

[5] Gong Z Z，Xiong L M，Shi H Z，*et al*. Plant abiotic stress response and nutrient use efficiency. Science China Life Sciences，2020，63(5)：635－674.

[6] Lu A Q，Zhang F J，Wang X Q，*et al*. Effects of NaCl and Na_2SO_4 stress on content and distribution of K^+ and Na^+ of *Echinochloa frumentacea* seedlings. Acta Agriculturae Zhejiangensis，2021，33(3)：396－403.
陆安桥，张峰举，王学琴，等．盐胁迫对苗期湖南稷子 K^+、Na^+ 含量与分布的影响．浙江农业学报，2021，33(3)：396－403.

[7] Wang Y F，Xue Y W，Yang K J，*et al*. Effects of NaCl stress on ion contents in different organs of maize (*Zea mays* L.) seedlings. Chinese Journal of Ecology，2011，30(8)：1654－1661.
王玉凤，薛盈文，杨克军，等．NaCl胁迫对玉米幼苗不同器官离子含量的影响．生态学杂志，2011，30(8)：1654－1661.

[8] Liu H，Zhang F L，Tian H J，*et al*. Response of different maize varieties to salt stress and screening of salt tolerance. Journal of Maize Sciences，2024，32(4)：39－45，54.
刘鸿，张富来，田慧娟，等．不同玉米品种对盐胁迫的响应及耐盐性筛选．玉米科学，2024，32(4)：39－45，54.

[9] Zhang Z H，Yao L R，Wang J C，*et al*. Identification of *AKR* gene family members in *Halogeton glomeratus* and salt tolerance analysis of the root salt stress response gene *HgAKR42639*. Acta Prataculturae Sinica，2024，33(7)：68－83.
张震欢，姚立蓉，汪军成，等．盐生草 *AKR* 基因家族成员的鉴定及根系盐胁迫响应基因 *HgAKR42639* 的耐盐分析．草业学报，2024，33(7)：68－83.

[10] Huang Z L，Wang J C，Yao L R，*et al*. Research progress on salt tolerance mechanism of dilute salt halophytes. Journal of Gansu Agricultural University，2022，57(2)：1－10.
黄志磊，汪军成，姚立蓉，等．稀盐盐生植物的耐盐机理研究进展．甘肃农业大学学报，2022，57(2)：1－10.

[11] Li B C，Wang J C，Yao L R，*et al*. Halophyte *Halogeton glomeratus*，a promising candidate for phytoremediation of heavy metal-contaminated saline soils. Plant Soil，2019，442：323－331.

[12] Hu N，Li B C，Yao L R，*et al*. Effects of different heavy metals on the seed germination and establishment of *Halogeton glomeratus*. Acta Prataculturae Sinica，2019，28(6)：66－81.
胡娜，李葆春，姚立蓉，等．不同重金属胁迫对盐生草种子萌发特性的影响．草业学报，2019，28(6)：66－81.

[13] Zhang J，Mao C L，Khan A，*et al*. Enhanced methane production by using phytoremediated *Halogeton glomeratus* as substrate via anaerobic digestion. Renewable Energy，2022，194(1)：28－39.

[14] Wang B S，Zhao K F. Comparison of extractive methods of Na and K in wheat leaves. Plant Physiology Communications，1995，31(1)：50－52.
王宝山，赵可夫．小麦叶片中Na、K提取方法的比较．植物生理学通讯，1995，31(1)：50－52.

[15] Li H S. Principle and technology of plant physiology and biochemical experiments. Beijing：Higher Education Press，2000.
李合生．植物生理生化试验原理和技术．北京：高等教育出版社，2000.

[16] Ren H，Fu L D，Wang Y，*et al*. Effects of silicon fertilizer and basic seedling distribution on growth，yield and quality of rice. Soil and Fertilizer Sciences in China，2019(1)：108－116.
任海，付立东，王宇，等．硅肥与基本苗配置对水稻生长发育、产量及品质的影响．中国土壤与肥料，2019(1)：108－116.

[17] Sun Z H，Ren H，Wang H Z，*et al*. Effects of foliar silicon sprays on leaf photosynthetic performance and grain yield of summer maize in coastal saline-alkali soil. Acta Agronomica Sinica，2024，50(9)：2383－2395.
孙照华，任昊，王洪章，等．叶面喷施硅制剂对滨海盐碱地夏玉米叶片光合性能及籽粒产量的影响．作物学报，2024，50(9)：2383－2395.

[18] Li J J，Xu X W，Zang Y，*et al*. Evaluation of major agronomic traits and nutritional quality of forage barley varieties in the Nanjing region. Acta Prataculturae Sinica，2026，35(3)：114－127.

李建建, 徐夕雯, 张源, 等. 南京地区饲用大麦主要农艺性状与营养品质评价. 草业学报, 2026, 35(3): 114－127.

[19] Qian Y L, Wilhelm S J, Marcum K B. Comparative responses of two Kentucky bluegrass cultivars to salinity stress. Crop Science, 2001, 41(6): 1895－1900.

[20] Suplick-Ploense M R, Qian Y L, Read J C. Relative NaCl tolerance of Kentucky bluegrass, Texas bluegrass, and their hybrids. Crop Science, 2002, 42(6): 2025－2030.

[21] Zhao X T, Wang Y S, Duan J, *et al*. Effects of salt stress on growth and photosynthetic characteristics of *Magnolia wufengensis* grafted seedlings. Scientia Silvae Sincae, 2021, 57(4): 43－53.
赵秀婷, 王延双, 段劼, 等. 盐胁迫对红花玉兰嫁接苗生长和光合特性的影响. 林业科学, 2021, 57(4): 43－53.

[22] Wu Y, Tian Y, Song Y T. The effects of different salt concentrations on the growth and ion accumulation of early-stage *Medicago falcata*. Chinese Journal of Grassland, 2019, 41(4): 39－44.
武祎, 田雨, 宋彦涛. 不同盐分对黄花苜蓿早期幼苗生长及离子积累的影响. 中国草地学报, 2019, 41(4): 39－44.

[23] Krishnamurthy S L, Gautam R K, Sharma P C, *et al*. Effect of different salt stresses on agro-morphological traits and utilisation of salt stress indices for reproductive stage salt tolerance in rice. Field Crops Research, 2016, 190: 26－33.

[24] Li Y B, Han D Y, Fu R Y, *et al*. Effects of NaCl stress on morphology and related physiological indexes of *Carex subpediformis*. Pratacultural Science, 2022, 39(3): 529－537.
李英博, 韩戴宇, 付如裕, 等. NaCl胁迫对亚柄薹草形态和相关生理指标的影响. 草业科学, 2022, 39(3): 529－537.

[25] Wang M M, Zhao G Q, Liang G L, *et al*. Physiological response of different salt-tolerant oats to salt stress. Pratacultural Science, 2021, 38(11): 2200－2209.
王苗苗, 赵桂琴, 梁国玲, 等. 不同耐盐性燕麦对盐胁迫的生理响应. 草业科学, 2021, 38(11): 2200－2209.

[26] Yuan Y H. Study on physiological response and adaptive mechanism of broomcorn millet (*Panicum miliaceum* L.) under salt stress. Yangling: Northwest A & F University, 2022.
袁雨豪. 盐胁迫下糜子的生理响应及适应机制研究. 杨凌: 西北农林科技大学, 2022.

[27] Gao Y K, Yang P Y, Xiang X D, *et al*. Response of different salt tolerant sorghum varieties to salt stress in the whole growth period. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2020, 35(6): 113－121.
高玉坤, 杨溥原, 项晓冬, 等. 不同耐盐高粱品种全生育期对盐胁迫的响应. 华北农学报, 2020, 35(6): 113－121.

[28] Gao S Y, Liu W J, Li Y Y, *et al*. Physiological and biochemical responses of *Bothriochloa ischaemum* seedlings to salt stress at seedling stage and definition of salt tolerance threshold. Acta Prataculturae Sinica, 2025, 34(3): 164－174.
高守舆, 刘文静, 李钰莹, 等. 苗期白羊草对盐胁迫的生理生化响应及其耐盐阈值的界定. 草业学报, 2025, 34(3): 164－174.

[29] Li R Q, Wang Y X, Sun Y L, *et al*. Effects of salt stress on the growth, physiology, and biochemistry of five *Bromus inermis* varieties. Acta Prataculturae Sinica, 2023, 32(1): 99－111.
李瑞强, 王玉祥, 孙玉兰, 等. 盐胁迫对5份无芒雀麦苗期生长和生理生化的影响及综合性评价. 草业学报, 2023, 32(1): 99－111.

[30] Liu B S, Kang C L, Wang X, *et al*. Physiological and biochemical response characteristics of *Leymus chinensis* to saline-alkali stress. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 2014, 30(23): 166－173.
刘滨硕, 康春莉, 王鑫, 等. 羊草对盐碱胁迫的生理生化响应特征. 农业工程学报, 2014, 30(23): 166－173.

[31] Wang Z D. Characterization of phenotype traits, salt tolerance and genetic composition of new triticale strains. Tai'an: Shandong Agricultural University, 2022.
王紫铎. 小黑麦新品系农艺性状、耐盐特性分析及遗传组成鉴定. 泰安: 山东农业大学, 2022.

[32] Su X L, Shu X, Wang X Y, *et al*. Effects of exogenous melatonin on seed germination and seedling growth of *Elymus sibiricus* under NaCl stress. Pratacultural Science, 2023, 40(10): 2595－2606.
苏晓丽, 舒欣, 王晓耘, 等. 外源褪黑素对NaCl胁迫下老芒麦种子萌发和幼苗生长的影响. 草业科学, 2023, 40(10): 2595－2606.

[33] Zhang M R, Ma J B, Yao Y A, *et al*. Responses of physiological traits of *Salicornia european* to NaCl stress. Journal of Desert Research, 2014, 34(2): 441－447.
张梅茹, 马金彪, 姚银安, 等. 盐角草(*Salicornia europaea*)对NaCl处理的生理响应. 中国沙漠, 2014, 34(2): 441－447.

[34] Lyu S L, Jiang P, Chen X Y, *et al*. Multiple compartmentalization of sodium conferred salt tolerance in *Salicornia europaea*. Plant Physiology and Biochemistry, 2012, 51: 47－52.

[35] Wang J C. Study on the salt tolerance mechanisms of ion compartmentation in halophyte *Halogeton glomeratus*. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2017.

汪军成. 盐生草盐分区隔化耐盐机制研究. 兰州：甘肃农业大学，2017.

[36] Wang X T. Physiological response of *Chenopodium album* L. to different concentrations of $NaHCO_3$ stress. Changchun: Northeast Normal University, 2020.
王献田. 藜对不同浓度$NaHCO_3$胁迫的生理反应. 长春：东北师范大学，2020.

[37] Hao H, Cao L, Chen W N, *et al*. Effects of salt stress on the ion balance and physiological-biochemical characteristics of *Quercus dentata* seedlings. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(19): 6897－6904.
郝汉，曹磊，陈伟楠，等. 盐胁迫对槲树(*Quercus dentata*)幼苗离子平衡及其生理生化特性的影响. 生态学报，2020，40(19)：6897－6904.

[38] Croft H, Chen J M, Luo X Z, *et al*. Leaf chlorophyll content as a proxy for leaf photosynthetic capacity. Global Change Biology, 2017, 23(9): 3513－3524.

[39] Jiang Y, Zhou M, Wu Y, *et al*. Evaluation of salt tolerance and its underlying physiological mechanisms in different oats. Pratacultural Science, 2018, 35(12): 2903－2914.
姜瑛，周萌，吴越，等. 不同燕麦品种耐盐性差异及其生理机制. 草业科学，2018，35(12)：2903－2914.

[40] Li S, Wang A Y, Jiao Z, *et al*. Physiological and chemical characteristics and transcriptome analysis of different type of wheat seedlings under salt stress. Journal of Agricultural Science and Technology, 2024, 26(2): 20－32.
李双，王爱英，焦浈，等. 盐胁迫下不同抗性小麦幼苗生理生化特性及转录组分析. 中国农业科技导报，2024，26(2)：20－32.

[41] Ashraf M, Harris P J C. Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plant. Plant Science, 2004, 166(1): 3－16.

[42] Yang Y J, Zheng W, Tian Y, *et al*. Effects of various mixed salt-alkaline stresses on growth, photosynthesis, and photosynthetic pigment concentrations of *Medicago ruthenica* seedlings. Photosynthetica, 2011, 49(2): 275－284.

[43] Sofia L C, Karina G, Nacira M, *et al*. Oxidative damage and antioxidant defenses as potential indicators of salt-tolerant *Cenchrus ciliaris* L. genotypes. Flora, 2010, 205(9): 622－626.

[44] Liu A R, Zhang Y B, Huang S C, *et al*. Comparison of stress effects of NaCl and Na_2CO_3 on seed germination and seedling growth of *Festuca arundinacea* Schreb. Chinese Journal of Tropical Crops, 2011, 32(6): 1064－1068.
刘爱荣，张远兵，黄守程，等. NaCl与Na_2CO_3对高羊茅种子萌发及幼苗生长胁迫效应比较. 热带作物学报，2011，32(6)：1064－1068.

[45] Wang Y, Wang Y T, Yang R F, *et al*. Effects of gibberellin priming on seedling emergence and transcripts involved in mesocotyl elongation in rice under deep direct-seeding conditions. Journal of Zhejiang University-Science (Biomedicine & Biotechnology), 2021, 22(12): 1002－1021.

[46] Yuan H, Zhang X H, Han X Q, *et al*. Effects of salt and alkali stress on biomass and physiological characteristics of four *Phleum pratense* at seedling stage. Acta Agrestia Sinica, 2024, 32(4): 1184－1193.
袁惠，张鲜花，韩禧卿，等. 盐、碱胁迫对4份梯牧草苗期生物量及生理特性的影响. 草地学报，2024，32(4)：1184－1193.

[47] Li Y, Yu L J, Jin X X. Mechanism of heavy metal tolerance stress of plants. China Biotechnology, 2015, 35(9): 94－104.
李洋，于丽杰，金晓霞. 植物重金属胁迫耐受机制. 中国生物工程杂志，2015，35(9)：94－104.

[48] Wang N. Biological response of different maize varieties at seedling to salt stress and mechanism of tolerance. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2009.
王宁. 不同玉米品种苗期对盐胁迫的生物学响应及耐性机制研究. 沈阳：沈阳农业大学，2009.

[49] Meng C, Lu X L, Song Y R, *et al*. Evaluation and identification of salt tolerance of 11 *Leonurus germplasm* lines at the seedling stage. Acta Prataculturae Sinica, 2024, 33(5): 196－203.
孟晨，鲁雪莉，宋亦汝，等. 11份益母草种质材料苗期耐盐性评价与鉴定. 草业学报，2024，33(5)：196－203.

[50] Chen X H. Identification and tolerance mechanism of common millet (*Panicum miliaceum* L.) in neutral mixed salts. Jinzhong: Shanxi Agricultural University, 2022.
陈小红. 糜子耐中性混合盐鉴定与耐盐机制研究. 晋中：山西农业大学，2022.

[51] Li X K, Wu C N, Wang W, *et al*. Screening and evaluation of salt-tolerant germplasm of synthetic hexaploid wheat. Journal of Triticeae Crops, 2021, 41(12): 1487－1495.
李小康，吴崇宁，王维，等. 人工合成六倍体小麦耐盐种质资源的筛选及评价. 麦类作物学报，2021，41(12)：1487－1495.

[52] Jia X P, Deng Y M, Sun X B, *et al*. Impacts of salt stress on the growth and physiological characteristics of *Paspalum vaginatum*. Acta Prataculturae Sinica, 2015, 24(12): 204－212.
贾新平，邓衍明，孙晓波，等. 盐胁迫对海滨雀稗生长和生理特性的影响. 草业学报，2015，24(12)：204－212.