

DOI: 10.11686/cyxb2024177

http://cyxb.magtech.com.cn

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.

GAO Shou-yu, LIU Wen-jing, LI Yu-ying, 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.

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

高守舆, 刘文静, 李钰莹*, 向清源, 许佳俊, 舒蕾淇, 李肇中

(山西农业大学草业学院, 山西 晋中 030801)

摘要: 土壤盐渍化是我国北方草业发展的重要限制因素之一, 开发抗盐碱能力强的乡土草种质资源, 是解决盐碱地资源化利用的有效手段。为探究苗期白羊草的抗盐机制及其耐盐阈值, 本研究以苗期‘太行’白羊草为材料, 设置9个NaCl浓度盐胁迫处理, 测定其株高、根长、地上部生物量等13个指标, 并利用主成分分析计算其耐盐阈值。结果表明, NaCl胁迫对白羊草地上部生长影响更大, 但地下部对Na⁺、K⁺的响应更为敏感。在胁迫时间和NaCl浓度两个维度上, 叶片中过氧化物酶和超氧化物歧化酶活性均呈先升后降的趋势, 并于210 mmol·L⁻¹ NaCl处理下的第8和10天分别达到最大值; 丙二醛、可溶性糖含量呈升高趋势; 叶绿素含量呈下降趋势。通过主成分分析选取分数集前二的指标(根长和干重)建立回归曲线, 经验证后发现地上部干重更适合作为评价耐盐阈值的指标, 得出白羊草的耐盐阈值为207.53 mmol·L⁻¹。本试验将为禾本科植物耐盐机制研究和后续探究白羊草抗盐机制研究的试验处理时间提供参考依据。

关键词: 白羊草; 耐盐阈值; 生理生化变化; 主成分分析

Physiological and biochemical responses of *Bothriochloa ischaemum* seedlings to salt stress at seedling stage and definition of salt tolerance threshold

GAO Shou-yu, LIU Wen-jing, LI Yu-ying*, XIANG Qing-yuan, XU Jia-jun, SHU Lei-qi, LI Zhao-zhong
College of Grassland Science, Shanxi Agricultural University, Jinzhong 030801, China

Abstract: Soil salinization is one of the important limiting factors restricting the development of the pastoral industry in northern China. Developing local grass germplasm resources with strong saline-alkali resistance is an effective means to overcome difficulties utilizing saline-alkali land. This study investigated the salt-tolerance mechanisms and salt-tolerance threshold of *Bothriochloa ischaemum* cv. ‘Taihang’ seedlings. Nine NaCl salt stress treatments were set up, and plant height, root length, aboveground biomass and other 13 other plant traits were measured. Salt-tolerance threshold was calculated by principal component analysis. The results showed that NaCl stress had a greater influence on the growth of the shoots of *B. ischaemum* seedlings, but the root system was more sensitive to Na⁺ and K⁺. With increase in both stress exposure time and NaCl concentration, the activities of peroxidase and superoxide dismutase in leaves initially increased and then decreased, and reached their maxima on the 8th and 10th day, respectively, in a treatment of 210 mmol·L⁻¹ NaCl. The contents of malondialdehyde and soluble sugar

收稿日期: 2024-05-14; 改回日期: 2024-06-20

基金项目: 山西省重点研发计划项目课题“白羊草等优良乡土禾草抗逆基因资源挖掘及创新利用(202102140601006-2)”和山西农业大学“十四五”生物育种工程项目“乡土草种质资源挖掘与新品种选育(YZGC134)”资助。

作者简介: 高守舆(2000—), 男, 内蒙古巴彦淖尔人, 在读硕士。E-mail: gaoshouyu2022@163.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: liyuy_ing@163.com

showed an upward trend over time, while chlorophyll content showed a downward trend. After principal component analysis (PCA), the first two sets of PC scores (root length and dry weight) were selected to establish regression relationship. From this evaluation it was found that the dry weight of aboveground parts was the most suitable criterion for evaluating salt tolerance, and the salt tolerance threshold of *B. ischaemum* seedlings was approximately $207.53 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$. This study provides preliminary insight about the salt tolerance mechanism of grasses and for planning of subsequent research on the impact of exposure duration and salt concentration on salt tolerance in *B. ischaemum*.

Key words: *Bothriochloa ischaemum*; salt tolerance threshold; physiological and biochemical changes; principal component analysis

盐分胁迫严重限制了世界各地植物生长,土壤盐碱化影响全球超过8亿 hm^2 的土地^[1]。由于全球气候变化以及管理不善,这一数字正在增加。暴露于盐分中的植物生长发育会变得缓慢,如老叶因盐分积累而减少向分生组织区域供应碳水化合物和生长激素,从而抑制植物的生长^[2]。植物在盐环境下主要遭受渗透胁迫、离子毒害,一些次级胁迫如氧化损伤,代谢紊乱与营养失衡等现象也会出现在盐环境下的植物体内^[3]。涉及植物生长发育的所有重要代谢进程,如光合作用、蛋白质合成、能量转换和离子平衡均会受到盐分影响。目前对植物耐盐机制的研究主要集中在渗透胁迫,而对盐胁迫下植物的响应机制研究相对较少^[4]。此外,盐分对植物的影响还受植物种类、基因型、生长年限及胁迫时间等多种因素影响。

我国北方草地面积广袤,自然资源丰富,实际载畜量占全国50%以上^[5]。北方农牧交错带因水分蒸降比大、地下水位高、盐分上移等诸多因素影响,导致土壤盐碱化的扩散^[6]。其作为我国草食家畜产品的主要生产基地,内部多数草种在高盐环境下常遭受盐分胁迫影响,土壤盐碱化已经成为限制牧草在北方种植生长的主要因素之一^[7]。盐碱地的综合开发与利用不仅需要推广耐盐碱的牧草,还需因地制宜发展地方草种。因此,探究本土牧草潜在的抗盐机制,明确先锋草种的耐盐阈值,利用育种技术提高先锋草种在我国农牧交错带的适应性,有助于提高饲草生产力和改良北方生态环境^[8]。

白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)为禾本科(Poaceae)孔颖草属多年生优质牧草,能丰富土壤养分和改善土壤结构,在草地生态治理、矿区修复等方面都具有重要意义^[9]。‘太行’白羊草(*B. ischaemum* cv. ‘Taihang’)是一种野生驯化、非转基因品种,适应性广,耐践踏且分蘖能力强^[10]。白羊草草地虽是山西省主要草地类型之一,但在土壤盐碱化影响下主要分布于山西省南部丘陵地区,这严重限制了白羊草的推广与利用。目前有关白羊草耐盐性研究发现NaCl胁迫会抑制白羊草生长发育^[11], $300 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl下种子萌发被完全抑制^[12]。但对白羊草耐盐阈值的界定及盐胁迫下生理生化变化尚未明确。本研究以9个浓度梯度NaCl作为盐处理,探究白羊草耐盐阈值和盐胁迫下生理生化变化,为后续探究白羊草耐盐机制和其在北方农牧交错带地区土地推广应用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

2022年山西农业大学草业学院试验站(112.58°E, 37.41°N)采收的‘太行’白羊草种子,放入 $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$ 冰箱中保存。

1.2 盐胁迫处理

2023年5月将白羊草种子经70%无水乙醇浸泡30s消毒,再用蒸馏水清洗后,在山西农业大学日光温室中进行盆栽试验。使用上口内径20cm、高20cm塑料盆,打孔并用纱布覆于盆底。盆中装入清洗干净的沙子后,每盆播撒100粒种子,并在其上覆盖1~2mm细沙。待种子出苗后每2d用1/2Hoagland营养液浇灌,每次浇营养液时,从盆顶端浇入,直至营养液能从育苗钵底部流出为止^[13]。待到苗长至20cm后,剪除长势差距过大植株,使供试植物保持长势均一。待幼苗适应生长5d后开始进行盐胁迫试验。NaCl浓度梯度为0(CK)、30、60、90、120、

150、180、210、240、270 mmol·L⁻¹。各处理随机区组排列,每个处理设置5个重复。每隔2 d浇灌1/2Hoagland营养液和NaCl混合液,使混合液从盆底渗出,用以替换积余盐。于NaCl胁迫的2,4,6,8,10,12和14 d晚7点取植株倒2叶4 g样品液氮速冻后置于-80 °C冰箱中,用于指标测定。

1.3 测定指标

1.3.1 生长指标 盐处理14 d后,随机选取10株长势一致的白羊草,用去离子水清洗干净并用吸水滤纸吸取残留水分。用卷尺测定株高和根长后,剪取地上部、地下部并分别装入烘干后牛皮纸袋中。烘箱105 °C杀青30 min后65 °C烘干至恒重,并称重计算根冠比。

1.3.2 Na⁺、K⁺含量 利用火焰分光光度计(FP6410,海仪电分析仪器有限公司)测量白羊草地上部和地下部Na⁺、K⁺含量^[14]。

1.3.3 生理生化指标 采用乙醇浸泡法测定叶绿素含量^[15],采用蒽酮法测定可溶性糖(soluble sugar)含量^[15]。称取白羊草叶片0.05 g加入磷酸缓冲液及少量石英砂,研磨后于4 °C 12000 r·min⁻¹冷冻离心20 min,4 °C下保存。超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)活性采用氮蓝四唑(nitro-blue tetrazolium, NBT)法^[15]测定;过氧化物酶(peroxidase, POD)活性采用愈创木酚法^[15]测定;丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量采用硫代巴比妥酸(thiobarbituric acid, TBA)法^[15]测定。

1.3.4 耐盐阈值及指标增长率 以盐浓度为自变量(x),主成分分析中权重较大指标(该项指标为盐处理14 d数据)为因变量(y)绘制回归曲线图,以 y 下降50%时的盐浓度作为该植物的耐盐阈值^[16-17]。

相对值计算公式:处理组/对照组×100%。

在本研究中,为进一步验证盐胁迫下白羊草耐盐阈值,引入指标增长率^[18]。

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 数据处理与统计分析

使用Excel进行数据统计;使用SPSS 26.0软件进行方差分析和主成分分析(principal component analysis, PCA)(利用盐胁迫14 d后的测定结果);使用Origin 2021进行绘图。

2 结果与分析

2.1 盐胁迫对白羊草生长的影响

NaCl胁迫会抑制白羊草生长发育。与对照组相比(表1和图1),白羊草株高和根长分别于NaCl浓度为60和30 mmol·L⁻¹处理组显著下降($P<0.05$),根冠比在270 mmol·L⁻¹处理组显著上升($P<0.05$);地上部、地下部干重均于30 mmol·L⁻¹处理组显著下降($P<0.05$)。与对照组相比,270 mmol·L⁻¹处理下株高和根长分别降低35.86%,52.76%,地上部和地下部干重分别降低68.71%,65.21%。

2.2 白羊草离子浓度对NaCl胁迫的响应

NaCl胁迫14 d后,白羊草体内K⁺含量随着盐浓度的升高而下降,Na⁺和Na⁺/K⁺随盐浓度的升高而升高(图2)。与对照组相比,地上部和地下部Na⁺均于30 mmol·L⁻¹处理组显著升高($P<0.05$);地上部和地下部K⁺分别于60和30 mmol·L⁻¹处理组显著下降($P<0.05$);地上部和地下部Na⁺/K⁺分别于90和60

表1 NaCl胁迫对白羊草生长的影响

Table 1 Effects of NaCl stress on the growth of *B. ischaemum*

NaCl浓度 NaCl concentra- tion (mmol·L ⁻¹)	株高 Plant height (cm)	根长 Root length (cm)	根冠比 Root-crown ra- tio (%)
0(CK)	48.46±0.88a	18.10±0.64a	10.43±0.64cd
30	45.66±0.64ab	16.23±0.23b	10.75±0.23cd
60	43.06±0.48b	16.65±0.73ab	10.75±0.38cd
90	42.30±1.79b	16.58±0.17ab	11.15±0.32cd
120	36.75±0.32c	14.88±0.23bc	10.15±0.49d
150	36.24±0.64c	13.68±0.22cd	10.83±0.67cd
180	35.60±0.57c	13.20±0.11cde	11.83±1.47bcd
210	35.28±1.09c	12.95±0.38de	12.88±1.17abc
240	33.94±0.98cd	11.55±0.68e	13.75±0.80ab
270	31.08±0.47d	8.55±0.34f	14.90±0.54a

注:同列不同字母表示处理间差异显著($P<0.05$),下同。

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

mmol·L⁻¹处理组显著升高($P<0.05$)。与对照组相比,270 mmol·L⁻¹处理下白羊草地上部和地下部Na⁺含量分别增加4.03和3.76倍;地上部和地下部K⁺含量分别下降1.79和1.85倍;地上部和地下部Na⁺/K⁺分别增加7.75和6.96倍。

2.3 白羊草叶绿素含量对NaCl胁迫的响应

随NaCl胁迫时间延长和浓度升高,9个处理组中白羊草叶片叶绿素含量总体呈下降趋势(图3)。与对照组相比,胁迫2 d、210 mmol·L⁻¹处理组叶绿素含量显著下降($P<0.05$);胁迫14 d、270 mmol·L⁻¹处理下叶绿素含量下降了60.04%。胁迫6 d前,叶绿素含量呈先下降后升高趋势;胁迫6 d后,叶绿素含量呈下降趋势。

2.4 丙二醛和可溶性糖含量对NaCl胁迫的响应

随胁迫时间延长和浓度升高,9个处理组中可溶性糖含量升高(图4)。并于胁迫14 d、270 mmol·L⁻¹时达最大值,为同天对照组的5.00倍。与对照组相比,胁迫2 d、NaCl浓度为240 mmol·L⁻¹时可溶性糖含量显著升高($P<0.05$);胁迫14 d、NaCl浓度 ≤ 90 mmol·L⁻¹时可溶性糖含量与对照组差异显著。

随胁迫时间延长和浓度升高,9个处理组中MDA含量升高(图4)。胁迫4 d、NaCl为210 mmol·L⁻¹时,MDA含量显著高于对照组($P<0.05$)。低浓度(NaCl ≤ 90 mmol·L⁻¹)时各处理组MDA含量随时间延长变化不显著。

2.5 抗氧化酶活性对NaCl胁迫的响应

随胁迫时间延长和浓度升高,9个处理组中POD活性呈先升高后下降的趋势(图5)。与对照组相比,胁迫2 d、NaCl浓度为60 mmol·L⁻¹时POD活性显著($P<0.05$)升高。胁迫6 d时各处理组POD活性均显著高于对照组($P<0.05$);胁迫8 d时,处理组POD活性均达到峰值。胁迫14 d、NaCl浓度为270 mmol·L⁻¹时,与同天对照组无显著差异,此时白羊草遭受不可逆损害。

随胁迫时间延长和浓度升高,9个处理组中SOD活性呈先升高后下降的趋势(图5)。与对照组相比,胁迫2 d、NaCl浓度为150 mmol·L⁻¹时SOD活性显著升高($P<0.05$)。胁迫8 d时各处理组SOD活性均显著高于对照组($P<0.05$)。NaCl浓度 >120 mmol·L⁻¹的处理组SOD活性于10 d达到峰值,NaCl浓度 ≤ 120 mmol·L⁻¹处理组SOD活性于12 d时到达峰值。

2.6 各测试指标的主成分分析及耐盐阈值的计算和验证

白羊草耐盐性是不同组织、多种性状协调后的综合表现,单项指标不能精准地代表其耐盐性。因此对白羊草

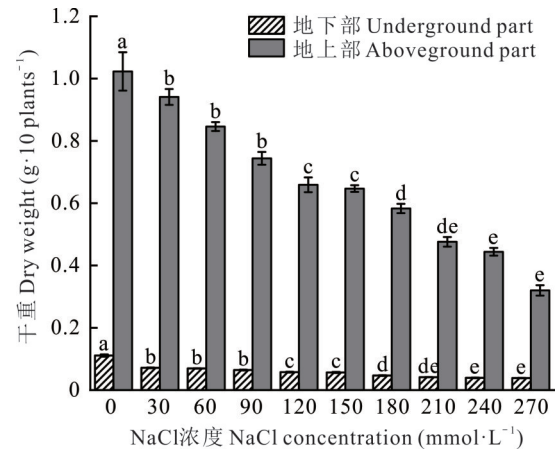


图1 NaCl胁迫下白羊草生物量

Fig. 1 Biomass of *B. ischaemum* 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 indicated significant difference under different salt concentrations ($P<0.05$) in the same part, the same below.

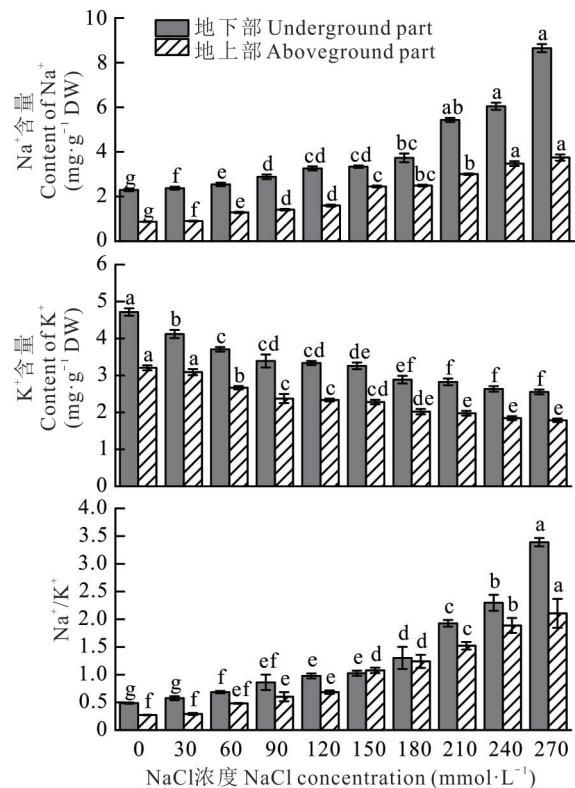


图2 NaCl胁迫对白羊草全株Na⁺、K⁺含量和Na⁺/K⁺的影响

Fig. 2 Effects of NaCl stress on Na⁺, K⁺ contents and Na⁺/K⁺ in whole plant of *B. ischaemum*

9项指标进行主成分分析(图6)。PC1方差贡献率为88.5%。PC1代表植株生长受盐害程度,与株高、根长、地上部干重、地下部干重、叶绿素含量有关。PC2方差贡献率为7.4%。PC2与POD活性、SOD活性、丙二醛含量、可溶性糖含量相关。

将各指标归一化处理并计算权重,影响顺序依次为:根长>地上部干重>可溶性糖含量>SOD活性>株高>MDA含量>地下部干重>叶绿素含量>POD活性(表2)。参考PCA分析结果,以权重前二指标建立回归曲线方程(图7),基于根长和地上部干重所界定的耐盐阈值分别为279.14和207.53 mmol·L⁻¹。

为进一步确定界定耐盐阈值的指标,采用与植物耐盐阈值密切相关的Na⁺/K⁺验证耐盐阈值(图8)。当NaCl浓度≥210 mmol·L⁻¹时,地上部Na⁺/K⁺和地下部Na⁺/K⁺增长率均高于趋势线,这表明,此浓度范围内,Na⁺会对白羊草造成更为剧烈的损害。且此浓度与以地上部干重所界定的耐盐阈值较为吻合,故认为白羊草耐盐阈值为207.53 mmol·L⁻¹。

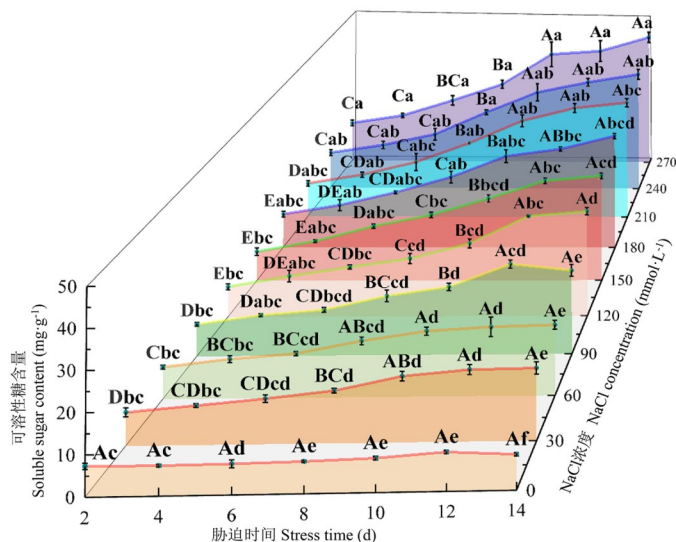


图4 丙二醛和可溶性糖含量对NaCl胁迫的响应

Fig. 4 Response of malondialdehyde and soluble sugar content to NaCl stress

3 讨论

3.1 NaCl处理对白羊草生长的影响

植物最敏感时期为幼苗期,此阶段盐分对其组织和器官等的形态建成具有普遍且显著的影响,更适合探究植物耐盐性^[19]。植物的生长特征能够较为全面地体现其在逆境的下生存能力。本研究发现,随NaCl浓度升高,白羊草生长遭受明显抑制。这与前人对苗期的糜子(*Panicum miliaceum*)^[20]、高粱(*Sorghum bicolor*)^[21]的研究结果一致。这是由于高盐环境产生离子毒害,进而引起一系列次级胁迫,严重抑制了植物的正常生长发育^[3]。

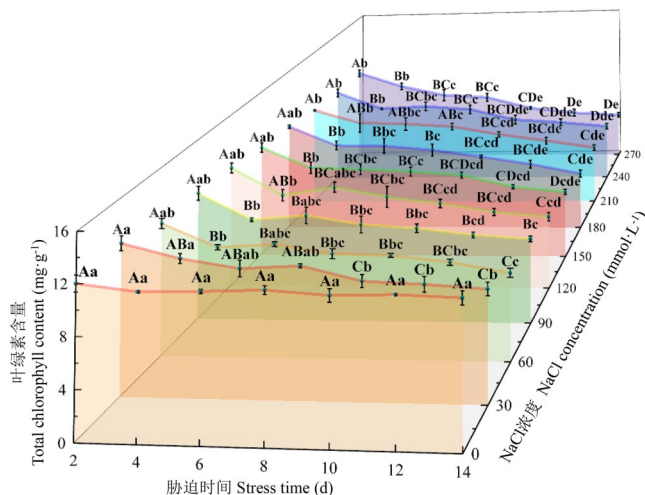
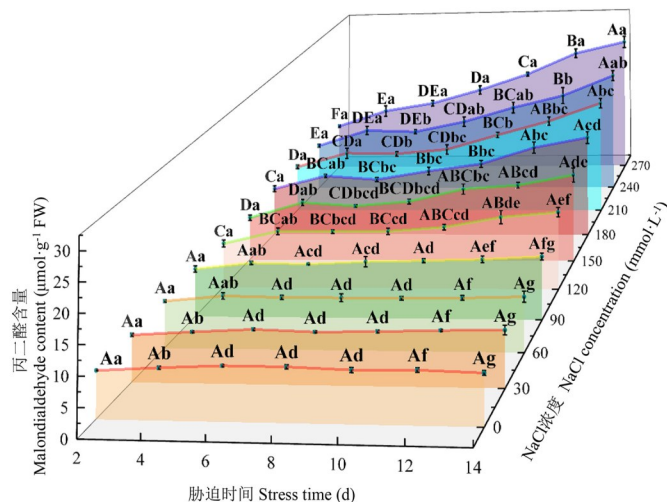


图3 NaCl胁迫对白羊草叶绿素含量的影响

Fig. 3 Effects of NaCl stress on chlorophyll content of *B. ischaemum*

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



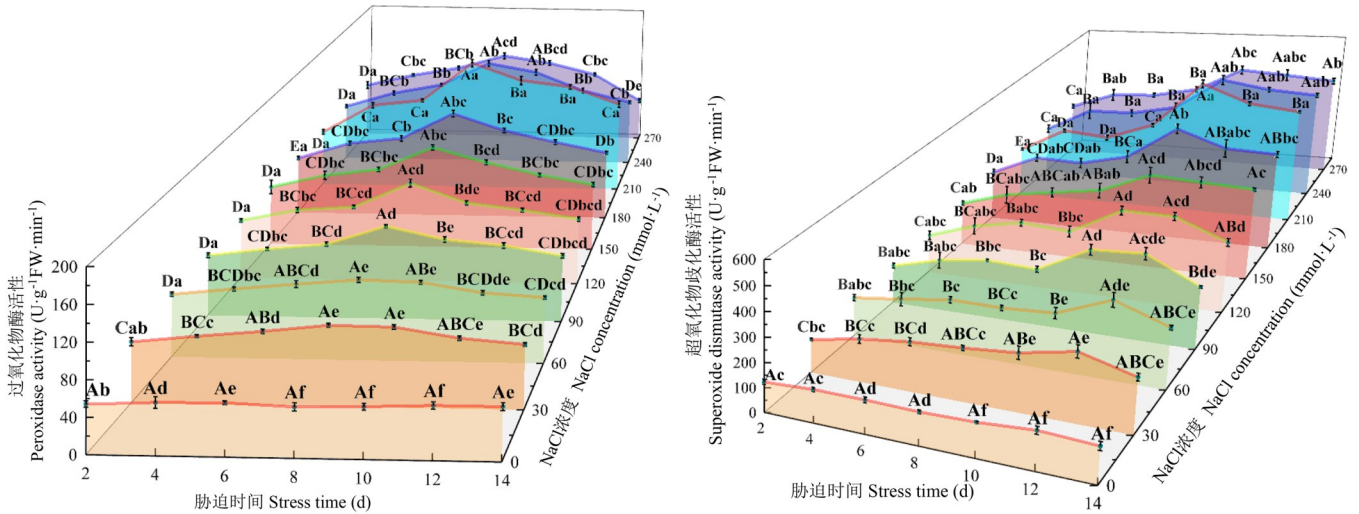


图 5 抗氧化酶活性对 NaCl 胁迫的响应
Fig. 5 Response of antioxidant enzyme activity to NaCl stress

根冠比能够反映植物在逆境中的分配策略^[22]。本研究中,与对照组相比 NaCl 胁迫下白羊草根冠比升高。与前人对小黑麦(*Triticale*)^[23],老芒麦(*Elymus sibiricus*)^[24]研究结果一致。这表明盐胁迫下白羊草可能通过增加根系生物量使有毒离子在根中留存和增强营养物质的获取^[25-26]。而在耐盐性较强的无芒雀麦(*Bromus inermis*)^[27]、羊草(*Leymus chinensis*)^[28]中出现盐胁迫使植物根冠比下降的现象,这可能是由于不同植物对盐分的抵御机制不同,这些植物更倾向于将生长资源优先分配给地上部,减少向敏盐根系的资源输送。

3.2 NaCl 处理对白羊草体内离子含量的影响

K⁺能够调节植物体内的渗透压和激活酶的活性^[29]。高盐土地中 Na⁺与 K⁺会共同竞争活性位点,进而导致植

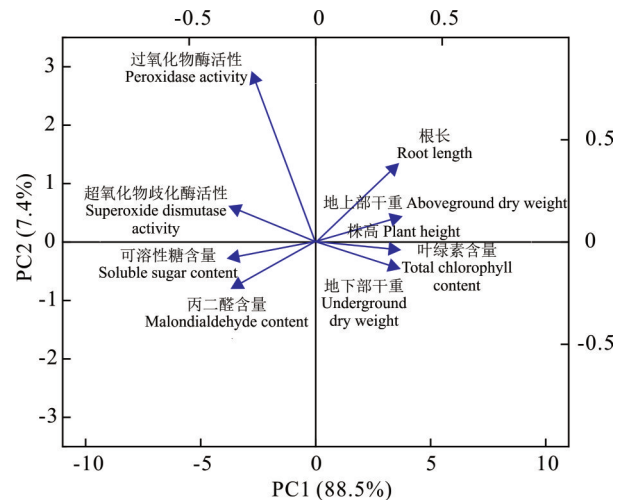


图 6 NaCl 胁迫下各指标主成分分析
Fig. 6 Principal component analysis of each index under NaCl stress

表 2 盐胁迫下白羊草叶片各指标的的成分载荷矩阵、特征向量和权重分析

Table 2 Component load matrix, eigenvector and weight analysis of each index of *B. ischaemum* leaves 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
	特征向量 Eigenvectors	载荷 Loading matrix (x)	特征向量 Eigenvectors	载荷 Loading matrix (x)		
	株高 Plant height	0.347	0.979	0.133		
根长 Root length	0.331	0.934	0.394	0.106	11.49	1
地上部干重 Aboveground dry weight	0.349	0.984	0.130	0.109	11.35	2
地下部干重 Underground dry weight	0.338	0.953	-0.128	0.147	11.00	7
叶绿素含量 Total chlorophyll content	0.337	0.952	-0.035	-0.105	10.74	8
超氧化物歧化酶活性 Superoxide dismutase activity	-0.343	-0.969	0.180	-0.188	11.31	4
过氧化物酶活性 Peroxidase activity	-0.254	-0.715	0.837	-0.028	10.22	9
丙二醛含量 Malondialdehyde content	-0.338	-0.953	-0.230	0.322	11.26	6
可溶性糖含量 Soluble sugar content	-0.352	-0.994	-0.084	0.684	11.34	3

物对 K^+ 吸收减少^[30]。因此,任何减少 Na^+ 积累机制的都对植物抵御盐胁迫大有裨益^[31]。本研究中,与地下部相比,白羊草地上部 Na^+ 含量与 Na^+/K^+ 增加幅度较小,与前人对羊草的报道一致^[32]。维持地上部 Na^+/K^+ 是植物耐盐的重要机制之一,白羊草也有这样的抗盐机制^[33]。低 $NaCl$ 浓度下,白羊草根部仍能在盐环境下正常发育。但当 $NaCl$ 浓度 $\geq 210\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, Na^+ 过量进入根细胞,导致根细胞膜受损^[34]。白羊草幼苗对盐胁迫的离子响应机理仍需进一步研究。

3.3 $NaCl$ 胁迫下白羊草叶片的生理生化变化

叶绿素含量能代表植物净光合速率和水分利用效率,其含量变化能体现出幼苗遭受盐害程度,可用于衡量植物耐盐性^[35-36]。本研究中,白羊草叶绿素含量在短期低 $NaCl$ 浓度胁迫下呈先下降后升高再下降的波动变化趋势,在高 $NaCl$ 浓度下呈下降趋势。这与前人对燕麦(*Avena sativa*)^[37]、小麦(*Triticum aestivum*)^[38]的研究结果一致。这表明白羊草能够通过自身代谢调控,如通过合成可溶性糖促进叶绿素的积累,缓减短期低浓度 $NaCl$ 胁迫所带来的生理干扰^[22]。但在持续高浓度 $NaCl$ 胁迫下,植物叶片中过量 Na^+ 积累导致叶绿素降解酶活性增强,加速叶绿素分解,导致植物叶绿素含量降低^[39-40]。

植物体内各类抗氧化酶活性对植物生长发育具有重要意义,其主要体现为活性氧(reactive oxygen species, ROS)清除系统的协同性,维持自由基平衡,缓解活性氧对植物的伤害^[41]。本研究中,MDA含量呈升高趋势,这可能是因为ROS使膜脂过氧化产生大量MDA^[42]。为缓解ROS带来的损害,植物体内一系列抗氧化酶协同工作,如SOD催化 O_2^- 转化为 H_2O_2 ,POD将低毒的 H_2O_2 转化为 H_2O ^[43]。白羊草叶片SOD、POD活性随胁迫时间延长和 $NaCl$ 浓度升高呈先升高后下降的趋势,并分别于10和8d达到峰值。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13d达到峰值,POD活性则在胁迫10d达到峰值^[44]。而耐盐碱性较强的‘金棚朝冠’番茄(*Solanum lycopersicum*)叶片中SOD和POD活性均在胁迫6d达到最高值;耐盐碱性较弱的‘中杂9号’中SOD活性在胁迫6d达到最高值,POD活性则在胁迫4d达到最高值^[45]。盐胁迫下,维持抗氧化酶长时间、高水平的活性是增强植物耐盐性的重要途径之一^[46]。本研究中,POD活性下降可能是限制白羊草耐盐性的关键因素之一。POD活性下降后,由于缺乏有效转化途径,白羊草体内 H_2O_2 开始过量积累,植物细胞膜透性增大。在此条件下,随盐胁迫时间延长,植物体内离子平衡被打破,进而导致SOD活性下降,抗氧化酶协同工作进程被破坏,植物遭受不可逆损害^[3]。

可溶性糖能为植物体内的基础代谢提供能量,植物在遭受胁迫后,可溶性糖含量的变化能够在一定程度上反映植株整体的代谢情况^[47]。本研究中, $NaCl$ 胁迫下白羊草叶片可溶性糖含量随时间增加呈升高趋势。前人在梯牧草(*Phleum pratense*)^[48]中有相同发现。这可能是由于 $NaCl$ 环境对白羊草幼苗造成了损害,白羊草需持续合成渗透调节物质用以维持膨压、降低渗透势,这种渗透调节策略可能是白羊草在盐环境中重要的生理调节机制。而燕麦在 $NaCl$ 胁迫下,体内可溶性糖含量呈先升高后降低的趋势,且耐盐燕麦的可溶性糖含量下降时间晚于敏盐

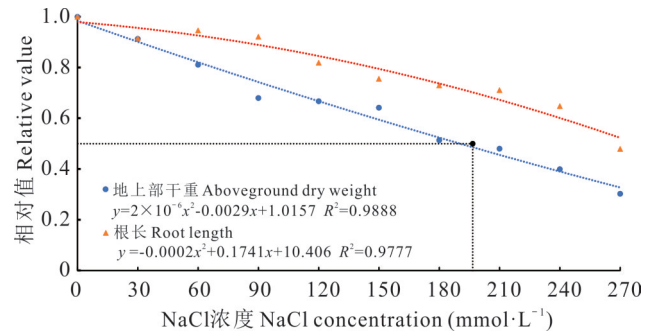


图7 白羊草耐盐阈值计算

Fig. 7 Calculation of salt tolerance threshold of *B. ischaemum*

虚线为白羊草耐盐阈值。The dotted line in the figure is the salt tolerance threshold of *B. ischaemum*.

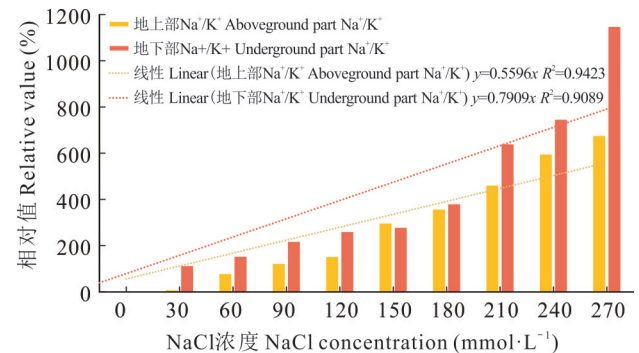


图8 $NaCl$ 胁迫对白羊草地上部和地下部 Na^+/K^+ 增长率的影响

Fig. 8 Effects of $NaCl$ stress on Na^+/K^+ growth rate in aboveground part and underground part of *B. ischaemum*

品种^[49],本研究结果与其不一致。这表明,植物耐盐性与抗逆性物质含量呈正相关关系,含量越高,调控时间越长,植物耐盐性越强^[50]。

3.4 基于主成分分析确定评价植物耐盐阈值指标

盐胁迫较弱时,植物会通过对自身形态和生理特征的调节来适应盐分变化,当盐浓度超过自身的耐盐阈值时,植物将出现不可逆的损伤甚至死亡^[51]。目前植物耐盐阈值的界定由于植物品种和试验方法的不同,其结果也不尽相同。主成分分析法可降低指标间信息的重叠,能够客观全面地评价植物耐盐性。胁迫短期的 Na^+/K^+ 不适用于加入主成分分析中,但其与植物耐盐阈值密切相关,故可用作耐盐阈值指标的验证^[52]。使用主成分分析选取地上部干重计算耐盐阈值指标,回归计算并经验证后得出白羊草耐盐阈值为 $207.53 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 。前人在糜子^[53]、人工合成六倍体小麦($2n=6x=42$; AABBDD)^[54]等植物中发现地上部干重或可成为评价植物耐盐性的关键指标。也有研究发现株高和SOD活性等指标也可作为植物耐盐阈值的确定指标^[55-56]。但在本研究中,这些指标在主成分分析中权重较低,故不适于用作白羊草耐盐阈值界定。胁迫10 d后, NaCl 浓度 $\geq 210 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,SOD和POD活性急剧下降,进一步证明 $207.53 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 为白羊草耐盐阈值。前人研究发现耐盐性较强的苗期湖南稗子(*Echinochloa frumentacea*)^[57]和巨菌草(*Pennisetum giganteum*)^[50]对 NaCl 的耐盐阈值分别为 495.33 和 $500.00 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$,均高于白羊草。耐盐性较差的植物有较低的耐盐阈值^[58],与湖南稗子和巨菌草相比,白羊草对 NaCl 耐受性较差。

4 结论

本试验条件下, $210 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl 处理的叶片第8天的POD活性和第10天的SOD活性可作为探究白羊草抗盐机制研究的试验处理时间。选取地上部干重计算耐盐阈值,回归曲线得出苗期白羊草耐盐阈值为 $207.53 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 。

参考文献 References:

- [1] Che-Othman M H, Millar A H, Taylor N L. Connecting salt stress signalling pathways with salinity-induced changes in mitochondrial metabolic processes in C_3 plants. *Plant, Cell & Environment*, 2017, 40(12): 2875–2905.
- [2] Zhu J K. Plant salt tolerance. *Trends in Plant Science*, 2001, 6(2): 66–71.
- [3] Gong Z, Xiong L, Shi H, *et al.* Plant abiotic stress response and nutrient use efficiency. *Science China Life Sciences*, 2020, 63(5): 635–674.
- [4] Wu W T. Physiological response and transcriptome analysis of tomato to salt stress. Yantai: Ludong University, 2022. 吴雯婷. 番茄对盐胁迫的生理响应及转录组分析. 烟台: 鲁东大学, 2022.
- [5] Shen H H, Zhu Y K, Zhao X, *et al.* Analysis of current grassland resources in China. *Chinese Science Bulletin*, 2016, 61(2): 139–154. 沈海花, 朱言坤, 赵霞, 等. 中国草地资源的现状分析. *科学通报*, 2016, 61(2): 139–154.
- [6] Wang X, Fan L Q, Zhang Y H, *et al.* Effects of afforestation trees on soil water-salt distribution in saline-alkali soil of Ningxia. *Soils*, 2023, 55(1): 211–217. 王旭, 樊丽琴, 张永宏, 等. 造林树木对宁夏盐碱土水盐分布的影响. *土壤*, 2023, 55(1): 211–217.
- [7] Munns R, Tester M. Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59: 651–681.
- [8] Chen X, Ding Y, Yang Y, *et al.* Protein kinases in plant responses to drought, salt, and cold stress. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2021, 63(1): 53–78.
- [9] Jia T, Yao Y S, Guo T Y. Characteristics of arbuscular mycorrhizal fungi communities in rhizosphere soil at different growth stages of *Bothriochloa ischaemum* in copper tailings. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(13): 4651–4658. 贾彤, 姚玉珊, 郭婷艳. 铜尾矿白羊草各生长阶段根际土壤丛枝菌根真菌群落特征. *生态学报*, 2020, 40(13): 4651–4658.
- [10] Gao S Y, Li Y Y, Yang Z Q, *et al.* Codon usage bias analysis of the chloroplast genome of *Bothriochloa ischaemum*. *Acta Prataculturae Sinica*, 2023, 32(7): 85–95. 高守舆, 李钰莹, 杨志青, 等. 白羊草叶绿体基因组密码子使用偏好性分析. *草业学报*, 2023, 32(7): 85–95.
- [11] Liu W J, Yang Z Q, Li Y Y, *et al.* Effects of salt stress on the growth of *Bothriochloa ischaemum* and its physiological

- response. *Pratacultural Science*, 2023, 40(10): 2651–2658.
- 刘文静, 杨志青, 李钰莹, 等. 盐胁迫对‘太行’白羊草生长与生理特性的影响. *草业科学*, 2023, 40(10): 2651–2658.
- [12] Wu L G, Fang Z H, Dong K H. Effects of NaCl and Na₂SO₄ stress on seeds germination of *Bothriochloa ischaemum*. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2011, 39(10): 1115–1118.
- 武路广, 方志红, 董宽虎. NaCl和Na₂SO₄胁迫对白羊草种子萌发的影响. *山西农业科学*, 2011, 39(10): 1115–1118.
- [13] Xiao G Z, Teng K, Li L J, *et al.* Antioxidant enzyme activity and gene expression in creeping bentgrass under salt stress. *Acta Prataculturae Sinica*, 2016, 25(9): 74–82.
- 肖国增, 滕珂, 李林洁, 等. 盐胁迫下匍匐翦股颖抗氧化酶活性及基因表达机制研究. *草业学报*, 2016, 25(9): 74–82.
- [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] 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.
- [17] 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.
- [18] 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 Sinicae*, 2021, 57(4): 43–53.
- 赵秀婷, 王延双, 段劫, 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.
- [19] Gouia H, Ghorbal M H, Touraine B. Effects of NaCl on flows of N and mineral ions and on NO₃⁻ reduction rate within whole plants of salt-sensitive bean and salt-tolerant cotton. *Plant Physiology*, 1994, 105(4): 1409–1418.
- [20] Yuan Y H. Study on physiological response and adaptive mechanism of broom corn 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.
- [21] 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.
- [22] Guo W T, Wang G H, Gou Q Q. Effects of sodium salt stress on seed germination and seedling growth of three Chenopodiaceae annuals. *Acta Prataculturae Sinica*, 2023, 32(2): 128–141.
- 郭文婷, 王国华, 侯倩倩. 钠盐胁迫对藜科一年生草本植物种子萌发和幼苗生长的影响. *草业学报*, 2023, 32(2): 128–141.
- [23] 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.
- [24] 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.
- [25] Cassaniti C, Romano D, Flowers T J. The response of ornamental plants to saline irrigation water. *Irrigation-water Management, Pollution and Alternative Strategies*, 2012, 131: 158.
- [26] Cassaniti C, Leonardi C, Flowers T J. The effects of sodium chloride on ornamental shrubs. *Scientia Horticulturae*, 2009, 122(4): 586–593.
- [27] 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.
- [28] Liu B, Kang C, Wang X, *et al.* Physiological and morphological responses of *Leymus chinensis* to saline-alkali stress. *Grassland Science*, 2015, 61(4): 217–226.

- [29] Renault S, Croser C, Franklin J A, *et al.* Effects of NaCl and Na₂SO₄ on red-osier dogwood (*Cornus stolonifera* Michx) seedlings. *Plant and Soil*, 2001, 233(2): 261–268.
- [30] Ashraf M, Ahmad R, Bhatti A S, *et al.* Amelioration of salt stress in sugarcane (*Saccharum officinarum* L.) by supplying potassium and silicon in hydroponics. *Pedosphere*, 2010, 20(2): 153–162.
- [31] Puyang X H, An M, Han L B, *et al.* Protective effect of spermidine on salt stress induced oxidative damage in two Kentucky bluegrass (*Poa pratensis* L.) cultivars. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2015, 117: 96–106.
- [32] Li X Y, Lin J X, Li X J, *et al.* Growth adaptation and Na⁺ and K⁺ metabolic response of *Leymus chinensis* to saline-alkali stress at seedling stage. *Acta Prataculturae Sinica*, 2013, 22(1): 201–209.
李晓宇, 蔺吉祥, 李秀军, 等. 羊草苗期对盐碱胁迫的生长适应及Na⁺、K⁺代谢响应. *草业学报*, 2013, 22(1): 201–209.
- [33] Wang X T. Physiological response of *Chenopodium album* L. to different concentrations of NaHCO₃ stress. Changchun: Northeast Normal University, 2020.
王献田. 藜对不同浓度NaHCO₃胁迫的生理反应. 长春: 东北师范大学, 2020.
- [34] Tepe H D, Aydemir T. Protective effects of Ca²⁺ against NaCl induced salt stress in two lentil (*Lens culinaris*) cultivars. *African Journal of Agricultural Research*, 2015, 10(23): 2389–2398.
- [35] Zhao Y X, Zhang F L, Hao L Z, *et al.* Effect of NaCl stress on root characters and inorganic ion contents of *Allium mongolicum* regel. *Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition)*, 2020, 48(3): 115–121.
赵映雪, 张凤兰, 郝丽珍, 等. NaCl胁迫对沙葱苗期根系特征及无机离子含量的影响. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2020, 48(3): 115–121.
- [36] Alam H, Khattak J Z K, Ksiksi T S, *et al.* Negative impact of long-term exposure of salinity and drought stress on native *Tetraena mandavillei* L. *Physiologia Plantarum*, 2021, 172(2): 1336–1351.
- [37] Jiang Y, Zhou M, Wu Y, *et al.* Evaluation of 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.
- [38] 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, 焦滨, 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.
- [39] Ashraf M, Harris P J C. Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plant. *Plant Science*, 2004, 166(1): 3–16.
- [40] 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.
- [41] Zou P, Yang X, Yuan Y, *et al.* Purification and characterization of a fucoidan from the brown algae *Macrocystis pyrifera* and the activity of enhancing salt-stress tolerance of wheat seedlings. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2021, 180: 547–558.
- [42] Lin D D, Zhao G Q, Ju Z L, *et al.* Comprehensive evaluation of drought resistance of 15 oat varieties at the seedling stage. *Acta Prataculturae Sinica*, 2021, 30(11): 108–121.
蔺豆豆, 赵桂琴, 琚泽亮, 等. 15份燕麦材料苗期抗旱性综合评价. *草业学报*, 2021, 30(11): 108–121.
- [43] Fazeli F, Ghorbanli M, Niknam V. Effect of drought on biomass, protein content, lipid peroxidation and antioxidant enzymes in two sesame cultivars. *Biologia Plantarum*, 2007, 51(7): 98–103.
- [44] 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.
- [45] Zhang Y. Alleviative effects and its mechanism of exogenous spermidine on tomato seedlings under salinity-alkalinity mixed stress. Yangling: Northwest A & F University, 2013.
张毅. 亚精胺对番茄幼苗盐碱胁迫的缓解效应及其调控机理. 杨凌: 西北农林科技大学, 2013.
- [46] Sui L, Yi J N, Wang K C, *et al.* Effects of different forms and ratios of nitrogen on physiological characteristics of *Perilla frutescens* (L.) Britt under salt stress. *Chinese Journal of Ecology*, 2018, 37(11): 3277–3283.
隋利, 易家宁, 王康才, 等. 不同氮素形态及其配比对盐胁迫下紫苏生理特性的影响. *生态学杂志*, 2018, 37(11): 3277–3283.
- [47] 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.
- [48] 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.
- [49] 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.
- [50] Hayat K, Zhou Y, Menhas S, *et al.* *Pennisetum giganteum*: An emerging salt accumulating/tolerant non-conventional crop for sustainable saline agriculture and simultaneous phytoremediation. *Environmental Pollution*, 2020, 265: 114876.
- [51] Xue L, Li X, Yan Z, *et al.* Native and non-native halophytes resiliency against sea-level rise and saltwater intrusion. *Hydrobiologia*, 2018, 806(1): 47–65.
- [52] Lupo Y, Schlisser A, Dong S, *et al.* Root system response to salt stress in grapevines (*Vitis* spp.): a link between root structure and salt exclusion. *Plant Science*, 2022, 325: 111460.
- [53] 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.
- [54] 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.
- [55] 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 Prataculturæ 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.
- [56] 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胁迫对亚柄茎草形态和相关生理指标的影响. *草业科学*, 2022, 39(3): 529–537.
- [57] Lan Y. Physiological responses of three *Echinochloa* forages to saline-alkaline stress and comprehensive evaluation for their saline-alkaline tolerance. Yinchuan: Ningxia University, 2022.
兰艳. 三种稗属牧草种子萌发和幼苗对盐碱胁迫的生理响应及耐性评估. 银川: 宁夏大学, 2022.
- [58] Shaheen S, Naseer S, Ashraf M, *et al.* Salt stress affects water relations, photosynthesis, and oxidative defense mechanisms in *Solanum melongena* L. *Journal of Plant Interactions*, 2013, 8(1): 85–96.