

复合型抗盐剂对 NaCl 胁迫下小麦 种子萌发和生长的影响

刘晓晨^{1,2}, 王树凤¹, 寿松涛³, 张建锋¹

(1. 中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 浙江 杭州 311400; 2. 南京林业大学, 江苏 南京 210037;

3. 杭州市富阳区乡村振兴服务中心, 浙江 杭州 311400)

摘要: 将 KNO_3 、 CaCl_2 、DA-6、 KH_2PO_4 、 $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 、 $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 和蔗糖 7 种物质组合配制复合型抗盐剂, 以‘济麦 22’为研究材料, 采用水培法, 探讨了不同浓度(0.2%、0.4%和 0.6%)盐(NaCl)胁迫下, 施加不同浓度(10%、20%和 30%)抗盐剂对种子萌发及后续幼苗生长的影响, 并提出了适合小麦的抗盐剂配方。结果表明: (1) 30%、20%、10%抗盐剂分别对 0.2%、0.4%、0.6% NaCl 胁迫下小麦种子萌发的促进效果最好, 发芽率分别提高了 6.4%、12.0%、26.5%。(2) 0.6% NaCl 胁迫下添加抗盐剂, 根干质量显著增加了 29.7%~35.9%; 在抗盐剂作用下, 光合速率分别提高了 67.5%~90.0% (0.2% NaCl 胁迫)、13.3%~51.5% (0.4% NaCl 胁迫) 和 0.4%~25.5% (0.6% NaCl 胁迫), 且 30%抗盐剂显著增强了 0.2% NaCl 胁迫下小麦的光合作用, 增幅达 90.0%。添加抗盐剂使小麦的光合色素含量升高, 其中叶绿素 a 在 0.2%和 0.4% NaCl 胁迫下分别升高了 22.5%~39.0%和 41.7%~43.2%, 叶绿素 b 分别升高了 22.1%~31.0%和 14.7%~22.5%, 类胡萝卜素分别升高了 12.2%~28.6%和 24.4%~32.3%。此外, 其他各项生理指标也有相应改善。(3) 主成分分析结果显示, 盐胁迫下 30%抗盐剂处理后小麦的得分均为最高, 为最适浓度配比。

关键词: 复合抗盐剂; 小麦; 盐胁迫; 种子萌发; 抗性生理

中图分类号: S512.1; S473; Q945.78 **文献标志码:** A

Effects of compound anti-salt agent on seed germination and growth of wheat under NaCl stress

LIU Xiaochen^{1,2}, WANG Shufeng¹, SHOU Songtao³, ZHANG Jianfeng¹

(1. Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Hangzhou, Zhejiang 311400, China;

2. Nanjing Forestry University, Nanjing, Jiangsu 210037, China;

3. Center for Rural Vitalization of Fuyang, Hangzhou, Zhejiang 311400, China)

Abstract: Seven substances, including KNO_3 、 CaCl_2 、DA-6、 KH_2PO_4 、 $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 、 $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, and sucrose were used to formulate compound anti-salt agent. Using ‘Jimai 22’ as test material, the water cultivation method was employed to investigate the effects of different concentrations of anti-salt agent (10%, 20% and 30%) on seed germination and subsequent seedling growth under different salt (NaCl) stress (0.2%, 0.4% and 0.6%), and consequently the suitable formulation of anti-salt agent for wheat was proposed. The results showed that: (1) 30%, 20% and 10% anti-salt agent had the best effect in promoting wheat seed germination under 0.2%, 0.4% and 0.6% salt stress, and the germination rate increased by 6.4%, 12.0% and 26.5%, respectively. (2) Adding anti-salt agents at a salt concentration of 0.6%, root dry mass significantly increased by 29.7% to 35.9%. Photosynthetic rate was increased after the addition of anti-salt agent by 67.5%~90.0% (salt concentration 0.2%), 13.3%~51.5% (salt concentration 0.4%) and 0.4%~25.5% (salt concentration 0.6%), respectively. The 30% anti-salt agent significantly enhanced photosynthesis at a salt concentration of 0.2%, with an increase of 90.0%. The photosynthetic pigment content of wheat was increased, with Chla content increased by 22.5%~39.0% (salt concentration 0.2%), 41.7% to 43.2% (salt concentration 0.4%); and Chlb content increased by 22.1%~31.0%

(salt concentration 0.2%), 14.7% ~ 22.5% (salt concentration 0.4%); and carotenoid content increased by 12.2% to 28.6% (salt concentration 0.2%) and 24.4% to 32.3% (salt concentration 0.4%), respectively. In addition, other physiological indicators also had corresponding improvement. (3) Based on the principal component analysis, the results showed that wheat treated with 30% anti-salt agent had the highest score, so 30% anti-salt agent was the most suitable concentration ratio.

Keywords: compound anti-salt agent; wheat; salt stress; seed germination; resistance physiology

随着城镇化进程的不断加快,耕地逐渐减少,人多地少这一矛盾在我国越来越突出^[1],我国的粮食安全面临着严峻挑战^[2]。除了提高现有耕地的产能外,合理开发后备耕地资源是维护我国粮食安全的一条重要途径^[3]。盐碱地是重要的后备耕地资源,但盐胁迫会对植物的生长发育造成一定影响。盐胁迫通过增加植物组织中的离子浓度来产生离子毒害^[4],还会打破植物体内活性氧产生和清除的平衡,过量活性氧积累会导致细胞膜受损^[5],甚至还会引起植物体死亡^[6]。缓解盐胁迫对作物的伤害对维持粮食产量、提高农民收入有重要意义。我国约有 $3.69 \times 10^7 \text{ hm}^2$ 的盐碱地具有农业改良和利用的潜力^[7]。因此,对于土壤性状较好、盐分浓度较低的盐碱地,可以通过种植具有一定耐盐能力的农作物,利用其丰富的咸水资源进行初步改良利用^[2]。

小麦(*Triticum aestivum* L.)是我国主要的粮食作物,属中度耐盐作物^[8],在种子发芽和幼苗生长期对盐分比较敏感。盐碱地种植的小麦减产可达 60% 以上^[9]。但也有研究发现,冬小麦对微咸水灌溉有较强的耐性^[10],且适度微咸水灌溉对冬小麦有增产作用^[11]。因此,提高小麦耐盐性是农业生产的研究热点之一。研究表明,科学应用外源物质是应对盐胁迫的一种有效方法^[12]。比如,施用钾肥可减轻 NaCl 胁迫对小麦的伤害^[13];钙作为植物生长所必需的营养元素^[14],可参与小麦对非生物胁迫的响应^[15],提高小麦对逆境的抗性^[16];胺鲜酯浸种处理可以提高小麦种子活力^[17],还可通过增强植物抗氧化能力来防御、降低盐胁迫对细胞的氧化伤害^[18]。

将不同种类的外源物质组合施用,研发多成分植物抗盐生长促进剂,对进一步提高现有植物的耐盐能力、改良利用盐碱地具有重要意义。这种措施成本低、见效快,值得高度关注,但目前针对多成分抗盐生长促进剂在生产应用方面的报道尚不充分。基于此,本研究通过对盐胁迫下施加复合抗盐剂,对小麦种子萌发以及幼苗生长各项指标进行测定,分析抗盐剂对盐胁迫小麦的生理生态效应。通过探讨不同浓度抗盐剂的作用效果,筛选出合适的多

组分植物抗盐生长促进剂。抗盐剂的研制、使用对提高作物的抗逆性,增加单位面积土地产量,提高盐碱地的生产能力,维护粮食安全和生态安全具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 供试材料

试验所用材料为山东鲁研农业良种有限公司生产的‘济麦 22’小麦种子,采用水选法,除去籽粒不饱满的种子和其他杂物,经 7% NaClO 消毒处理 10 min 后,用蒸馏水清洗 3 次,置于干燥室温(20 ~ 25℃)下通风保存。试验于中国林科院亚热带林业研究所实验室中进行。

1.2 试验设计

盐分胁迫处理取分析用 NaCl,溶液浓度分别为 0.2% (A1)、0.4% (A2)、0.6% (A3),渗透势分别为 -0.135、-0.293、-0.451 MPa。根据小麦种子特性,提出植物抗盐生长促进剂(以下简称抗盐剂)的配方,成分有 KNO_3 、 CaCl_2 、DA-6、 KH_2PO_4 、 $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 、 $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 和蔗糖,其中蔗糖占比最高,为环境胁迫下种子发芽、生长提供能量; KNO_3 和 KH_2PO_4 则为种子补充营养;DA-6 为生长促进剂; CaCl_2 、 $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 和 $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 发挥离子拮抗、渗透调节作用。将抗盐剂母液分别配制成 0 (B1)、10% (B2)、20% (B3) 和 30% (B4) 4 个不同浓度(渗透势分别为 0、-0.010、-0.042、-0.074 MPa),与不同浓度的 NaCl 溶液配合使用,分为 12 个处理,同时设置一个空白对照组(CK,纯净水),各处理的组合及对应溶液所形成的渗透势如表 1 所示。

将经过预处理的种子摆放在铺有双层滤纸、直径为 12 cm 的培养皿中,先用少量相应浓度的 NaCl 溶液浸润,再滴加等量相应处理的抗盐剂后,将培养皿置于 25℃ 恒温环境中做黑暗处理。每个处理设置 4 个重复,每个重复 20 粒种子,并不定期在滤纸上补充蒸馏水,以维持滤纸湿润,保持各处理湿度的相对稳定,观察并记录各处理组种子发芽情况,直至所有种子全部发芽或一部分种子确实不能发芽为止,之后再连续观察 5 d。在种子萌发后至一

叶一心期,挑选长势基本一致的幼苗,移植到 12 孔水培箱中,置于人工气候箱中用 10% 的抗盐剂(去除蔗糖)继续培养,设置白天温度为(25±1)℃,晚上温度为(15±1)℃,光照 12 h(光照强度 2 000 lx)。培养 60 d 后取样,测定相关生理生化指标。

1.3 指标测定

1.3.1 溶液渗透势的测定 用露点渗透压仪(VA-PRO5600,美国 WESCOR)测定溶液的渗透质量浓度,根据下列公式^[19]计算溶液的渗透势 $\Psi\pi$ 。

$$\Psi\pi = -RTC$$

式中, R 为气体常数, $R=0.083\times10^5$,单位为 $\text{L}\cdot\text{Pa}\cdot(\text{mol}\cdot\text{K}^{-1})^{-1}$; T 为绝对温度,单位为 K ; C 为溶液的渗透摩尔浓度,单位为 $\text{mOsm}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。

1.3.2 发芽指标的测定 根据如下公式计算种子发芽相关的指标:

发芽率=最终发芽种子数/供试种子数×100%

发芽势=发芽达到高峰期时发芽种子数/供试种子数×100%

1.3.3 幼苗生物量测定 培养至 60 d,将收获的麦苗分为地上部和地下部两部分,去离子水冲洗后用滤纸擦干其表面水分,将植物组织样品置于烘箱 105℃ 下杀青后于 70℃ 下烘干至恒重,用分析天平记录各部分的干质量。

1.3.4 光合速率测定 选择晴天 09:00—14:00,在室外用便携式光合仪 Li-6800 (LI-COR Inc., Lincoln, USA) 测定不同处理下叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间二氧化碳浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r)。选择完全展开的第 3~4 片真叶进行测定,每次每个处理 6 个重复,取平均值。光合有效辐射(PAR)为 $800\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,通过样品室的空气流量为 $500\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$,样品室的 CO_2 浓度为 $400\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。

表 1 各处理溶液的渗透势/MPa

Table 1 Osmotic potential of each treatment solution

处理 Treatment	盐分溶液 NaCl treatment	抗盐剂溶液浓度 Anti-salt agent treatment	渗透势 $\Psi\pi/\text{MPa}$
T1	A1	B1	-0.135
T2	A1	B2	-0.071
T3	A1	B3	-0.094
T4	A1	B4	-0.098
T5	A2	B1	-0.293
T6	A2	B2	-0.130
T7	A2	B3	-0.170
T8	A2	B4	-0.192
T9	A3	B1	-0.451
T10	A3	B2	-0.236
T11	A3	B3	-0.256
T12	A3	B4	-0.271
CK	清水 Water		0.000

1.3.5 光合色素测定 采集与测定光合作用相同位置的 第 3~4 片真叶,用丙酮乙醇混合液提取法^[19]测定叶绿素和类胡萝卜素含量。

1.3.6 其他生理指标的测定 采集麦苗的第 3~4 片真叶,NBT 法测定超氧化物歧化酶活性(A_{SOD})^[20];愈创木酚法测定过氧化物酶活性(A_{POD})^[20];氮蓝四唑测定过氧化氢酶活性(A_{Car})^[20];硫代巴比妥酸法测定丙二醛含量(C_{MDA})^[20];水合茚三酮法测定脯氨酸含量(C_{POD})^[20],每个处理 3 次重复。

1.4 数据分析

运用 Microsoft Excel 2021 软件对所有测定数据进行处理及绘图,采用 DPS 12.26 和 SPSS 27.0 软件进行数据分析,用 LSD 法进行多重比较, $P<0.05$ 表示差异有统计学意义。图表中数据均用“平均值±标准误差”来表示。

2 结果与分析

2.1 抗盐剂对盐胁迫下小麦种子萌发的影响

由表 2 可知,不同浓度抗盐剂对不同盐胁迫下小麦种子的萌发具有显著影响($P<0.05$),与空白对照组(CK)相比,经单独盐胁迫处理后的种子发芽率和发芽势均降低,其中,仅 T9 的发芽率显著低于 CK($P<0.05$)。不同盐分浓度下,添加抗盐剂后发芽率均有所升高(盐分浓度为 0.2% 时仅 B4 提高了发芽率),增幅分别为 6.4%(0.2%)、1.6%~12%(0.4%)和 18.2%~26.5%(0.6%),并分别在 B4、B3、B2 时达

表 2 抗盐剂对盐胁迫下小麦种子萌发的影响

Table 2 Effects of anti-salt agent on wheat seed germination under salt stress

处理 Treatment	发芽率 Germination rate/%	发芽势 Germination potential/%
T1	89.86±3.83ab	68.12±1.45bcdef
T2	86.96±2.51ab	63.77±1.45def
T3	88.27±2.83ab	79.51±5.09ab
T4	95.59±0.07a	82.28±2.80a
T5	82.61±2.51b	66.67±1.45cdef
T6	86.96±2.51ab	71.01±2.90abcde
T7	92.56±1.45ab	77.60±0.33abc
T8	83.93±3.71b	73.58±2.23abcd
T9	71.01±9.50c	59.42±8.07ef
T10	89.86±3.83ab	68.12±1.45bcdef
T11	83.93±3.71b	56.13±8.67f
T12	85.51±3.83ab	75.36±6.32abcd
CK	91.30±2.51ab	69.57±2.51bcde

注:同列不同小写字母表示不同处理之间差异显著($P<0.05$),下同。

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

到峰值。此外,上述抗盐剂处理对应的小麦发芽势也都有相应提升。从整体上来看,盐分浓度 0.2%时小麦种子的发芽率和发芽势都随抗盐剂浓度的升高而增加,盐分浓度 0.4%时两者呈先升后降的变化趋势,而盐分浓度 0.6%时呈先升后降再升的波动趋势。表 1 结果显示,各处理的渗透势绝对值并不高,溶液本身对小麦幼苗的影响不大,发芽率和发芽势等指标的差异主要是不同处理引起的。表明盐分胁迫程度越大,对小麦种子萌发促进作用最强的抗盐剂作用浓度越低。

2.2 抗盐剂对盐胁迫下小麦幼苗生物量的影响

由表 3 可看出,小麦幼苗的根干质量随盐胁迫程度的增强而升高,地上部生物量和总生物量则略有下降后上升。CK 处理各部分的生物量均显著低于其他处理($P<0.05$)。在盐胁迫条件下,添加植物抗盐生长促进剂对小麦幼苗各部分的生物量均有不同程度的影响,根干质量的变化趋势与地上部生物量、总生物量不尽一致,在 A2 和 A3 盐分浓度下,小麦幼苗的根干质量随抗盐剂浓度的上升呈先升再降的趋势,并分别在 B2 和 B3 处理达到最大值,增幅分别为 1.7%~9.3% (A2) 和 29.7%~35.9% (A3);而在 A1 盐分浓度下呈先降后升再降的趋势,在 B3 处理达到最大值,与 B1 相比提升 10%,其中 T10、T11 处理的根干质量显著高于 T9,其他处理间无显著差异($P<0.05$)。表明小麦种子萌发期添加适宜浓度的抗盐剂可以在一定程度上促进小麦幼苗地下部分的生长。

在 0.4%盐分浓度下,小麦幼苗的地上部生物量和总生物量随抗盐剂浓度呈先升后降再升的趋势,而 0.6%盐分浓度下,两者呈先升后降的变化趋势;

与 B1 相比,地上部生物量分别升高 1.6%~5.4% (A2) 和 8.7%~12.8% (A3),总生物量分别升高 0.3%~5.8% (A2) 和 11.5%~15.7% (A3),并均在 B2 处理时达最大;而在 0.2%盐分浓度下,二者随抗盐剂浓度的升高呈先降后升的趋势,在 B4 处理达到最大,与对照组 B1 相比分别提高 2.0% (地上部) 和 2.4% (总生物量)。显然,在中、高盐胁迫的情况下,在种子萌发期添加低浓度(10%)的抗盐剂对小麦幼苗地上部分的生长促进作用更好;而在低度盐胁迫下,高浓度(30%)抗盐剂对小麦幼苗地上部分的生长具有促进作用,浓度过低时(20%以下),不仅不能缓解盐胁迫的危害,还会产生抑制作用。

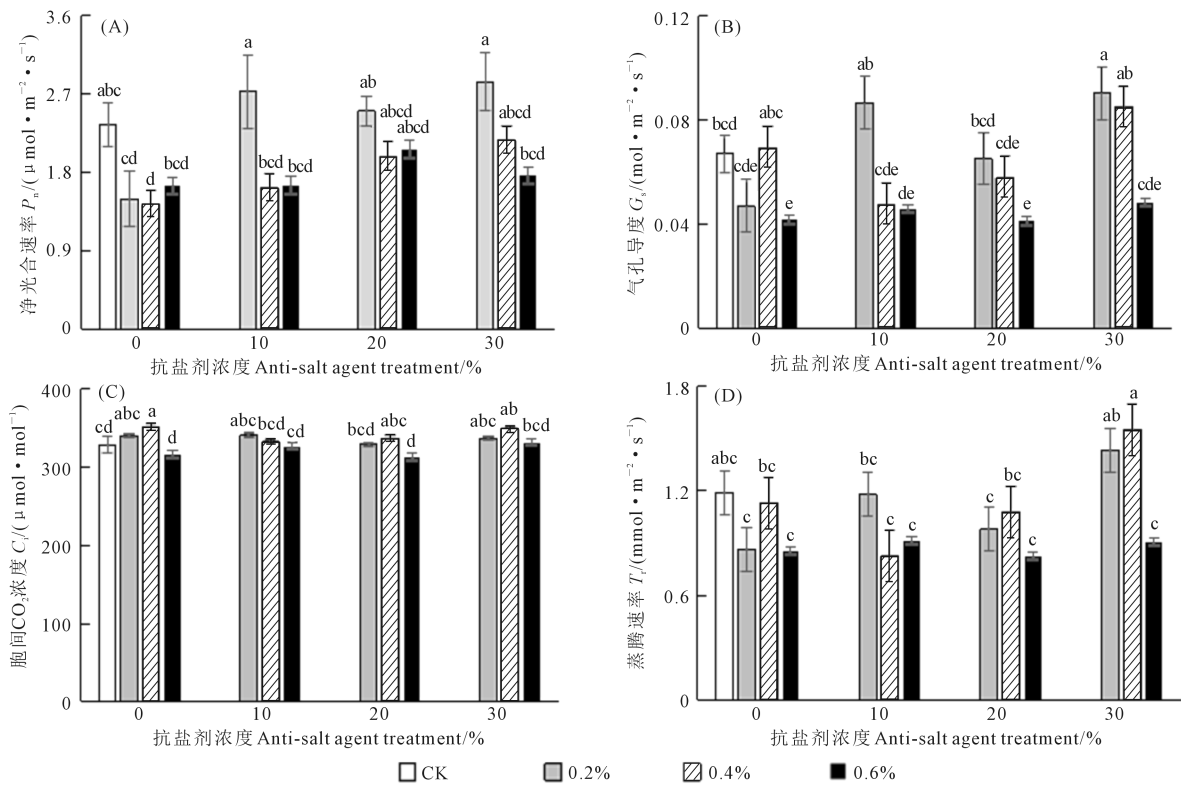
2.3 抗盐剂对盐胁迫下小麦幼苗气体交换参数与光合色素的影响

单因素方差分析结果显示(图 1),不同处理对小麦幼苗的 4 项光合指标(P_n, G_s, C_i, T_r)均有显著影响($P<0.05$)。与 CK 相比,各盐胁迫下小麦幼苗的净光合速率 P_n 显著下降($P<0.05$)。添加植物抗盐生长促进剂后,任一盐分浓度下的 P_n 都随抗盐剂浓度的升高而上升(图 1A),分别增加了 67.5%~90% (盐分浓度 0.2%)、13.3%~51.5% (盐分浓度 0.4%) 和 0.4%~25.5% (盐分浓度 0.6%)。小麦幼苗的 G_s 在盐分浓度 0.2%时随抗盐剂浓度的变化趋势大体与 P_n 相似(图 1B)。添加抗盐剂后, G_s 分别增加了 38.5%~91.9% (盐分浓度 0.2%)、22.6% (盐分浓度 0.4%) 和 9.9%~15.8% (盐分浓度 0.6%)。由图 1C 可知,同一盐分浓度下,不同浓度抗盐剂处理下的 C_i 间差异不显著($P<0.05$)。随着抗盐剂浓度的增加, C_i 呈先升后降再升的波浪形变化趋势(中度盐胁迫除外)。在没有添加抗盐剂时, T_r 随着盐胁迫的加重呈先升后降的趋势(图 1D)。低盐胁迫下,添加抗盐剂后 T_r 分别增加了 13.6%~66.1%,而中度盐胁迫下,只有 30%抗盐剂使 T_r 增加了 37.4%,高盐胁迫下,10%和 30%抗盐剂处理后的 T_r 分别提高了 7.2%和 5.7%。可以看出,在盐分胁迫为 0.2%和 0.4%时,种子萌发期添加的抗盐剂浓度最高时,小麦幼苗光合作用最强;而盐分胁迫为 0.6%,抗盐剂浓度为 20%时,小麦幼苗光合速率最高。

根据方差分析结果可知,不同处理下,小麦幼苗叶片光合色素的含量(叶绿素和类胡萝卜素)的变化存在一定差异($P<0.05$)。3 种叶片色素的含量都呈现出相似的变化趋势(图 2A、B、C),添加抗盐剂的幼苗叶片色素含量均有升高(盐分浓度 0.6%时添加 30%的抗盐剂除外),Chla 分别升高了 22.5%~39% (盐分浓度0.2%)、41.7%~43.2% (盐分浓度0.4%)、

表 3 抗盐剂对盐胁迫下小麦幼苗平均生物量的影响/g
Table 3 Effects of anti-salt agent on the average biomass of wheat seedlings under salt stress

处理 Treatment	根 Roots	地上部 Above-ground	总生物量 Total biomass
T1	0.0168±0.0009cd	0.1227±0.0082a	0.1395±0.0082ab
T2	0.0155±0.0022cd	0.1146±0.0164ab	0.1301±0.0186bc
T3	0.0184±0.0011c	0.1193±0.0098ab	0.1377±0.0105abc
T4	0.0178±0.0008cd	0.1251±0.0056a	0.1429±0.0063ab
T5	0.0172±0.0007cd	0.1195±0.0068ab	0.1367±0.0074abc
T6	0.0188±0.0007c	0.1259±0.0038a	0.1446±0.0035ab
T7	0.0175±0.0009cd	0.1192±0.0089ab	0.1367±0.0094abc
T8	0.0157±0.0011cd	0.1214±0.0095ab	0.1371±0.0106abc
T9	0.0195±0.0002bc	0.1293±0.0119a	0.1488±0.0120ab
T10	0.0264±0.0021a	0.1458±0.0114a	0.1722±0.0132a
T11	0.0265±0.0031a	0.1419±0.0186a	0.1684±0.0208a
T12	0.0253±0.0058ab	0.1406±0.0047a	0.1659±0.0105ab
CK	0.0121±0.0014d	0.0897±0.0184b	0.1018±0.0192c



注:不同小写字母表示所有不同处理之间差异显著 ($P<0.05$),下同。
Note: Different lowercase letters indicate significant differences between all the different treatments ($P<0.05$), the same below.

图 1 抗盐剂对盐胁迫下小麦幼苗气体交换参数的影响

Fig.1 Effects of anti-salt agent on gas exchange parameters in wheat seedlings under salt stress

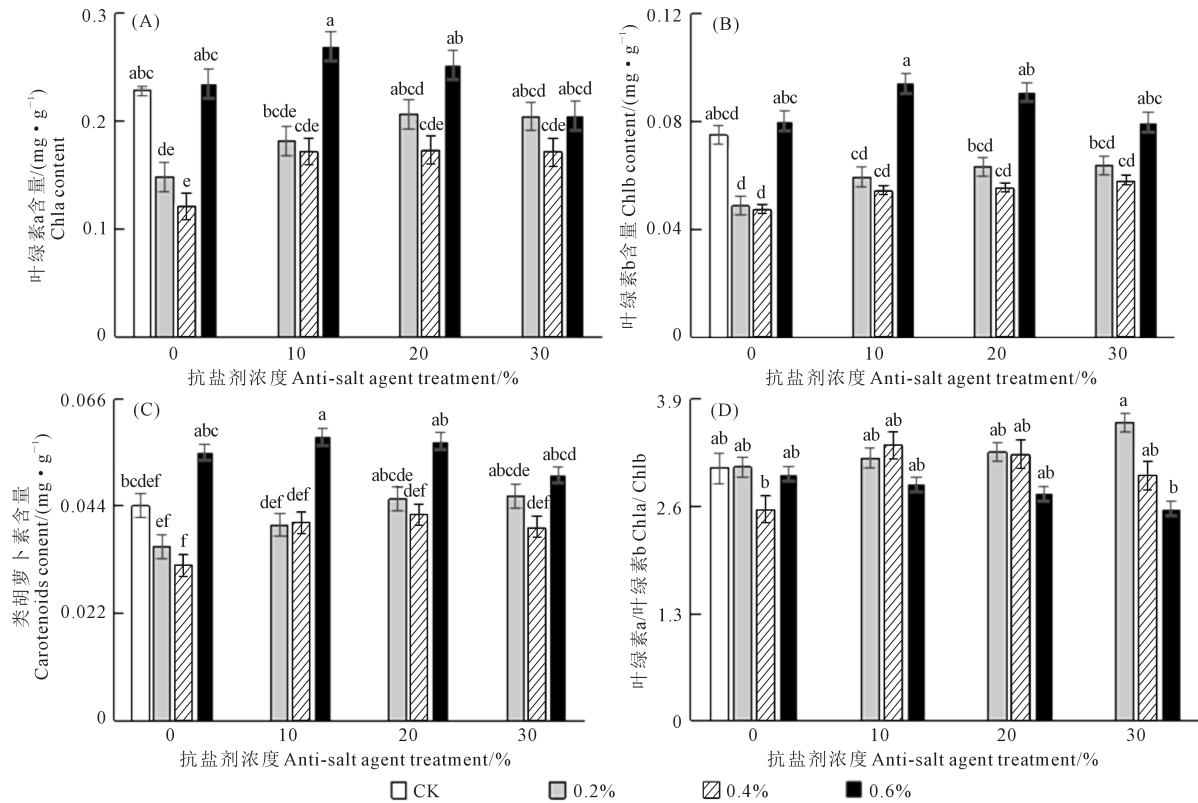


图 2 抗盐剂对盐胁迫下小麦幼苗叶片叶绿素含量的影响

Fig.2 Effects of anti-salt agent on leaf chlorophyll content of wheat seedlings under salt stress

7.4%~14.5% (盐分浓度 0.6%) ,Chlb 含量分别升高了 22.1%~31.0% (盐分浓度 0.2%)、14.7%~22.5% (盐分浓度 0.4%)、13.4%~17.6% (盐分浓度 0.6%) ,类胡萝卜素含量分别升高了 12.2%~28.6% (盐分浓度 0.2%)、24.4%~32.3% (盐分浓度 0.4%)、4.1%~5.9% (盐分浓度 0.6%)。这一结果说明,萌发期受到盐胁迫的种子经抗盐剂处理后,其幼苗色素含量升高。此外,各处理下,Chla/Chlb 值在 2.55~3.62 波动 (图 2D) ,各处理间无显著差异 ($P<0.05$)。高盐胁迫下,抗盐剂降低了小麦 Chla/Chlb 值,降幅为 4.2%~16.3%。由此表明抗盐剂对盐胁迫下小麦的光合色素存在一定影响。

2.4 抗盐剂对盐胁迫下小麦幼苗抗氧化酶系统的影响

由图 3 可知,不同处理对小麦幼苗叶片 3 种抗氧化酶活性均有显著影响 ($P<0.05$) ,并且添加抗盐剂后,高盐胁迫下 3 种抗氧化酶活性随着抗盐剂浓度的升高均呈下降趋势,降幅分别为 41.3%~183.1% (SOD)、5.9%~12.8% (POD) 和 21.0%~86.1% (CAT) ;在低盐胁迫下,SOD 活性和 POD 活性均随着抗盐剂浓度的升高呈现出先升后降的变化趋势;在中度盐胁迫下,两者呈现出先升后降再上升的变化趋势,分别在 30%抗盐剂 (盐分浓度 0.2%) 和 20% (盐分浓度 0.4%) 达到最低值,CAT 活性变化则相反,呈先降后

升的变化趋势,分别在 20% (盐分浓度 0.2%) 和 10% (盐分浓度 0.4%) 抗盐剂处理下达到最低值。高盐胁迫下,在种子萌发期添加抗盐剂浓度越高,小麦幼苗的抗氧化酶活性越弱,说明抗盐剂缓解了种子萌发期受到的高盐胁迫对后续小麦幼苗生长的影响,且浓度越高效果越好。

2.5 抗盐剂对盐胁迫下小麦叶片丙二醛含量的影响

方差分析结果显示,CK 与 T9 处理 (A3B1) 无显著差异,但二者显著高于其他处理 ($P<0.05$)。通过图 4 可知,不同盐分下,添加抗盐剂后丙二醛含量变化各不相同。盐分浓度为 0.2%时几乎没有变化;盐分浓度为 0.4%时,随着抗盐剂浓度的升高呈现出先升后降的变化趋势;盐分浓度为 0.6%时,丙二醛含量随抗盐剂浓度的增加显著下降 ($P<0.05$) ,与 T9 处理 (A3B1) 相比降低了 6.7%~19.0%。可以看出,高盐胁迫下,在种子萌发期添加抗盐剂能够缓解盐胁迫对小麦幼苗的伤害。

2.6 抗盐剂对盐胁迫下小麦幼苗叶片脯氨酸含量的影响

图 5 表明,各处理脯氨酸含量有显著差异 ($P<0.05$) ,但同一盐胁迫程度下,低盐胁迫下脯氨酸含量的变化与中、高盐胁迫下的变化不尽相同。盐分浓度为 0.2%时,脯氨酸含量随抗盐剂浓度升高而略

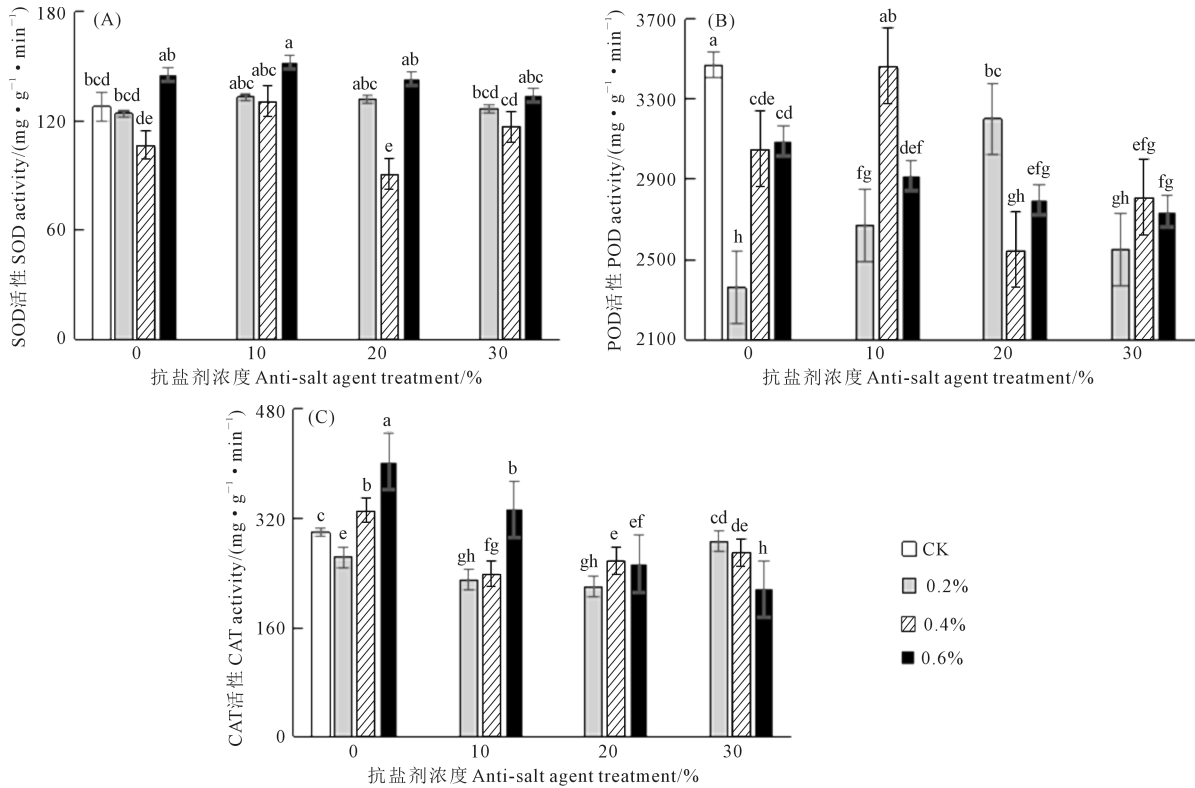


图 3 抗盐剂对盐胁迫下小麦幼苗抗氧化酶系统的影响

Fig.3 Effects of anti-salt agent on the antioxidant enzyme system in wheat seedlings under salt stress

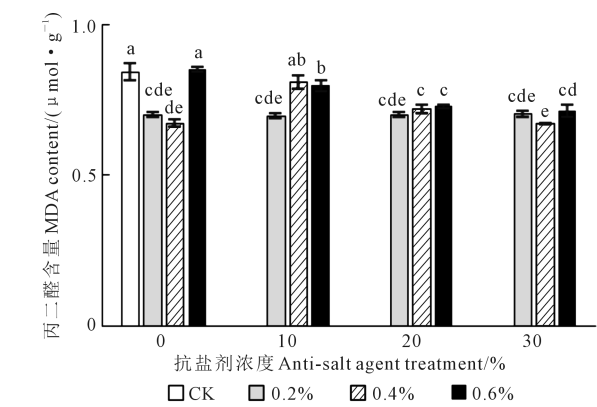


图 4 抗盐剂对盐胁迫下小麦幼苗丙二醛含量的影响
Fig.4 Effects of anti-salt agent on MDA content in wheat seedlings under salt stress

有升高;而盐分浓度为 0.4%时,脯氨酸含量随抗盐剂浓度升高呈先降后升的变化趋势;盐分浓度为 0.6%时,脯氨酸含量随抗盐剂浓度升高而降低。但两种情况下添加抗盐剂后脯氨酸含量均有所下降,降幅分别为 0.6%~122.4% (A2) 和 44.8%~93.7% (A3)。另外,CK 处理的小麦幼苗叶片内的脯氨酸含量显著高于其他处理 ($P<0.05$)。这说明在萌发期添加抗盐剂的小麦种子在后续生长过程中幼苗的脯氨酸含量降低 (A1 除外);在中、高盐胁迫下,种子经抗盐剂处理后生长出的小麦幼苗所受到盐胁迫的伤害程度更低。

2.7 抗盐剂对盐胁迫下小麦生长影响的综合评价

为了全面评价抗盐剂的作用,采用主成分分析法,先对小麦生长影响的负向变量指标 (SOD、POD、CAT、MDA、Pro) 进行负数转化的正向化处理,再将所有指标进行主成分分析。基于特征值>1.0 筛选出可代表 15 个生长生理指标的 5 个主成分。如表 4 所示,5 个主成分的方差贡献率分别为 30.446%、20.262%、11.274%、10.198%、7.763%,累计方差贡献率为 79.943%。其中光合气体交换参数 (P_n 、 G_s 、 C_i 、 T_r) 和 SOD、MDA 在第一主成分 (PC1) 中载荷较大,在抗盐剂改良效果中起到主要作用;在 PC2 中各部分生物量和 Pro 载荷较大,PC2 主要由上述指标代表;叶绿素是 PC3 中的主要指标;POD 主要代表了 PC4;种子萌发指标 (发芽率、发芽势) 是 PC5 的主要指标。

根据表 4 的各主成分得分系数矩阵,得到计算各主成分得分标准的解析表达式,分别为:

$$F_1 = 0.200X_1 + 0.232X_2 - 0.302X_3 - 0.227X_4 - 0.254X_5 + 0.124X_6 + 0.266X_7 + 0.271X_8 + 0.118X_9 + 0.174X_{10} - 0.242X_{11} + 0.362X_{12} + 0.217X_{13} + 0.327X_{14} + 0.390X_{15}$$

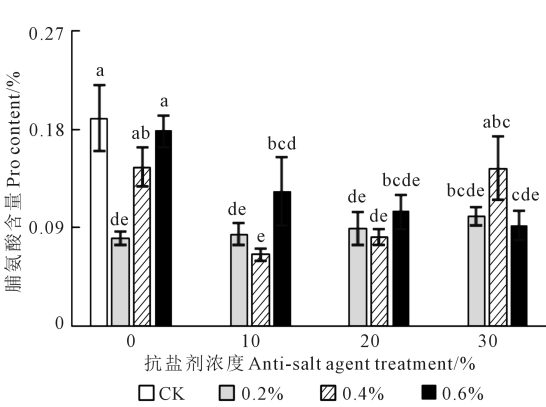


图 5 抗盐剂对盐胁迫下小麦幼苗脯氨酸含量的影响
Fig.5 Effects of anti-salt agent on proline content in wheat seedlings under salt stress

$$F_2 = 0.211X_1 + 0.195X_2 + 0.352X_3 + 0.414X_4 + 0.420X_5 + 0.379X_6 + 0.008X_7 + 0.320X_8 + 0.325X_9 + 0.279X_{10} - 0.001X_{11} - 0.042X_{12} - 0.057X_{13} + 0.104X_{14} - 0.025X_{15}$$
$$F_3 = 0.374X_1 + 0.301X_2 + 0.099X_3 - 0.043X_4 - 0.015X_5 + 0.019X_6 - 0.399X_7 - 0.195X_8 - 0.191X_9 + 0.139X_{10} + 0.389X_{11} + 0.135X_{12} + 0.480X_{13} - 0.284X_{14} + 0.156X_{15}$$
$$F_4 = -0.353X_1 - 0.311X_2 + 0.097X_3 + 0.261X_4 + 0.239X_5 - 0.159X_6 - 0.197X_7 + 0.057X_8 + 0.222X_9 - 0.305X_{10} - 0.099X_{11} + 0.406X_{12} + 0.337X_{13} - 0.048X_{14} + 0.378X_{15}$$
$$F_5 = 0.273X_1 + 0.381X_2 + 0.074X_3 + 0.151X_4 + 0.142X_5 - 0.336X_6 + 0.066X_7 - 0.113X_8 - 0.070X_9 - 0.505X_{10} + 0.204X_{11} + 0.216X_{12} - 0.343X_{13} + 0.362X_{14} + 0.071X_{15}$$

$$F = \sum_{i=1}^n \alpha_i F_i$$

式中, X_1 、 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_{15} 分别代表小麦的发芽率、发芽势、根干质量、地上部生物量、总生物量、脯氨酸含量、SOD 活性、MDA 含量、POD、CAT 活性、叶绿素含量、 T_r 、 P_n 、 C_i 、 G_s 的标准化值; α_i 表示第 i 个主成分的方差贡献率, F_i 表示第 i 个主成分的得分 ($i=1, 2, 3, \dots, n$)。

将各个标准正向化的指标数据分别带入上述公式,求得各处理的综合得分,其结果与顺序如表 5 所示,PC1 中 T8 处理得分最高,说明 A2B4 对 SOD 活性和 MDA 含量有较明显的促进效果,对植物光合作用有较明显的影响;PC2 中 T12 处理得分最高,说明 A3B4 对生物量和 Pro 含量的影响较为明显;PC3 中 T4 处理得分最高,说明 A1B4 对叶绿素含量有较为明显的影响。抗盐剂对小麦生长的综合得

分从高到低为 T4>T8>T2>T7>T3>T12>T1>T5>T10>CK>T6>T11>T9。根据得分结果可以看出,盐分浓度为 0.2%时,排名为 A1B4>A1B2>A1B3>A1B1;盐分浓度为 0.4%时,排名为 A2B4>A2B3>A2B1>A2B2;盐分浓度为 0.6%时,排名为 A3B4>A3B2>A3B3>A3B1。盐胁迫下添加抗盐剂的各处理均能降低盐胁迫对小麦的危害和抑制作用(A2B2 除外),改善小麦生长和代谢状况,其中盐分浓度为 0.2%时添加 30%抗盐剂,小麦生长表现最好,并且同一盐分浓度条件下得分最高的抗盐剂处理均为 B4,这说明添加 30%抗盐剂对盐胁迫下小麦生长的促进效果最好。

3 讨 论

盐胁迫引起的渗透胁迫会使植物在细胞质中过度积累 Na^{+} ^[21-22], 试验为了达到离子平衡,在抗盐剂中添加了硝酸钾等物质,以减轻细胞遭受的离子毒害。从表 1 中列出的各溶液渗透势数值看,溶液自身的渗透势不高,但不同处理仍然会对麦苗生长产生相应的渗透胁迫。这种情况下,植物会在体内积累一系列渗透调节物质来抵御高盐环境引发的这种胁迫,其中,脯氨酸对细胞质内渗透调节起到重要作用^[23]。本研究表明,中、高盐胁迫下,在种子萌发期添加抗盐剂后,幼苗的脯氨酸含量显著降低,说明了添加抗盐剂能够缓解盐胁迫对植物的危害,即:同样盐胁迫环境下,补充抗盐剂以后植物受

表 4 各指标的主成分分析					
Table 4 Principal component analysis of each index					
指标 Index	主成分 Principal component				
	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5
发芽率 Germination rate	0.428	0.367	0.486	-0.437	0.295
发芽势 Germination potential	0.495	0.340	0.391	-0.385	0.411
根干质量 Root dry mass	-0.645	0.613	0.129	0.120	0.080
地上部生物量 Above-ground biomass	-0.486	0.721	-0.056	0.323	0.163
总生物量 Total biomass	-0.542	0.733	-0.020	0.296	0.153
脯氨酸含量 Pro content	0.265	0.660	0.025	-0.197	-0.362
SOD 活性 SOD activity	0.568	0.014	-0.519	-0.244	0.071
丙二醛含量 MDA content	0.580	0.558	-0.253	0.071	-0.122
POD 活性 POD activity	0.252	0.566	-0.248	0.274	-0.075
CAT 活性 CAT activity	0.371	0.487	0.181	-0.377	-0.545
叶绿素含量 Chl content	-0.518	-0.001	0.506	-0.122	0.220
蒸腾速率 T_r	0.773	-0.074	0.176	0.502	0.233
净光合速率 P_n	0.464	-0.100	0.624	0.417	-0.370
胞间 CO_2 浓度 C_i	0.699	0.181	-0.369	-0.059	0.391
气孔导度 G_s	0.833	-0.044	0.203	0.467	0.077
特征值 Eigenvalue	4.567	3.039	1.691	1.530	1.164
方差贡献率/%					
Variance contribution rate	30.446	20.262	11.274	10.198	7.763
累计方差贡献率/%					
Cumulative variance contribution rate	30.446	50.708	61.982	72.180	79.943

表 5 各处理对盐胁迫下小麦生长影响的综合评价及排序

Table 5 Comprehensive evaluation values and ranking of the effects of various treatments on wheat growth under salt stress							
处理 Treatment	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	综合得分 Synthesis score	排序 Ranking
CK	0.520	-3.603	1.337	-0.737	0.567	-0.453	10
T1	0.433	0.960	-1.463	-0.750	-0.467	0.043	7
T2	1.800	0.080	0.303	0.757	-1.343	0.573	3
T3	0.723	0.340	1.137	-0.763	-0.793	0.277	5
T4	2.170	0.813	1.417	0.897	0.613	1.123	1
T5	1.027	-0.667	-2.250	0.277	0.940	0.023	8
T6	-0.793	-0.117	0.027	-1.483	-0.563	-0.457	11
T7	1.523	0.820	-0.743	-1.020	-0.003	0.443	4
T8	2.200	-0.173	-0.510	1.067	0.600	0.730	2
T9	-3.370	-2.350	-0.573	1.237	0.703	-1.383	13
T10	-2.716	0.763	0.857	0.373	1.243	-0.440	9
T11	-2.593	1.147	0.400	0.560	-1.190	-0.547	12
T12	-0.913	1.983	0.070	-0.413	-0.307	0.063	6

到的胁迫程度较低,没有导致脯氨酸含量上升。而低盐胁迫下,脯氨酸含量较对照均有提高。有研究表明抗盐剂中的外源钙能够通过诱导脯氨酸的积累来缓解盐胁迫对植物的毒害作用^[24]。

在一定程度的盐胁迫下盐生植物能够保持其

萌发能力,而当盐的浓度超过植物可承受的临界值时,萌发率急剧下降^[25],这与本研究中小麦发芽的试验结果一致。在本研究中,添加抗盐剂可促进盐胁迫下的小麦种子萌发,但不同盐胁迫所对应效果最好的抗盐剂浓度与其胁迫程度成反比。这可能

是由于抗盐剂中的主要成分外源钙和胺鲜酯有助于显著提高种子发芽率。此外,过高浓度的抗盐剂中含有大量的无机离子,过多的离子会造成渗透胁迫反而不利于种子萌发^[26]。

盐胁迫下,植物的根系会更容易受到影响,根系指标可以作为评价盐害的指标^[27]。本研究中,盐分浓度为 0.6%时添加抗盐剂,小麦的根系生物量显著增加,这是由于抗盐剂中的外源钙有助于加强 Na^+ 与 Ca^{2+} 之间的离子平衡,减轻了盐胁迫对植物生长的抑制^[28]。研究中发现高盐胁迫下小麦的生物量最大,这与 Mitchell 等^[29]对番茄(*Solanum lycopersicum* L.)果实的研究结果一致。另外,植物在盐胁迫下光合作用会降低,植物应对盐胁迫的一种对策是改变光合色素的含量,其变化也是用来评估植物耐盐性的一项重要指标^[30]。本研究显示抗盐剂显著提升了小麦幼苗中叶绿素总含量及类胡萝卜素含量,研究显示抗盐剂中的主要成分 KNO_3 可以促进叶绿素的合成和稳定,并激发了类囊体膜上一些酶的活性^[31],从而促进了小麦的光合作用。

SOD、POD 和 CAT 能够消除植物在非生物胁迫下产生的活性氧,是重要的抗氧化酶,可保持 ROS 代谢平衡,减少由活性氧、自由基积累而导致的膜系统损伤,有助于提高植物的抗逆性^[32]。本研究中抗盐剂对不同盐胁迫下小麦幼苗抗氧化酶活性的缓解效应不同。当盐分浓度为 0.4%以下时,在种子萌发期添加抗盐剂使得小麦幼苗的 SOD、POD 和 CAT 活性有不同程度的提高,这与宋珊珊等^[33]的研究结果一致。这些结果证实抗盐剂中添加 CaCl_2 等有关物质能够提高逆境胁迫下植物体内的抗氧化酶活性,一定程度上缓解盐胁迫对植物的伤害。而高盐胁迫下添加抗盐剂后,3 种抗氧化酶活性显著降低,说明抗盐剂有利于小麦种子在萌发期间更好地应对高盐胁迫引起的氧化损伤,细胞内没有产生更多的活性氧代谢物质,有利于提高小麦自身抗逆性,缓解高盐分胁迫对后续幼苗生长的不利影响,这与房有鑫^[34]的研究结果一致。另外,研究结果显示,当盐浓度上升时,抗氧化酶的活性逐渐上升,但在盐浓度为 0.4%时 SOD 的活性最低。这是由于盐胁迫下植物体内产生的活性氧会对自身造成伤害,而作用于活性氧的抗氧化酶活性并非与活性氧的含量呈线性相关^[25]。活性氧的积累会导致植物遭受严重的氧化胁迫^[35],丙二醛是膜脂过氧化的主要产物,可以反映细胞膜受损的程度即植物在逆境胁迫下受到的伤害程度^[36]。本试验表明,高盐胁迫下,随抗盐剂浓度的提高,小麦幼苗的 MDA 显著降

低。由此可见,在种子萌发期添加抗盐剂,发挥了离子拮抗、渗透调节、补充营养等作用,有利于缓解盐胁迫对小麦生长发育的危害。

根据主成分分析结果,综合评价抗盐剂对不同盐胁迫下小麦生长的影响,得出各处理下小麦生长状况的比较,从高到低的排序为 $\text{A1B4} > \text{A2B4} > \text{A1B2} > \text{A2B3} > \text{A1B3} > \text{A3B4} > \text{A1B1} > \text{A2B1} > \text{A3B2} > \text{CK} > \text{A3B2} > \text{A3B3} > \text{A3B1}$, B4 综合得分最高。这说明添加抗盐剂对盐胁迫下小麦的生长有促进作用,且在浓度为 30%时效果最好。本研究提出的抗盐剂由不同外源物质组成,多种物质与盐胁迫的耦合作用对植物的影响机制还需进一步研究。研发植物抗盐生长促进剂(抗盐剂),提高现有植物耐盐能力是开发利用盐碱地的一条重要途径,应当给予高度重视。期望本研究能够为植物抗盐剂的研制与利用提供参考,以进一步推动盐碱地特色农业发展。

4 结 论

添加抗盐剂可促进盐胁迫下小麦种子萌发,盐分浓度为 0.6%时,抗盐剂显著提高了其发芽率。经抗盐剂处理后培养出的小麦幼苗各部分生物量基本是随抗盐剂浓度的增加呈先升后降的变化趋势,且盐分浓度为 0.6%时添加抗盐剂,根干质量显著增加;添加抗盐剂后小麦幼苗的光合色素含量和光合速率均有提高,在盐分浓度为 0.2%时,30%抗盐剂能够使小麦幼苗的光合作用显著增强;而抗氧化酶活性、丙二醛含量大多随抗盐剂浓度的增加呈先升后降的变化趋势,脯氨酸含量则呈先降后升的变化趋势,但盐分浓度为 0.6%时抗盐剂显著降低了上述指标;由盐分浓度为 0.2%的小麦种子萌发所培养出的幼苗各项指标总体最好,其中 30%抗盐剂处理下各项生长指标均达到最优。

经过主成分分析,综合各处理下小麦生长状况的得分,其排序为 $\text{A1B4} > \text{A2B4} > \text{A1B2} > \text{A2B3} > \text{A1B3} > \text{A3B4} > \text{A1B1} > \text{A2B1} > \text{A3B2} > \text{CK} > \text{A2B2} > \text{A3B3} > \text{A3B1}$ 。这说明不同植物抗盐生长促进剂对于在盐胁迫下萌发的小麦幼苗生长有一定的促进作用;在萌发期受到盐胁迫时添加 30%抗盐剂,可以提升种子发芽率,缓解盐胁迫对植物幼苗生长的危害,增强植物光合作用,并在一定程度上改善其生长状况。

参 考 文 献:

- [1] 张建锋,张旭东,周金星,等.世界盐碱地资源及其改良利用的基本措施[J].水土保持研究,2005,12(6):28-30,107.
ZHANG J F, ZHANG X D, ZHOU J X, et al. World resources of saline soil and main amelioration measures[J]. Research of Soil and Water Conservation, 2005, 12(6): 28-30, 107.

[2] 刘小京, 郭凯, 封晓辉, 等. 农业高效利用盐碱地资源探讨[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2023, 31(3): 345-353.
LIU X J, GUO K, FENG X H, et al. Discussion on the agricultural efficient utilization of saline-alkali land resources[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2023, 31(3): 345-353.

[3] 曹晓风, 孙波, 陈化榜, 等. 我国边际土地产能扩增和生态效益提升的途径与研究进展[J]. 中国科学院院刊, 2021, 36(3): 336-348.
CAO X F, SUN B, CHEN H B, et al. Approaches and research progresses of marginal land productivity expansion and ecological benefit improvement in China[J]. Bulletin of Chinese Academy of Sciences, 2021, 36(3): 336-348.

[4] 赵野, 刘威, 王贺, 等. 外源 CaCl_2 对盐胁迫下西伯利亚白刺活性氧代谢的影响[J]. 植物生理学报, 2021, 57(5): 1105-1112.
ZHAO Y, LIU W, WANG H, et al. Effects of exogenous CaCl_2 on reactive oxygen species metabolism in *Nitrariasibirica* under NaCl stress[J]. Plant Physiology Journal, 2021, 57(5): 1105-1112.

[5] 赵宝泉, 邢锦城, 王静, 等. 水杨酸对盐胁迫下杭白菊幼苗生长和生理特性的影响[J]. 吉林农业大学学报, 2020, 42(4): 370-379.
ZHAO B Q, XING J C, WANG J, et al. Effects of exogenous salicylic acid on growth and physiological prop-erties of chrysanthemum morifolium seedlings under salt stress[J]. Journal of Jilin Agricultural University, 2020, 42(4): 370-379.

[6] TIAN X Y, HE M R, WANG Z L, et al. Application of nitric oxide and calcium nitrate enhances tolerance of wheat seedlings to salt stress[J]. Plant Growth Regulation, 2015, 77(3): 343-356.

[7] 杨劲松, 姚荣江, 王相平, 等. 中国盐渍土研究: 历程、现状与展望[J]. 土壤学报, 2022, 59(1): 10-27.
YANG J S, YAO R J, WANG X P, et al. Research on salt-affected soils in China: history, status quo and prospect[J]. Acta Pedologica Sinica, 2022, 59(1): 10-27.

[8] 颜统利, 何雨, 玛丽亚, 等. 外源钙对盐胁迫下不同衰老类型小麦幼苗生长生理的缓解效应[J]. 浙江农林大学学报, 2023, 40(5): 991-998.
YAN T L, HE Y, MA L Y, et al. Alleviative effect of exogenous calcium ions on growth physiology of different senescence types of wheat seedlings under salt stress[J]. Journal of Zhejiang A&F University, 2023, 40(5): 991-998.

[9] EL-HENDAWY S E, HASSAN W M, AL-SUHAIBANI N A, et al. Comparative performance of multivariable agro-physiological parameters for detecting salt tolerance of wheat cultivars under simulated saline field growing conditions[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 435.

[10] 张喜英, 刘小京, 陈素英, 等. 环渤海低平原农田多水源高效利用机理和技术研究[J]. 中国生态农业学报, 2016, 24(8): 995-1004.
ZHANG X Y, LIU X J, CHEN S Y, et al. Efficient utilization of various water sources in farmlands in the low plain nearby Bohai Sea[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2016, 24(8): 995-1004.

[11] 孙宏勇, 张雪佳, 田柳, 等. 咸水灌溉影响耕地质量和作物生产的研究进展[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2023, 31(3): 354-363.
SUN H Y, ZHANG X J, TIAN L, et al. Effects of saline water irrigation on soil quality and crop production: a review[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2023, 31(3): 354-363.

[12] AMJAD M, AKHTAR J, ANWAR-UL-HAQ M, et al. Integrating role of ethylene and ABA in tomato plants adaptation to salt stress[J]. Scientia Horticulturae, 2014, 172: 109-116.

[13] ZHENG Y H, JIA A J, NING T Y, et al. Potassium nitrate application alleviates sodium chloride stress in winter wheat cultivars differing in salt tolerance[J]. Journal of Plant Physiology, 2008, 165(14): 1455-1465.

[14] STEINHORST L, HE G F, MOORE L K, et al. A Ca^{2+} -sensor switch for tolerance to elevated salt stress in *Arabidopsis*[J]. Developmental Cell, 2022, 57(17): 2081-2094.

[15] ZHAO H J, TAN J F. Role of calcium ion in protection against heat and high irradiance stress-induced oxidative damage to photosynthesis of wheat leaves[J]. Photosynthetica, 2005, 43(3): 473-476.

[16] 赵腾飞, 刘颖, 王尔美, 等. 外源钙离子对铅胁迫下小麦膜脂过氧化和根系活力的影响[J]. 安徽农业大学学报, 2017, 44(3): 508-512.
ZHAO T F, LIU Y, WANG E M, et al. Effects of exogenous Ca^{2+} on membrane lipid peroxidation and root activity of wheat under lead stress[J]. Journal of Anhui Agricultural University, 2017, 44(3): 508-512.

[17] 许晨, 王文静, 曹珊, 等. 花后 DA-6 处理调控小麦种子活力的机理[J]. 中国农业科学, 2021, 54(9): 1821-1834.
XU C, WANG W J, CAO S, et al. Mechanism of DA-6 treatment regulating wheat seed vigor after anthesis[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2021, 54(9): 1821-1834.

[18] 曹亦芹, 程碧真, 李州. 胺鲜酯(DA-6)浸种对盐胁迫下白三叶种子萌发及抗盐性的影响[J]. 草地学报, 2023, 31(1): 140-147.
CAO Y Q, CHENG B Z, LI Z. Effects of the seed soaking with DA-6 on germination characteristics and stress tolerance of white clover under salt stress[J]. Acta Agrestia Sinica, 2023, 31(1): 140-147.

[19] 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: 130-137.
LI H S. Principles and techniques of plant physiological biochemical experiment[M]. Beijing: Higher Education Press, 2000: 130-137.

[20] 张志良, 瞿伟菁, 李小方. 植物生理学实验指导[M]. 4 版. 北京: 高等教育出版社, 2009: 30-227.
ZHANG Z L, QU W J, LI X F. Experimental director of plant physiology[M]. 4th ed. Beijing: Higher Education Press, 2009: 30-227.

[21] ZHU J K. Salt and drought stress signal transduction in plants[J]. Annual Review of Plant Biology, 2002, 53: 247-273.

[22] BLUMWALD E, AHARON G S, APSE M P. Sodium transport in plant cells[J]. Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Biomembranes, 2000, 1465(1/2): 140-151.

[23] 黄勇, 郭猛, 张红瑞, 等. 盐胁迫对石竹种子萌发和幼苗生长的影响[J]. 草业学报, 2020, 29(12): 105-111.
HUANG Y, GUO M, ZHANG H R, et al. Effects of salt stress on seed germination and seedling growth of carnation[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2020, 29(12): 105-111.

[24] 王文银, 高小刚, 司晓林, 等. 外源钙盐对盐胁迫下沙拐枣渗透调节和膜脂过氧化的影响[J]. 环境科学研究, 2017, 30(8): 1230-1237.
WANG W Y, GAO X G, SI X L, et al. Effects of exogenous calcium on osmotic adjustment and peroxidation of *Calligonum mongolicum* membrane under salt stress[J]. Research of Environmental Sciences, 2017, 30(8): 1230-1237.

[25] SEIFIKALHOR M, ALINIAEIFARD S, SHOMALI A, et al. Calcium signaling and salt tolerance are diversely entwined in plants[J]. Plant Signaling & Behavior, 2019, 14(11): 1665455.

[26] 彭云玲, 保杰, 叶龙山, 等. NaCl 胁迫对不同耐盐性玉米自交系萌动种子 and 幼苗离子稳态的影响[J]. 生态学报, 2014, 34(24): 7320-7328.
PENG Y L, BAO J, YE L S, et al. Ion homeostasis in germinating seeds and seedlings of three maize inbred lines under salt stress[J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(24): 7320-7328.

[27] KAASHYAP M, FORD R, KUDAPA H, et al. Differential regulation of

genes involved in root morphogenesis and cell wall modification is associated with salinity tolerance in chickpea[J]. Scientific Reports, 2018, 8(1): 4855.

[28] MULAUDZI T, HENDRICKS K, MABIYA T, et al. Calcium improves germination and growth of *Sorghum bicolor* seedlings under salt stress[J]. Plants, 2020, 9(6): 730.

[29] MITCHELL J P, SHENNAN C, GRATTAN S R, et al. Tomato fruit yields and quality under water deficit and salinity[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 1991, 116(2): 215-221.

[30] MEHTA P, JAJOO A, MATHUR S, et al. Chlorophyll *a* fluorescence study revealing effects of high salt stress on Photosystem II in wheat leaves[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2010, 48(1): 16-20.

[31] MAGDY M, MANSOUR F, VAN HASSELT P R, et al. Plasma membrane lipid alterations induced by NaCl in winter wheat roots[J]. Physiologia Plantarum, 1994, 92(3): 473-478.

[32] 常青山, 张利霞, 杨伟, 等. 外源 NO 对 NaCl 胁迫下夏枯草幼苗抗氧化能力及光合特性的影响[J]. 草业学报, 2016, 25(7): 121-130.

CHANG Q S, ZHANG L X, YANG W, et al. Effects of exogenous nitric oxide on antioxidant activity and photosynthetic characteristics of *Prunella vulgaris* seedlings under NaCl stress[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2016, 25(7): 121-130.

[33] 宋珊珊, 杨方圆, 杨莎, 等. 钙离子对盐胁迫下花生根系发育的调控[J]. 植物生理学报, 2021, 57(7): 1547-1558.

SONG S S, YANG F Y, YANG S, et al. Regulation of calcium ion on root development of peanut under salt stress[J]. Plant Physiology Journal, 2021, 57(7): 1547-1558.

[34] 房有鑫. 氯盐融雪剂对桧柏生理生态特性的影响及黄腐酸钾对盐胁迫的缓解效应[D]. 泰安: 山东农业大学, 2022

FANG Y X. Effects of chloride deicing salt on physiological ecology characteristics of *Sabina chinensis* and relieving effect of fulvate acid potassium on salt stress[D]. Taian: Shandong Agricultural University, 2022.

[35] ZHU J K. Plant salt tolerance[J]. Trends in Plant Science, 2001, 6(2): 66-71.

[36] 王立红, 李星星, 孙影影, 等. 外源水杨酸对 NaCl 胁迫下棉花幼苗生长生理特性的影响[J]. 西北植物学报, 2017, 37(1): 154-162.

WANG L H, LI X X, SUN Y Y, et al. Effects of exogenous salicylic acid on the physiological characteristics and growth of cotton seedlings under NaCl stress[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2017, 37(1): 154-162.

(上接第 149 页)

[16] FENG D R, LI G Y, WANG D, et al. Evaluation of AquaCrop model performance under mulched drip irrigation for maize in Northeast China[J]. Agricultural Water Management, 2022, 261: 107372.

[17] 朱成立, 徐雨琳, 黄明逸, 等. 基于 AquaCrop 模型的冬小麦咸淡轮灌制度模拟与评价[J]. 农业机械学报, 2022, 53(4): 330-342.

ZHU C L, XU Y L, HUANG M Y, et al. Simulation and evaluation of cycle irrigation with brackish and fresh water for winter wheat based on AquaCrop model[J]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2022, 53(4): 330-342.

[18] 温鹏飞, 高晨凯, 郭锦英, 等. RCP 情景下基于 AquaCrop 模型的河南省夏玉米减产风险评估[J]. 玉米科学, 2023, 31(1): 88-97.

WEN P F, GAO C K, GUO J Y, et al. Yield reduction risk assessment of summer maize based on AquaCrop model under RCP scenarios in Henan Province[J]. Journal of Maize Sciences, 2023, 31(1): 88-97.

[19] 刘琦, 龚道枝, 郝卫平, 等. 利用 AquaCrop 模型模拟旱作覆膜春玉米耗水和产量[J]. 灌溉排水学报, 2015, 34(6): 54-61.

LIU Q, GONG D Z, HAO W P, et al. Simulating water use and yield of film mulched maize with AquaCrop model[J]. Journal of Irrigation and Drainage, 2015, 34(6): 54-61.

[20] 邵东国, 乐志华, 徐保利, 等. 基于 AquaCrop 模型的有机稻灌溉制度优化[J]. 农业工程学报, 2018, 34(19): 114-122.

SHAO D G, YUE Z H, XU B L, et al. Optimization of irrigation scheduling for organic rice based on AquaCrop[J]. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 2018, 34(19): 114-122.

[21] 邢会敏, 徐新刚, 冯海宽, 等. 基于 AquaCrop 模型的北京地区冬小麦水分利用效率[J]. 中国农业科学, 2016, 49(23): 4507-4519.

XING H M, XU X G, FENG H K, et al. Water use efficiency of winter wheat based on AquaCrop model in Beijing[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2016, 49(23): 4507-4519.

[22] 任晓红, 王会肖, 刘昌明, 等. 基于 AquaCrop 模型的阿勒泰地区春小麦节水潜力分析[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2022, 30(10): 1638-1648.

REN X H, WANG H X, LIU C M, et al. Water-saving potential analysis of spring wheat in Altay based on AquaCrop model[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2022, 30(10): 1638-1648.

[23] 陈超飞, 柳双环, 郭大辛, 等. 基于 AquaCrop 模型的夏玉米生长模拟及灌溉制度优化[J]. 干旱地区农业研究, 2019, 37(3): 72-82.

CHEN C F, LIU S H, GUO D X, et al. Growth simulation and optimization of irrigation scheme for summer maize using AquaCrop model[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2019, 37(3): 72-82.

[24] 陈杨, 徐孟泽, 王玉红, 等. 有效积温与不同供氮水平夏玉米干物质和氮素积累定量研究[J]. 中国农业科学, 2022, 55(15): 2973-2987.

CHEN Y, XU M Z, WANG Y H, et al. Quantitative study on effective accumulated temperature and dry matter and nitrogen accumulation of summer maize under different nitrogen supply levels[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2022, 55(15): 2973-2987.

[25] 倪玲, 冯浩, 任小川, 等. AquaCrop 作物模型在黄土塬区夏玉米生产中的适用性评价[J]. 干旱地区农业研究, 2015, 33(6): 40-45.

NI L, FENG H, REN X C, et al. Applicable evaluation of crop model AquaCrop for summer maize production in Loess Plateau Region[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2015, 33(6): 40-45.

[26] 孙哲, 栗晓玲. 基于 AquaCrop 的县域资源节水潜力研究——以高台县为例[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2021, 49(10): 145-154.

SUN Z, SU X L. Resource-based water-saving potential based on AquaCrop: a case study in Gaotaicounty[J]. Journal of Northwest A&F University(Natural Science Edition), 2021, 49(10): 145-154.

[27] ZHANG T, ZUO Q, MA N, et al. Optimizing relative root-zone water depletion thresholds to maximize yield and water productivity of winter wheat using AquaCrop[J]. Agricultural Water Management, 2023, 286: 108391.