

盐碱胁迫下藜麦种质幼苗生理特性 及耐盐碱性评价

刘睿敏^{1,2}, 马学军^{3,4}, 刘文瑜^{3,4}, 王旺田^{1,2},
杨发荣^{3,4}, 黄杰^{3,4}, 魏玉明^{3,4}

(1. 甘肃农业大学生命科学技术学院, 甘肃 兰州 730070; 2. 省部共建干旱生境作物学国家重点实验室, 甘肃 兰州 730070;
3. 甘肃省农业科学院畜牧与绿色农业研究所, 甘肃 兰州 730070; 4. 甘肃省藜麦育种栽培技术及综合开发工程研究中心, 甘肃 兰州 730070)

摘要:以藜麦为研究对象,使用盆栽育苗法,设置0(CK)、150、300 mmol·L⁻¹ 3个混合盐碱(NaCl:NaHCO₃=1:1)浓度处理,通过测定幼苗鲜质量、干质量及叶片叶绿素、可溶性糖、脯氨酸、丙二醛含量、抗氧化酶活性等生长及生理指标,研究盐碱胁迫对10份藜麦(Q1~Q10)种质幼苗生长和生理特性的影响。结果表明:随盐碱胁迫程度加剧,幼苗的株高、根长较对照有少量增高,Q1的150 mmol·L⁻¹和300 mmol·L⁻¹处理较CK增高3 cm,而鲜质量相较CK有明显的下降趋势,在300 mmol·L⁻¹至150 mmol·L⁻¹减少0.19 g;叶片叶绿素含量中的Q6由CK的2.7 mg·g⁻¹在150 mmol·L⁻¹时上升至4 mg·g⁻¹,在300 mmol·L⁻¹时下降至2 mg·g⁻¹;Q1的可溶性糖由CK的30.8 mg·g⁻¹在150 mmol·L⁻¹时升至37.59 mg·g⁻¹,在300 mmol·L⁻¹时升高至89.84 mg·g⁻¹,Q1的可溶性蛋白含量由CK的30.87 mg·g⁻¹升至150 mmol·L⁻¹的37.59 mg·g⁻¹,在浓度为300 mmol·L⁻¹时达到最大为89.84 mg·g⁻¹。藜麦的幼苗叶内脯氨酸的含量在各盐碱处理下均显著高于CK,其中Q7由CK的95.12 μg·g⁻¹升高至300 mmol·L⁻¹时的216.17 μg·g⁻¹,当盐碱浓度为150 mmol·L⁻¹时藜麦幼苗丙二醛含量与对照间差异不显著,其中Q1的超氧化物歧化酶活性由CK的4.76 U·g⁻¹升高至5.94 U·g⁻¹后下降至4.91 U·g⁻¹、过氧化物酶活性由CK的0.13 U·g⁻¹升至3.66 U·g⁻¹,在300 mmol·L⁻¹下降至0.56 U·g⁻¹、过氧化氢酶活性由CK的2.13 U·g⁻¹升高至3.36 U·g⁻¹,在300 mmol·L⁻¹下降至2.5 U·g⁻¹。整体因浓度的增加而表现出先增强后降低的趋势。综合评价10份供试材料,耐盐碱性最强的为HZLM-15-1、其次为HJL-33-1,对盐碱敏感的材料为HJL34-1和LZLM-4。

关键词:藜麦幼苗;盐碱胁迫;生理特性;耐盐碱性

中图分类号:S519 **文献标志码:**A

Response of seedling growth and physiological characteristics of quinoa germplasm to saline-alkali stress and evaluation of saline-alkali tolerance

LIU Ruimin^{1,2}, MA Xuejun^{3,4}, LIU Wenyu^{3,4}, WANG Wangtian^{1,2},
YANG Farong^{3,4}, HUANG Jie^{3,4}, WEI Yuming^{3,4}

(1. College of life science and technology, Gansu Agricultural University, Lanzhou, Gansu 730070, China;
2. Key Laboratory of Crop Science in arid habitat of Gansu Province, Lanzhou, Gansu 730070, China;
3. Institute of livestock grass and green agriculture, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou, Gansu 730070, China; 4. Chenopodium album breeding and cultivation technology and comprehensive development Engineering Research Center, Lanzhou, Gansu 730070, China)

Abstract: Taking quinoa as the research object, potted seedling rearing method was used, and 3 mixed salt and alkali (NaCl:NaHCO₃=1:1) concentrations were set at 0 (CK), 150 and 300 mmol·L⁻¹. The effects of saline-alkali stress on the growth and physiological characteristics of quinoa germplasm seedlings were studied by measuring fresh weight, dry weight, leaf chlorophyll, soluble sugar, proline, malondialdehyde content and antioxi-

收稿日期:2022-09-07

修回日期:2022-11-26

基金项目:国家自然科学基金项目(31660357);中央引导地方科技发展专项;甘肃省科技支撑计划项目(2121JR7RA730);甘肃省农业科学院农业科技创新专项(2022GASS07);甘肃省农业科学院重点研发计划项目(2020GAAS31);兰州市科技计划项目(2021-1-168);甘肃省重点研发计划项目(23YFWA0011);甘肃省现代农业科技支撑体系区域创新中心重点科技项目(2023GAAS03)

作者简介:刘睿敏(1997-),女,甘肃兰州人,硕士研究生,研究方向为农艺与种业。E-mail:1156730617@qq.com

通信作者:王旺田(1975-),男,甘肃庄浪人,副教授,主要从事作物遗传育种研究。E-mail:wangw@gsau.edu.cn

dant enzyme activity. The results showed that the plant height and root length of Q1 increased by 3 cm from 150 mmol · L⁻¹ to 300 mmol · L⁻¹, while the fresh weight decreased by 0.19 g from 300 mmol · L⁻¹ to 150 mmol · L⁻¹ compared with the control. The content of Q6 in leaf chlorophyll increased from 2.7 mg · g⁻¹ at 150 mmol · L⁻¹ to 4 mg · g⁻¹ and decreased to 2 mg · g⁻¹ at 300 mmol · L⁻¹. The soluble sugar of Q1 increased from 30.8 mg · g⁻¹ to 37.59 mg · g⁻¹ at 150 mmol · L⁻¹ for CK and 89.84 mg · g⁻¹ at 300 mmol · L⁻¹. The soluble protein content of Q1 increased from 30.87 mg · g⁻¹ for CK to 37.59 mg · g⁻¹ for 150 mmol · L⁻¹ and reached a maximum of 89.84 mg · g⁻¹ when the concentration was 300 mmol · L⁻¹. The content of proline in leaves of quinoa seedlings was significantly higher than that of the control under all salt and alkali treatments, and Q7 increased from 95.12 μg · g⁻¹ for CK to 216.17 μg · g⁻¹ for 300 mmol · L⁻¹. There was no significant difference in malondialdehyde content between quinoa seedlings and the control when the salt and alkali concentration was 150 mmol · L⁻¹. The superoxide dismutase activity of Q1 increased from 4.76 U · g⁻¹ in CK to 5.94 U · g⁻¹ and then decreased to 4.91 U · g⁻¹, and the peroxidase activity increased from 0.13 U · g⁻¹ in CK to 3.66 U · g⁻¹. Catalase activity increased from 2.13 U · g⁻¹ to 3.36 U · g⁻¹ at 300 mmol · L⁻¹ and then decreased to 2.5 U · g⁻¹ at 300 mmol · L⁻¹. With the increase of concentration, the overall concentration showed a trend of first increasing and then decreasing. Based on the comprehensive evaluation, HZLM-15-1 was the most salt-alkali resistant material, followed by HJL-33-1, and HJL34-1 and LZLM-4 were the most salt-alkali sensitive materials.

Keywords: quinoa, saline-alkali stress, physiological characteristic, saline-alkali tolerance

盐碱胁迫是现阶段对农作物与植物生长制约最为严重的非生物胁迫要素。因地球气候逐渐恶化,极端天气、不确定性降雨、温室效应,以及人为的错误灌溉使得盐碱地大量出现。现今我国的盐碱地总面积约为 3.6×10^7 hm²,占可利用耕地土地总面积的 4.88%,尤其在我国西北、东北和华北等地分布广泛^[1]。盐碱胁迫造成植株细胞渗透势下降,作物光合作用减弱、离子失衡、体内脯氨酸水平升高,从而抑制植物种子的萌发,降低植物根、茎高度;盐碱胁迫的加剧更会造成作物失水从而导致其死亡^[2]。因此,开展作物的耐盐碱研究、筛选耐盐碱作物种质材料、确定作物耐盐碱阈值对盐碱土地引种栽培和盐碱地利用有着重要意义。目前,耐盐碱性的鉴定可以选择发芽期和幼苗期观察法和营养液等多种方法,其中最方便、结果较为准确的是观察萌发期的方法^[3]。在区分耐盐碱情况时,更是对植株幼苗鲜质量^[4]、发芽率^[5]等生长指标,幼苗叶片叶绿素、渗透调节物质和抗氧化酶活性等生理指标等进行聚类分析、主成分分析以及隶属函数分析^[6-7],使得最后的耐盐碱综合评价结果更加切合实际。

藜麦 (*Chenopodium quinoa* Willd.) 是原产于南美洲安第斯山区的一种 1 年生双子叶藜科藜属草本植物,生长气温为 2~35℃,生长适温 14~18℃^[8]。因其种子含有大量的蛋白质及人体所必需的氨基酸以及多种微量元素,被称为最符合人体营养所需的“营养黄金”和“超级谷物”^[9]。藜麦具有喜强光、

耐寒冷、耐旱、耐盐碱的良好生物学特征^[10],适宜在高海拔地区种植。目前,藜麦在全国各省均有一定种植面积。目前,针对藜麦耐盐碱适应性的研究主要集中于中性盐方面,而关于混合盐碱胁迫,尤其是混合盐碱胁迫在藜麦种质材料方面的研究鲜见报道。本研究参照刘文瑜等^[11]、赵颖等^[12]对试验中得出的低于 200 mmol · L⁻¹的 NaCl 溶液能够对藜麦发芽起到促进作用和 50 mmol · L⁻¹盐碱浓度为耐盐碱阈值这两个结论设定试验条件,以 10 份藜麦种质作为试验材料,设置 0、150、300 mmol · L⁻¹ 3 个混合盐碱 (NaCl : NaHCO₃ = 1 : 1) 处理,通过测定植株生物量、叶绿素、可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸、丙二醛含量及抗氧化酶活性等指标,明确藜麦耐盐碱阈值,揭示藜麦响应盐碱胁迫的生理机制,为今后盐碱地区引种栽培藜麦提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

选用 10 份来源明确且遗传变异丰富的藜麦种质材料(表 1),其中 9 份由甘肃省农业科学院畜草与绿色农业研究所提供,材料名称分别为 QA012、LYLM-4、HJL-33-1、HJL-29-2、HZLM15-1、HJL34-1、LYLM-1、L-2、HJL-41-1,1 份由中国农业科学院作物科学研究所提供,材料名称为 R004。10 份供试材料编号为 Q1~Q10。

1.2 试验设计

参照刘文瑜等^[11]、赵颖等^[12]研究结果,设置 3

个盐碱浓度 (NaCl : NaHCO₃ = 1 : 1) 处理, 分别为 0、150、300 mmol · L⁻¹。试验于 2022 年 6~8 月在甘肃省农业科学院温室进行。挑选饱满且无病虫害的 10 个藜麦种质材料的种子播种于装有 2.5 kg 沙壤土 (N: 1.0%~1.8%; P: 1.5%~2.0%; K: 0.9%~1.5%; pH: 6.0~7.5) 的花盆中, 每盆播种 50 粒, 覆 0.3 cm 厚蛭石, 放置于温室中, 期间正常浇水。等待出苗后至 6~8 叶期时定苗, 每盆留苗 10 株, 并进行盐碱胁迫处理, 每个浓度处理 3 次重复, 于处理后 3 d 取植株与叶片样, 并进行生长指标和生理生化指标测定^[13]。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 生长指标 取 5 株藜麦幼苗全株, 洗净根部土壤, 用滤纸擦干后, 用直尺测量其株高、根长, 称重法测定其地上部分和地下部分鲜、干质量。

1.3.2 生理生化指标 用乙醇法测定叶绿素含量^[14], 用蒽酮比色法测定可溶性糖含量^[14], 采用考马斯亮蓝法测定可溶性蛋白含量^[14], 采用水合茚三酮比色法测定脯氨酸含量^[14], 采用硫代巴比妥酸法测定丙二醛 (MDA) 含量^[14], 采用羟氨氧化法测定超氧阴离子产生速率 O₂⁻^[14], 采用氮蓝四唑显色法测定超氧化物歧化酶 (SOD) 活性^[14], 采用愈创木酚氧化法测定过氧化物酶 (POD) 活性^[14], 采用高锰酸钾滴定法测定过氧化氢酶 (CAT) 活性^[14], 根据 Naka-no 等的方法测定抗坏血酸过氧化物酶 (APX) 活性^[15]。

1.4 数据整理与分析

采用 Microsoft Excel 2010 软件整理数据, 所有数据均用“平均值 ± 标准误”表示。用 SPSS 22.0 ANOVA Duncan's 对数据进行显著性分析。

估算样本的协方差和标准差, 得到样本的皮尔逊相关系数, 常用 r 表示:

$$r = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{X})(y_i - \bar{Y})}{\sqrt{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{X})^2} \sqrt{\sum_{i=1}^n (y_i - \bar{Y})^2}} \quad (1)$$

式中, x_i 和 y_i 均为样本值, \bar{X} 和 \bar{Y} 分别表示两者的样本均值。 $r=1$ 表示两者完美的正向线性相关, 即满足 $Y=aX+b(a>0)$ 的关系; $r=-1$ 表示两者完美的负向线性相关, 即满足 $Y=aX+b(a<0)$ 的关系, 在 X 、 Y 散点图上二者完全处于一条直线上。 $r=0$ 则表示两者没有(线性)相关性。

根据测定的各项生理生化指标, 采用模糊函数中的隶属函数值法对供试藜麦材料进行耐盐碱性综合评价。如果某一指标与耐盐碱性呈正相关, 则

采用正隶属函数计算, 公式为:

$$X(u_1) = (X - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min}) \quad (2)$$

反之, 则用以下公式计算:

$$X(u_2) = 1 - (X - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min}) \quad (3)$$

式中, $X(u_1)$ 和 $X(u_2)$ 为隶属函数值, X 为干旱胁迫下各供试材料某一指标的测定值, X_{\min} 和 X_{\max} 分别为所有供试材料某一指标的最小值和最大值。将所有供试材料的隶属函数值加起来, 求其平均值后综合评价各供试材料的耐盐碱性强弱。

2 结果与分析

2.1 盐碱胁迫对藜麦种质幼苗生长的影响

如表 1 所示, 随着盐碱浓度的不断增加, 10 种材料幼苗株高、根长、鲜质量和干质量都在缓慢上升。在 CK 处理下, Q7 的株高显著高于其他供试材料, 达到 19.37 cm; Q4 株高最低, 仅为 11.17 cm。在 150 mmol · L⁻¹ 处理下, Q7 株高显著高于其他供试材料, 达到 23.37 cm; Q4 株高最低, 仅为 12.40 cm。300 mmol · L⁻¹ 处理下, Q7 显著高于其他供试材料, 达到 28.73 cm; Q4 株高最低, 仅为 15.10 cm。

供试材料幼苗根长随着盐碱胁迫程度的加剧呈现出缓慢升高的趋势。在 CK 处理下, Q8 的根长显著高于其他供试材料, 达到 1.30 cm; Q4 根长最低, 仅为 0.27 cm。在 150 mmol · L⁻¹ 处理下, Q3 根长显著高于其他供试材料, 达到 1.93 cm; Q10 根长最低, 仅为 0.57 cm。300 mmol · L⁻¹ 处理下, Q5 根长显著高于其他供试材料, 达到 3.53 cm; Q10 根长最低, 仅为 1.67 cm。

随盐碱浓度逐渐增加, 鲜质量呈现出缓慢上升趋势。在 CK 处理下, Q8 鲜质量显著高于其他供试材料, 达到 0.81 g; Q4 鲜质量最低, 仅为 0.12 g。在 150 mmol · L⁻¹ 处理下, Q7 显著高于其他供试材料, 达到 1.21 g; Q10 鲜质量最低, 仅为 0.23 g。300 mmol · L⁻¹ 处理下, Q7 鲜质量显著高于其他供试材料, 达到 6.36 g; Q10 鲜质量最低, 仅为 0.24 g。

供试材料的干质量随着盐碱胁迫程度的加剧呈现出缓慢上升的趋势。在 CK 处理下, Q8 干质量显著高于其他供试材料, 达到 0.07 g; Q4 干质量最低, 仅为 0.02 g。在 150 mmol · L⁻¹ 处理下, Q4 干质量显著高于其他供试材料, 达到 0.14 g; Q10 干质量最低, 仅为 0.03 g。在 300 mmol · L⁻¹ 处理下, Q8 干质量显著高于其他供试材料, 达到 1.26 g; Q10 干质量最低, 仅为 0.04 g。

2.2 盐碱胁迫对藜麦种质幼苗叶片叶绿素含量的影响

如图 1 所示, 随着盐碱浓度的升高, 10 个供试

材料叶绿素含量呈现先升高后下降的趋势,在 150 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理下各材料的叶绿素含量达到最大值。CK 处理下, Q9 叶绿素含量显著高于其他供试材料, 达到 $3.054 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$; Q4 叶绿素含量最低, 仅为 1.827

$\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。150 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理下, Q6 叶绿素含量显著高于其他供试材料, 达到 $4.032 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$; Q4 叶绿素含量最低, 仅为 $2.404 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。在 300 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理下 Q7 显著高于其他供试材料, 达到 $2.401 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$;

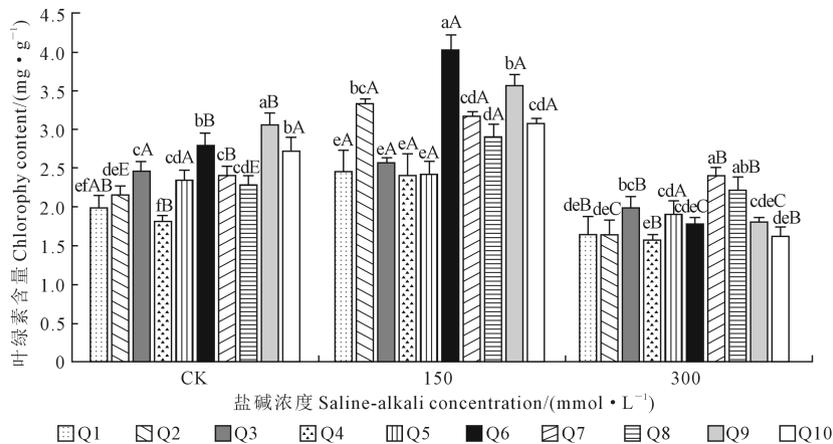
表 1 混合盐碱胁迫对藜麦幼苗生长的影响

Table 1 Effects of mixed saline-alkali stress on growth of quinoa seedlings

材料 Germplasm	处理 Treatment /($\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)	株高/($\text{cm} \cdot \text{株}^{-1}$) Plant height	根长/($\text{cm} \cdot \text{株}^{-1}$) Root length	鲜质量/($\text{g} \cdot \text{株}^{-1}$) Fresh mass	干质量/($\text{g} \cdot \text{株}^{-1}$) Dry mass
Q1	0	12.87±0.95cdC	0.60±0.36cdB	0.27±0.05bcdeB	0.03±0.00dB
	150	15.93±1.69cB	1.57±0.47abB	0.56±0.09cB	0.07±0.02aA
	300	18.57±0.80cA	2.57±0.61bcdA	0.37±0.09dA	0.05±0.02eAB
Q2	0	13.60±1.08cdB	0.40±0.10cdB	0.24±0.04bcdeB	0.04±0.01bcdB
	150	16.13±0.85cA	1.60±0.44abA	0.44±0.06cdeA	0.05±0.01aB
	300	18.00±1.11cdA	1.80±0.26dA	0.48±0.10dA	0.07±0.01eA
Q3	0	17.27±2.40abB	0.73±0.25bcB	0.37±0.15bcB	0.05±0.02abcB
	150	21.23±1.86aAB	1.93±0.40aA	0.91±0.26bB	0.11±0.03aB
	300	24.67±2.1bA	2.40±0.26cdA	2.39±0.52cA	0.29±0.07dA
Q4	0	11.17±0.47dB	0.27±0.06dB	0.12±0.01eB	0.02±0.00dB
	150	12.40±1.25dAB	0.93±0.15cdB	0.25±0.05eB	0.14±0.18aB
	300	15.10±2.42eA	2.27±0.80cdA	2.66±0.56cA	0.51±0.08cA
Q5	0	15.30±0.92bcB	0.70±0.30bcdC	0.25±0.02bcdeA	0.04±0.02cdA
	150	18.73±1.01bA	1.47±0.23abcB	0.38±0.06cdeA	0.04±0.01aB
	300	20.47±0.91cA	3.53±0.51aA	0.58±0.28dA	0.08±0.05eA
Q6	0	14.57±0.86cA	0.50±0.10cdB	0.32±0.09bcdB	0.04±0.00cdB
	150	16.83±1.76bcAB	1.00±0.30cdB	0.49±0.12cdB	0.06±0.01aB
	300	18.03±1.80cdA	2.20±0.44cdA	2.27±0.79cA	0.33±0.07dA
Q7	0	19.37±1.62aC	1.00±0.10abB	0.44±0.05bB	0.06±0.01abB
	150	23.37±1.07aB	1.77±0.12abA	1.21±0.05aB	0.12±0.01aB
	300	28.73±0.80aA	2.13±0.42cdA	6.36±0.95bA	0.80±0.08bA
Q8	0	18.33±1.17aC	1.30±0.44aB	0.81±0.28aB	0.07±0.02aB
	150	21.70±1.47aB	1.60±0.26abA	0.76±0.17bB	0.08±0.02aB
	300	25.37±1.20bA	2.77±0.25abcA	7.38±0.89aA	1.26±0.04aA
Q9	0	15.07±1.46bcB	0.77±0.12bcC	0.23±0.05cdeB	0.03±0.00cdB
	150	17.20±1.22bcAB	1.33±0.06bcB	0.30±0.07deB	0.04±0.01aB
	300	20.07±1.80cA	3.37±0.40abA	0.88±0.31dA	0.12±0.03eA
Q10	0	12.67±1.97cdA	0.50±0.00cdB	0.15±0.03deA	0.03±0.00cdA
	150	12.77±0.85dA	0.57±0.21dB	0.23±0.07eA	0.03±0.01aB
	300	15.47±1.12deA	1.67±0.42dA	0.24±0.07dA	0.04±0.02eA

注: 同列不同小写字母表示相同品种处理间差异显著 ($P < 0.05$); 大写字母表示不同品种在相同处理间差异显著 ($P < 0.01$)。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences between treatments of the same variety ($P < 0.05$); uppercase letters indicate significant differences between different varieties under the same treatment ($P < 0.01$).



注: 不同小写字母表示在 0.05 水平上差异显著, 大写字母表示在 0.01 水平上差异显著。下同。

Note: Different lowercase letters indicate a significant difference at the 0.05 level, and uppercase letters indicate a significant difference at the 0.01 level. The same below.

图 1 盐碱胁迫对藜麦种质幼苗叶片叶绿素含量的影响

Fig.1 Effects of saline-alkali stress on chlorophyll content in leaves of quinoa germplasm seedlings

Q4 叶绿素含量最低,仅为 $1.569 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。由以上可知,试验中所有藜麦材料在浓度为 $150 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,叶绿素整体含量相较于CK都有显著提升,但是在 $300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 浓度时出现下降趋势,说明低浓度的盐碱胁迫对藜麦的叶绿素合成有一定的促进作用。

2.3 盐碱胁迫对藜麦种质幼苗叶片可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸含量的影响

如图2A所示,随着盐碱浓度的增加,可溶性糖含量逐渐升高。其中在 $300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 下各供试材料的可溶性糖含量达到最大。在CK处理下,Q4可溶性糖含量显著高于其他供试材料,达到 $53.102 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$;Q5可溶性糖含量最低,仅为 $23.958 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。在 $150 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理下,Q7可溶性糖含量显著高于 $105.074 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$;Q1可溶性糖含量最低,仅为 $37.599 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。 $300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理下,Q4可溶性糖含量显著高于其他材料,达到 $141.133 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$;Q6可溶性含量最低,仅为 $45.907 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。

如图2B所示,随着盐碱胁迫的增加,可溶性蛋白含量逐渐上升,上升速度较为平缓。在CK处理下Q10可溶性蛋白含量显著高于其他材料,达到 $0.585 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$;Q5含量最低,仅为 $0.459 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。 $150 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理下,Q9可溶性蛋白含量高于其他供试材料,达到 $0.626 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$;Q3含量最低,仅为 $0.556 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。 $300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理下,Q9可溶

性蛋白含量显著高于其他供试材料,达到 $0.714 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$;Q6含量最低,为 $0.578 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。

如图2C所示,随着盐碱胁迫浓度的增加,脯氨酸含量逐渐上升。在CK处理下,Q8脯氨酸含量显著高于其他供试材料,达到 $123.611 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$,Q1含量最低,仅为 $47.659 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$; $150 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 盐碱胁迫处理下,Q8脯氨酸含量显著高于其他供试材料,达到 $188.21 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$;Q1含量最低,仅为 $59.558 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ 。 $300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理下Q9显著高于其他供试材料,达到 $232.204 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$;Q1含量最低,仅为 $94.807 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ 。

2.4 盐碱胁迫对藜麦种质幼苗叶片MDA含量和 O_2^- 产生速率的影响

如图3A所示,盐碱胁迫浓度增加,MDA的含量有逐步升高和部分先升高后降低的趋势;逐步升高趋势尤其体现在Q1、Q3、Q6、Q7、Q10中,分别较CK处理提高 0.243 、 0.346 、 0.281 、 0.300 、 $0.399 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1}$ 。在CK处理下,Q4的MDA含量显著高于其他供试材料,达到 $0.449 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1}$,Q7的MDA含量最低,仅为 $0.251 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1}$ 。在 $150 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 盐碱胁迫处理下,Q9的MDA含量显著高于其他供试材料,达到 $0.699 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1}$,Q7的MDA含量最小,仅为 $0.210 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1}$ 。在 $300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 盐碱胁迫处理下,Q3的MDA显著高于其他供试材料,达到 $0.687 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1}$,Q8的MDA含量最低,仅为 $0.223 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1}$ 。

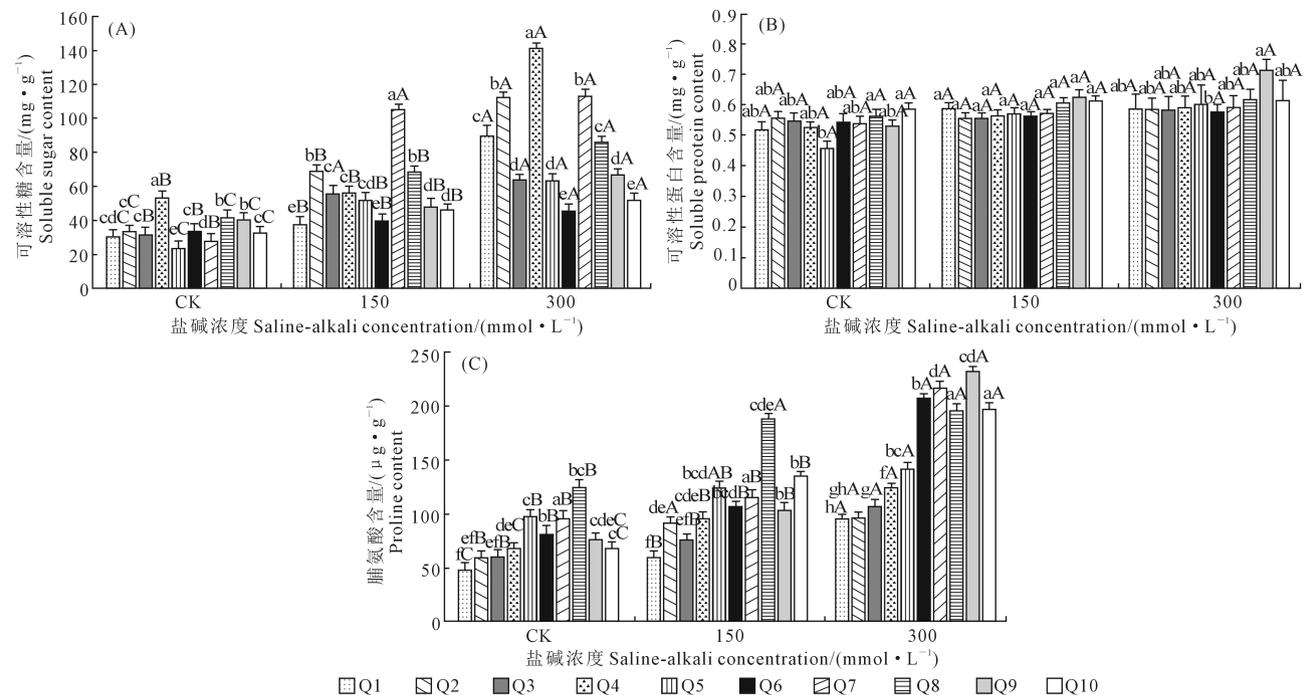


图2 盐碱胁迫对藜麦种质幼苗叶片可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸含量的影响

Fig.2 Effects of saline-alkali stress on soluble sugar, soluble protein and proline contents in leaves of quinoa germplasm seedlings

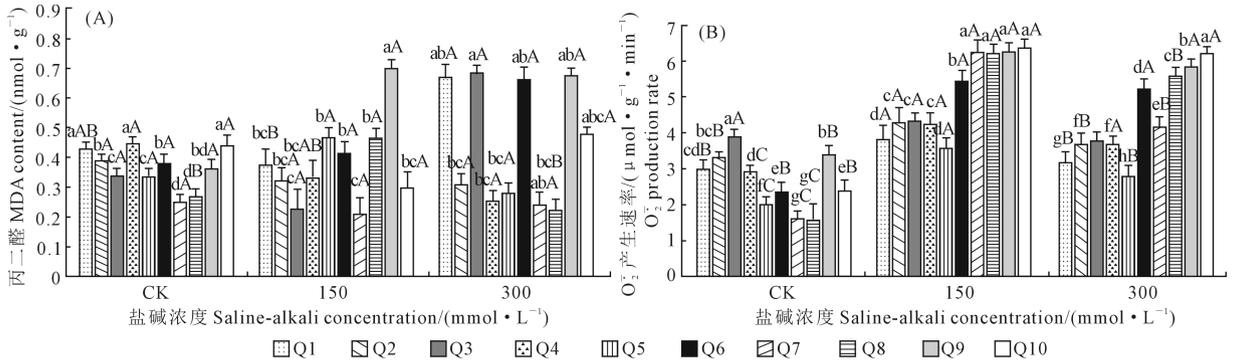


图 3 盐碱胁迫对藜麦种质幼苗叶片 MDA 含量和 O_2^- 产生速率的影响

Fig.3 Effect of saline-alkali stress on MDA contents and O_2^- production rate in leaves of quinoa germplasm seedlings

如图 3B 所示,随着盐碱浓度的增加, O_2^- 产生速率呈现先升高后增加的趋势,150 $mmol \cdot L^{-1}$ 处理下, O_2^- 的产生速率均高于 CK,其中 Q8 在 150 $mmol \cdot L^{-1}$ 下较 CK 升高最快。在 CK 处理下,Q3 的 O_2^- 产生速率显著高于其他供试材料,达到 $3.888 \mu mol \cdot g^{-1} \cdot min^{-1}$;Q8 的 O_2^- 产生速率最低,仅为 $1.550 \mu mol \cdot g^{-1} \cdot min^{-1}$ 。150 $mmol \cdot L^{-1}$ 处理下,Q10 的 O_2^- 产生速率显著高于其他供试材料,达到 $6.364 \mu mol \cdot g^{-1} \cdot min^{-1}$;Q5 的 O_2^- 产生速率最低,仅为 $3.582 \mu mol \cdot g^{-1} \cdot min^{-1}$ 。在 300 $mmol \cdot L^{-1}$ 处理下,Q10 的 O_2^- 产生速率显著高于其他供试材料,达到 $6.233 \mu mol \cdot g^{-1} \cdot min^{-1}$;Q5 速率最低,仅为 $2.790 \mu mol \cdot g^{-1} \cdot min^{-1}$ 。

2.5 盐碱胁迫对藜麦种质幼苗叶片抗氧化酶活性的影响

不同盐碱浓度胁迫下对藜麦幼苗叶片中 POD、SOD、CAT 和 APX 活性的影响如图 4 所示。随着胁迫浓度的增加,POD、SOD、CAT 和 APX 活性都呈现出先增加后降低的趋势。如图 4A 所示,在 CK 处理下,Q1 的 SOD 活性显著高于其他供试材料,达到 $4.746 U \cdot g^{-1}$;Q3 活性最低,仅为 $2.547 U \cdot g^{-1}$ 。在 150 $mmol \cdot L^{-1}$ 处理下,Q10 活性显著高于其他供试材料,达到 $10.169 U \cdot g^{-1}$;Q2 活性显著高于 $3.323 U \cdot g^{-1}$ 。在 300 $mmol \cdot L^{-1}$ 下,Q10 活性显著高于其他供试材料,达到 $7.297 U \cdot g^{-1}$;Q4 活性最低,仅为 $3.875 U \cdot g^{-1}$ 。

如图 4B 所示,在 CK 处理下,Q6 的 POD 活性显著高于其他供试材料,达到 $3.6 U \cdot g^{-1}$;Q1 活性最低,仅为 $0.13 U \cdot g^{-1}$ 。150 $mmol \cdot L^{-1}$ 处理下,Q10 活性显著高于其他供试材料,达到 $11.3 U \cdot g^{-1}$;Q2 活性最低,仅为 $0.96 U \cdot g^{-1}$ 。300 $mmol \cdot L^{-1}$ 处理下,Q6 显著高于其他供试材料,达到 $7.1 U \cdot$

g^{-1} ;Q2 活性最低,仅为 $0.433 U \cdot g^{-1}$ 。

如图 4C 所示,在 CK 处理下,Q4 的 CAT 活性显著高于其他供试材料,达到 $3.1 U \cdot g^{-1}$;Q5 和 Q6 活性最低,仅为 $0.767 U \cdot g^{-1}$ 。150 $mmol \cdot L^{-1}$ 处理下,Q3 活性显著高于其他供试材料,达到 $7.8 U \cdot g^{-1}$;Q5 活性最低,仅为 $2.567 U \cdot g^{-1}$ 。300 $mmol \cdot L^{-1}$ 处理下,Q10 活性显著高于其他供试材料,达到 $4.967 U \cdot g^{-1}$;Q6 活性最低,仅为 $1.2 U \cdot g^{-1}$ 。

如图 4D 所示,在 CK 处理下,Q8 的 APX 活性显著高于其他材料,达到 $2.667 U \cdot g^{-1}$;Q3 活性最低,仅为 $1.333 U \cdot g^{-1}$ 。150 $mmol \cdot L^{-1}$ 处理下,Q7 活性显著高于其他供试材料,达到 $10.533 U \cdot g^{-1}$;Q4 活性最低,仅为 $3.033 U \cdot g^{-1}$ 。300 $mmol \cdot L^{-1}$ 处理下,Q10 显著高于其他供试材料,达到 $4.733 U \cdot g^{-1}$;Q4 活性最低,仅为 $0.3 U \cdot g^{-1}$ 。

2.6 藜麦种质耐盐碱评价

2.6.1 相关性分析 在盐碱胁迫下 14 个指标之间的相关系数如表 2 所示,可以看出,根长与株高呈极显著正相关;鲜质量与株高呈极显著正相关,与根长呈显著正相关;干质量与株高、根长、鲜质量呈极显著正相关;脯氨酸含量与叶绿素含量呈显著正相关;MDA 含量与鲜质量呈显著正相关,与叶绿素含量呈极显著正相关,与脯氨酸含量呈极显著正相关; O_2^- 产生速率与叶绿素含量呈显著正相关,与 MDA 含量呈极显著正相关;SOD 活性与脯氨酸含量呈显著负相关;POD 活性与株高、鲜质量、干质量、叶绿素含量、MDA 含量呈极显著正相关,与根长呈显著正相关;CAT 活性与叶绿素含量呈显著正相关,与 MDA 含量、SOD 活性呈极显著正相关;APX 与 SOD 活性呈极显著正相关。

2.6.2 隶属函数分析 应用隶属函数法对本试验的 10 份藜麦种质材料的耐盐碱性进行评价,由表 3 得出,供试 10 份藜麦种质材料 12 个指标的隶属函

数值相加后的平均值由高到低排序,依次为 Q6、Q3、Q1、Q5、Q4、Q8、Q7、Q10、Q9、Q2。故对耐盐碱性排序为 Q6 (HZLM15-1)、Q3 (HJL-33-1)、Q1

(QA012)、Q5(R004)、Q4(HJL-29-2)、Q8(LYLM-1)、Q7(HJL-34-1)、Q10(HJL-41-1)、Q9(L-2)、Q2(LYLM-4)。

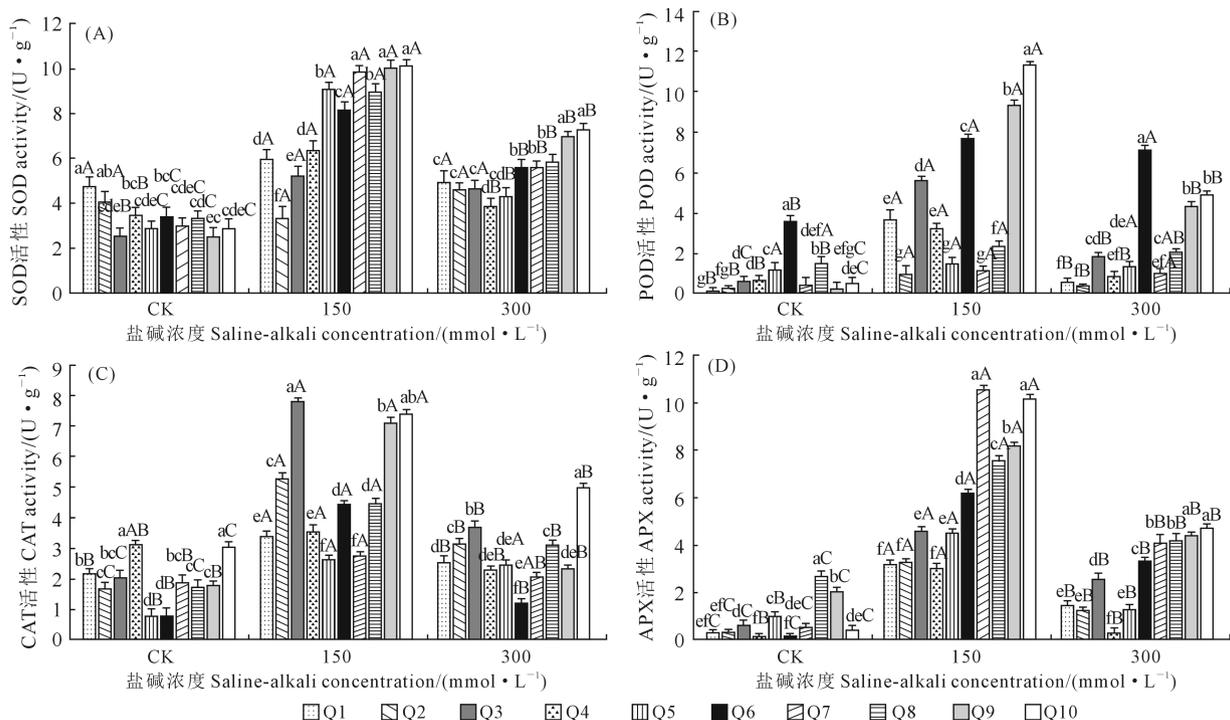


图 4 盐碱胁迫对藜麦种质幼苗叶片 SOD、POD、CAT 和 APX 活性的影响

Fig.4 Effects of saline-alkali stress on SOD, POD, CAT and APX activities in leaves of quinoa germplasm seedlings

表 2 14 个测定指标相关系数矩阵

Table 2 Correlation matrix of each index under saline-alkali stress

	X_2	X_3	X_4	X_5	X_6	X_7	X_8	X_9	X_{10}	X_{11}	X_{12}	X_{13}	X_{14}
X_1	0.850**	0.763**	0.774**	0.297	0.186	-0.094	0.076	0.505	0.361	0.274	0.813**	0.399	0.401
X_2		0.592*	0.668**	-0.004	0.173	0.030	-0.178	0.104	-0.016	0.555*	0.558*	0.037	0.425
X_3			0.908**	0.243	0.451	-0.450	0.312	0.634*	0.189	-0.033	0.795**	0.388	-0.116
X_4				0.234	0.504	-0.310	0.285	0.487	0.047	-0.021	0.715**	0.278	-0.158
X_5					0.277	-0.201	0.518*	0.757**	0.638*	-0.157	0.653**	0.515*	0.246
X_6						0.164	0.339	0.281	-0.297	0.015	0.461	-0.307	-0.325
X_7							-0.206	-0.360	-0.260	0.459	-0.128	-0.455	0.313
X_8								0.714**	0.480	-0.521*	0.422	0.437	-0.480
X_9									0.738**	-0.324	0.826**	0.749**	0.010
X_{10}										-0.313	0.512	0.863**	0.297
X_{11}											0.103	-0.417	0.666**
X_{12}												0.517*	0.274
X_{13}													0.153

注:表中 X_1 为株高, X_2 为根长, X_3 为鲜质量, X_4 为干质量, X_5 为叶绿素含量, X_6 为可溶性糖含量, X_7 为可溶性蛋白含量, X_8 为脯氨酸含量, X_9 为丙二醛含量, X_{10} 为超氧阴离子产生速率, X_{11} 为超氧化物歧化酶活性, X_{12} 为过氧化物酶活性, X_{13} 为过氧化氢酶活性, X_{14} 为抗坏血酸过氧化物酶活性。下同。**表示在 $P<0.01$ 水平上显著相关,*表示在 $P<0.05$ 水平上显著相关。

Note: X_1 is plant height, X_2 is root length, X_3 is fresh weight, X_4 is dry weight, X_5 is chlorophyll content, X_6 is soluble sugar content, X_7 is soluble protein content, X_8 is proline content, X_9 is malondialdehyde content, X_{10} is superoxide anion production rate, X_{11} is superoxide dismutase activity, X_{12} is peroxidase activity, X_{13} is catalase activity, X_{14} is ascorbate peroxidase activity. The same below. ** indicates significant differences at $P<0.01$ level, * indicates significant differences at $P<0.05$ level.

表 3 各品种隶属函数值和平均值

Table 3 The membership function value and average value of each quinoa germplasm

材料 Variety	各指标隶属函数值 Membership function value of each index													平均值 Average	排名 Rank
	X_1	X_2	X_3	X_4	X_5	X_8	X_9	X_{10}	X_{11}	X_{12}	X_{13}	X_{14}			
Q1	0.565	0.464	0.429	0.417	0.529	0.481	0.461	0.658	0.666	0.556	0.468	0.500	0.516	8	
Q2	0.505	0.425	0.448	0.513	0.495	0.493	0.536	0.352	0.490	0.407	0.469	0.333	0.456	1	
Q3	0.552	0.469	0.486	0.568	0.748	0.585	0.427	0.540	0.545	0.481	0.622	0.456	0.540	9	
Q4	0.490	0.530	0.477	0.441	0.422	0.519	0.503	0.545	0.573	0.519	0.456	0.389	0.489	6	
Q5	0.444	0.533	0.482	0.460	0.431	0.582	0.540	0.481	0.557	0.500	0.557	0.457	0.502	7	
Q6	0.430	0.542	0.449	0.414	1.177	0.460	0.409	0.657	0.495	0.556	0.600	0.519	0.559	10	
Q7	0.581	0.417	0.556	0.434	0.412	0.518	0.505	0.528	0.711	0.389	0.393	0.370	0.485	4	
Q8	0.461	0.436	0.537	0.621	0.403	0.525	0.578	0.489	0.472	0.528	0.379	0.426	0.488	5	
Q9	0.451	0.375	0.458	0.461	0.400	0.533	0.486	0.511	0.455	0.537	0.483	0.528	0.473	2	
Q10	0.581	0.333	0.582	0.523	0.404	0.537	0.464	0.477	0.506	0.495	0.454	0.416	0.481	3	

3 讨论

3.1 藜麦种质幼苗生长和光合作用对盐碱胁迫的响应

植物的根系主要起到吸收以及传送营养成分、保障植物自身生长发育的重要作用,所以其自身生长情况决定了植物的吸水能力和营养输送^[16]。研究发现,植物在遭受盐碱侵害时,植物感受到外界环境的变化,会立即限制营养和水分的输送^[15,17],从而抑制生物量的积累,但是当胁迫达到植物自身无法进行调节时最终导致死亡^[18]。本研究表明,在 150 mmol · L⁻¹ 盐碱胁迫处理下藜麦幼苗株高和根长均高于对照,随后根长和株高随着盐碱浓度的升高呈降低趋势,鲜质量与干质量之间的差异随着浓度的增加而变小。这与梁晓燕等^[16]和修好等^[19]的研究结果相同。说明低浓度的盐碱对作物的生长和发育有着一定的促进作用,使其形成一定的机制来抵抗盐碱胁迫对农作物本身的伤害,而高浓度盐碱处理下藜麦幼苗根系无法正常生长发育,并且在胁迫加重的情况下会减少生物量的增加,改变根系结构,维持自身发育生长所需的营养供应。

叶绿素在植物进行光能吸收、转化和传递等大方面发挥了至关重要的作用,同时在一定范围内与光合作用速率呈正相关^[20]。刘晓静等^[21]研究发现盐碱胁迫影响了苜蓿的代谢,导致叶绿素和荧光参数降低,植物光合能力下降。本研究表明,在 150 mmol · L⁻¹ 处理下,藜麦幼苗在通过自身的适当调节下使得叶绿素含量在所有处理中达到了最高水平,但是在 300 mmol · L⁻¹ 时,因盐碱的过度胁迫而与其他处理形成明显差异,说明在盐碱浓度不断增加情况下,离子的稳定状态被破坏,从而影响了正常的叶绿素合成与分解,进而表现出叶绿素含量降低。

3.2 藜麦种质幼苗生理代谢对盐碱胁迫的响应

可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸等是植物进行代谢的渗透调节物质,使植物在胁迫下造成的伤害得到缓解和降低^[22],其中脯氨酸的含量用来维持调节物质,以判断植株受到伤害后的程度^[23],而可溶性糖和可溶性蛋白是植物逆境状态下重要的调节缓和物质^[24]。前人研究发现^[25],盐碱胁迫下渗透物质的含量会逐渐增加。本研究表明,随盐碱浓度的升高,可溶性糖、可溶性蛋白及脯氨酸含量都在逐渐上升,其中脯氨酸含量在 150 mmol · L⁻¹ 和 300 mmol · L⁻¹ 的处理阶段含量迅速上升,表明在藜麦受到盐碱胁迫时可通过增加自身渗透调节物质而抵制其伤害,从而起到维持生长的作用。

3.3 藜麦种质幼苗活性氧代谢物质对盐碱胁迫的响应

在正常情况下 ROS 在植物中的含量是较低的,但在植物受到盐碱胁迫时,由抗氧化物质与抗氧化酶组成的 ROS 系统被打破,产生大量的超氧阴离子,并转变为 H₂O₂ 进入细胞^[26]。丙二醛是细胞在经受衰老或逆境条件下的最终产物之一,其含量可以反映膜脂过氧化程度,是衡量植物遭受伤害程度的重要指标^[27]。有研究表明^[28],MDA 含量会随着盐碱浓度增加而上升。本试验结果表明当盐碱浓度大于 150 mmol · L⁻¹ 时,MDA 的含量也随之增加,且均高于对照组。这与范惠玲等^[29]研究结果一致,表明在盐碱胁迫的状态下,藜麦叶片质膜受到的破坏程度逐步提升。

SOD 是消除植物体内 O₂⁻ 的重要酶,POD 可清除线粒体或胞浆中产生的 H₂O₂,CAT 主要分布在过氧化物酶体中,在多种非生物胁迫条件下可将高浓度的 H₂O₂ 清除^[30],APX 与 H₂O₂ 两者具有较高的亲和力,是植物体内 POD 清除系统的一部分,更是维生素 C 代谢的主要酶类^[31]。有研究表明^[32],

在混合盐碱胁迫下,POD、SOD和CAT可清除作物体内过剩的活性氧物质,进而维持代谢相对平衡,保护膜系统。当胁迫超过极限时,SOD、POD和CAT的活性降低,最终使植物生长受阻。本研究明显表现出SOD的活性都在随着盐碱胁迫浓度的增加而呈现先升后降的趋势,这与闫永庆等^[33]关于SOD活性的变化研究相似。POD、CAT及APX活性都在150 mmol·L⁻¹处理下相较于对照组显著增加,随后在300 mmol·L⁻¹盐碱处理下逐渐下降。说明当盐碱胁迫浓度增大时,藜麦植株叶片细胞受到损伤程度加剧,导致细胞内产生抗氧化酶的能力下降,最终抑制植株生长。

参考文献:

- [1] 杨雪梅. 大荔不同土壤主要特性对紫花苜蓿生产适宜性的研究[D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2017.
YANG X M. The study on the properties and suitability to alfalfa production of different soils in Dali[D]. Yangling: Northwest A&F University, 2017.
- [2] 何森,王欢,徐鹏飞,等. 模拟复合盐碱胁迫对芒幼苗生理特性的影响[J]. 草业科学, 2016, 33(7): 1342-1352.
HE M, WANG H, XU P F, et al. Research on the physiological characteristics of *Miscanthus sinensis* seedlings under the treatments of complex saline-alkaloid stress [J]. Pratacultural Science, 2016, 33(7): 1342-1352.
- [3] ELSEY-QUIRK T, MIDDLETON B A, PROFFITT C E. Seed flotation and germination of salt marsh plants: the effects of stratification, salinity, and/or inundation regime [J]. Aquatic Botany, 2009, 91(1): 40-46.
- [4] 彭振,何守朴,孙君灵,等. 陆地棉苗期耐盐性的高效鉴定方法[J]. 作物学报, 2014, 40(3): 476-486.
PENG Z, HE S P, SUN J L, et al. An efficient approach to identify salt tolerance of upland cotton at seedling stage [J]. Acta Agronomica Sinica, 2014, 40(3): 476-486.
- [5] 张凤银,陈禅友,胡志辉,等. 外源水杨酸对盐胁迫下菜豆种子萌发和幼苗生理特性的影响[J]. 东北农业大学学报, 2013, 44(10): 39-43.
ZHANG F Y, CHEN C Y, HU Z H, et al. Effect of exogenous salicylic acid on seed germination and seedling physiological characteristics of kidney bean (*Phaseolus vulgaris* L.) under salt stress [J]. Journal of Northeast Agricultural University, 2013, 44(10): 39-43.
- [6] 邹德堂,郭微,孙健,等. 水稻不同基因型耐盐相关性状主成分分析及综合评价[J]. 东北农业大学学报, 2018, 49(8): 1-9.
ZOU D T, GUO W, SUN J, et al. Principal component analysis and comprehensive evaluation of salt tolerance related traits in different rice (*Oryza sativa* L.) genotypes [J]. Journal of Northeast Agricultural University, 2018, 49(8): 1-9.
- [7] 张海艳,赵海军. 不同品种玉米萌发期和苗期耐盐性综合评价[J]. 玉米科学, 2016, 24(5): 61-67.
ZHANG H Y, ZHAO H J. Comprehensive evaluation of salt tolerance of different corn varieties at the germination and seedling stages [J]. Journal of Maize Sciences, 2016, 24(5): 61-67.
- [8] 袁俊杰,蒋玉蓉,吕柯兰,等. 不同盐胁迫对藜麦种子发芽和幼苗生长的影响[J]. 种子, 2015, 34(8): 9-13, 17.
YUAN J J, JIANG Y R, LV K L, et al. Effects of different salt stress on quinoa seed vigor and seedling physiological [J]. Seed, 2015, 34(8): 9-13, 17.
- [9] 唐子箫,李俊华,朱晓军,等. 藜麦蛋白的提取与超滤分离[J]. 食品与发酵工业, 2021, 47(15): 129-136.
TANG Z X, LI J H, ZHU X J, et al. Extraction and separation of protein from quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) [J]. Food and Fermentation Industries, 2021, 47(15): 129-136.
- [10] 肖正春,张广伦. 藜麦及其资源开发利用[J]. 中国野生植物资源, 2014, 33(2): 62-66.
XIAO Z C, ZHANG G L. Development and utilization of chenopodium quinoa willd [J]. Chinese Wild Plant Resources, 2014, 33(2): 62-66.
- [11] 刘文瑜,杨发荣,黄杰,等. NaCl胁迫对藜麦幼苗生长和抗氧化酶活性的影响[J]. 西北植物学报, 2017, 37(9): 1797-1804.
LIU W Y, YANG F R, HUANG J, et al. Response of seedling growth and the activities of antioxidant enzymes of chenopodium quinoa to salt stress [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2017, 37(9): 1797-1804.
- [12] 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[J]. 草业学报, 2019, 28(2): 156-167.
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* [J]. Acta Pratacultural Sinica, 2019, 28(2): 156-167.
- [13] 刘文瑜,杨发荣,谢志军,等. 不同品种藜麦幼苗对干旱胁迫的生理响应及耐旱性评价[J]. 干旱地区农业研究, 2021, 39(6): 10-18.
LIU W Y, YANG F R, XIE Z J, et al. Evaluation of drought tolerance and physiological response to drought stress of different varieties of quinoa seedlings [J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2021, 39(6): 10-18.
- [14] 邹琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京:中国农业出版社, 2000: 62-174.
ZOU Q. Experimental guidance of plant physiology [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2000: 62-174.
- [15] 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: 169-184.
LI H S. Experimental principles and techniques of plant physiology and biochemistry [M]. Beijing: Higher Education Press, 2000: 169-184.
- [16] 梁晓艳,顾寅钰,李萌,等. 海水胁迫下藜麦根系形态发育及生理响应[J]. 山东农业科学, 2019, 51(11): 28-34.
LIANG X Y, GU Y Y, LI M, et al. Morphological development and physiological response of quinoa roots under seawater stress [J]. Shandong Agricultural Sciences, 2019, 51(11): 28-34.
- [17] 刘少华,朱学伸,闫敏,等. NaCl浸种对盐胁迫下杂交稻幼苗根系生长特性的影响[J]. 西南大学学报(自然科学版), 2020, 42(8): 59-65.
LIU S H, ZHU X S, YAN M, et al. Effect of NaCl seed soaking on

- the growth characteristics of hybrid rice seedling roots under salt stress[J]. *Journal of Southwest University(Natural Science)*, 2020, 42(8): 59-65.
- [18] 陆海鹰, 张元明. 白梭梭幼苗生长和生物量分配对不同盐分类型和浓度的响应[J]. *干旱区研究*, 2012, 29(2): 194-202.
- LU H Y, ZHANG Y M. Response of growth and biomass allocation of haloxylon persicum seedlings to different salt treatments [J]. *Arid Zone Research*, 2012, 29(2): 194-202.
- [19] 修好, 梁晓艳, 石瑞常, 等. 混合盐碱胁迫对藜麦苗期植株及根系生长特征的影响[J]. *江苏农业科学*, 2020, 48(4): 89-94.
- XIU Y, LIANG X Y, SHI R C, et al. Effects of mixed saline-alkali stress on plant and root growth characteristics of quinoa at seedling stage[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2020, 48(4): 89-94.
- [20] 王玉萍, 何文亮, 程李香, 等. 不同海拔珠芽蓼叶片类囊体膜色素含量及光系统功能变化[J]. *草业学报*, 2011, 20(1): 75-81.
- WANG Y P, HE W L, CHENG L X, et al. Changes of pigment contents and photosynthetic electron transport activities of thylakoid membranes of *Polygonum viviparum* grown at different altitudes [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2011, 20(1): 75-81.
- [21] 刘晓静, 张晓磊, 齐敏兴, 等. 混合盐碱对紫花苜蓿种子萌发及幼苗期叶绿素荧光特性的影响[J]. *草地学报*, 2013, 21(3): 501-507.
- LIU X J, ZHANG X L, QI M X, et al. Effects of complex salt and alkali conditions on seed germination and seedling chlorophyll fluorescence characteristics of alfalfa [J]. *Acta Agretrir Sinica*, 2013, 21(3): 501-507.
- [22] 肖强, 郑海雷, 陈瑶, 等. 盐度对互花米草生长及脯氨酸、可溶性糖和蛋白质含量的影响[J]. *生态学杂志*, 2005, 24(4): 373-376.
- XIAO Q, ZHENG H L, CHEN Y, et al. Effects of salinity on the growth and proline, soluble sugar and protein contents of *Spartina alterniflora* [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2005, 24(4): 373-376.
- [23] 雷成军, 朱建兰, 常永义. NaCl、Na₂CO₃胁迫对‘红地球’葡萄‘贝达’嫁接苗生长及生理指标的影响[J]. *甘肃农业大学学报*, 2012, 47(5): 50-55.
- LEI C J, ZHU J L, CHANG Y Y. Effects of NaCl and Na₂CO₃ stress on growth and physiological indexes in ‘Beta’ grafted ‘Red Globe’ grape seedlings[J]. *Journal of Gansu Agricultural University*, 2012, 47(5): 50-55.
- [24] 朱金方, 陆兆华, 夏江宝, 等. 盐旱交叉胁迫对怪柳幼苗渗透调节物质含量的影响[J]. *西北植物学报*, 2013, 33(2): 357-363.
- ZHU J F, LU Z H, XIA J B, et al. Changes of osmotic adjusting substances in leaves of *Tamarix chinensis* seedlings under salt and drought stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2013, 33(2): 357-363.
- [25] KHOLOVÁ J, SAIRAM R K, MEENA R C, et al. Response of maize genotypes to salinity stress in relation to osmolytes and metal-ions contents, oxidative stress and antioxidant enzymes activity [J]. *Biologia Plantarum*, 2009, 53(2): 249-256.
- [26] 白晶月. 细胞外 ATP 对逆境胁迫下植物细胞死亡调节机制的研究[D]. 兰州: 西北师范大学, 2016.
- BAI J Y. The study on the regulatory mechanism of plant cell death by extracellular ATP under stress[D]. Lanzhou: Northwest Normal University, 2016.
- [27] 王连翠. 临沂地区引进不同茶树品种的抗寒性研究[D]. 济南: 山东师范大学, 2007.
- WANG L C. Study on cold resistance of different tea varieties introduced in Linyi area[D]. Jinan: Shandong Normal University, 2007.
- [28] CHEN Q, ZHANG M D, SHEN S H. Effect of salt on malondialdehyde and antioxidant enzymes in seedling roots of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2011, 33(2): 273-278.
- [29] 范惠玲, 白生文, 刘钊, 等. 混合盐碱胁迫对芸芥生长发育和生理性状的影响[J]. *中国油料作物学报*, 2018, 40(4): 544-551.
- FAN H L, BAI S W, LIU Z, et al. Effects of mixed salt-alkaline on growth and physiological characteristics in *Eruca sativa* [J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2018, 40(4): 544-551.
- [30] 张边江, 唐宁, 华春, 等. 海水胁迫下马齿苋光合及抗氧化生理特性研究[J]. *草地学报*, 2015, 23(4): 878-882.
- ZHANG B J, TANG N, HUA C, et al. Effects of seawater stress on photosynthetic and antioxidant characteristics in *Portulaca oleracea* [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2015, 23(4): 878-882.
- [31] 谭梅英. 三种不同阴离子的咪唑类离子液体对蚕豆幼苗的生态毒性[D]. 泰安: 山东农业大学, 2017.
- TAN M Y. Toxic effects of three imidazolium-based ionic liquids with different anions on *Vicia faba* seedlings [D]. Tyan: Shandong Agricultural University, 2017.
- [32] 张永峰, 殷波. 混合盐碱胁迫对苗期紫花苜蓿抗氧化酶活性及丙二醛含量的影响[J]. *草业学报*, 2009, 18(1): 46-50.
- ZHANG Y F, YIN B. Influences of salt and alkali mixed stresses on antioxidative activity and MDA content of *Medicago sativa* at seedling stage [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2009, 18(1): 46-50.
- [33] 闫永庆, 刘兴亮, 王崑, 等. 白刺对不同浓度混合盐碱胁迫的生理响应[J]. *植物生态学报*, 2010, 34(10): 1213-1219.
- YAN Y Q, LIU X L, WANG K, et al. Effect of complex saline-alkali stress on physiological parameters of *Nitraria tangutorum* [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(10): 1213-1219.