

DOI: 10.11686/cyxb2024287

http://cyxb.magtech.com.cn

张晴晴, 马兴羽, 鲁艳, 等. 沙化盐渍土地不同生长时期油莎豆的耐盐性差异研究. 草业学报, 2025, 34(6): 168—180.

ZHANG Qing-qing, MA Xing-yu, LU Yan, *et al.* A study of salt tolerance differences in *Cyperus esculentus* at different growth stages in a sandy saline soil. Acta Prataculturae Sinica, 2025, 34(6): 168—180.

## 沙化盐渍土地不同生长时期油莎豆的耐盐性差异研究

张晴晴<sup>1,2,3,4\*\*</sup>, 马兴羽<sup>1,2,3,4\*\*</sup>, 鲁艳<sup>1,2,3</sup>, 赵广兴<sup>1,2,3,4</sup>, 曾凡江<sup>1,2,3\*</sup>, 黄彩变<sup>1,2,3\*</sup>

(1. 中国科学院新疆生态与地理研究所, 新疆荒漠植物根系生态与植被修复重点实验室, 新疆 乌鲁木齐 830011; 2. 中国科学院新疆生态与地理研究所, 荒漠与绿洲生态国家重点实验室, 干旱区生态安全与可持续发展重点实验室, 新疆 乌鲁木齐 830011; 3. 新疆策勒荒漠草地生态系统国家野外科学观测研究站, 新疆 策勒 848300; 4. 中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:**为探究不同NaCl浓度对油莎豆生长和生理的影响及其不同时期耐盐性的差异,采用盆栽试验,设置0 g·kg<sup>-1</sup>(对照)、0.5 g·kg<sup>-1</sup>(轻度)、1.0 g·kg<sup>-1</sup>(中度)、2.0 g·kg<sup>-1</sup>(重度)和3.5 g·kg<sup>-1</sup>(盐土)5个不同NaCl胁迫梯度,在幼苗期和不同块茎期分析了油莎豆的生物量累积、渗透调节物质和抗氧化酶活性等差异,并对其在不同时期的耐盐性进行评价。结果表明:在幼苗期,轻度盐胁迫严重抑制油莎豆地上和地下生长,盐胁迫加剧后其生物量变化不显著。从块茎初期至块茎后期,地上和地下生物量均随盐胁迫程度增强而显著下降,在重度和盐土处理下从块茎中期开始已停止生长;各盐分处理的Na<sup>+</sup>和Cl<sup>-</sup>含量均随盐胁迫程度加剧呈显著增加趋势,K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup>则呈下降趋势。油莎豆在幼苗期和块茎初期主要通过可溶性蛋白、可溶性糖、甜菜碱的积累,过氧化氢酶(CAT)和超氧化物歧化酶(SOD)活性的提高来适应盐胁迫。在块茎中期主要依靠SOD活性的明显提升来减轻盐胁迫。在块茎后期,主要通过可溶性蛋白和甜菜碱的大量积累及SOD活性的提高来适应盐胁迫,各生育期耐盐性由高到低为幼苗期>块茎后期>块茎中期>块茎初期。综合表现来看,推荐生长的土壤NaCl≤1.0 g·kg<sup>-1</sup>。本研究结果可对新疆沙质盐渍化土地油莎豆规模化种植提供科学理论支撑。

**关键词:**油莎豆;盐胁迫;NaCl;生长发育;抗氧化酶;渗透调节

## A study of salt tolerance differences in *Cyperus esculentus* at different growth stages in a sandy saline soil

ZHANG Qing-qing<sup>1,2,3,4\*\*</sup>, MA Xing-yu<sup>1,2,3,4\*\*</sup>, LU Yan<sup>1,2,3</sup>, ZHAO Guang-Xing<sup>1,2,3,4</sup>, ZENG Fan-jiang<sup>1,2,3\*</sup>, HUANG Cai-bian<sup>1,2,3\*</sup>

1. Xinjiang Desert Plant Roots Ecology and Vegetation Restoration Laboratory, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China; 2. State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Key Laboratory of Ecological Safety and Sustainable Development in Arid Lands, Urumqi 830011, China; 3. Cele National Station of Observation and Research for Desert-Grassland Ecosystem, Cele 848300, China; 4. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

**Abstract:** This research investigated the effects of different NaCl concentrations on the growth and physiology of *Cyperus esculentus* at different growth stages, and comprised a pot experiment with a gradient of five different NaCl stress levels: 0 g·kg<sup>-1</sup> (control), 0.5 g·kg<sup>-1</sup> (mild), 1.0 g·kg<sup>-1</sup> (moderate), 2.0 g·kg<sup>-1</sup> (severe), and 3.5 g·

收稿日期:2024-07-17;改回日期:2024-09-25

基金项目:新疆维吾尔自治区重点研发计划(2022B02040-1)资助。

作者简介:张晴晴(2000—),女,山东滨州人,在读硕士。E-mail: zhangqingqing22@mails.ucas.ac.cn;马兴羽(1997—),男,山西长治人,在读博士。E-mail: mxy20200607@126.com. \*\* 共同第一作者。These authors contributed equally to this work.

\* 通信作者 Corresponding author. E-mail: zengfj@ms.xjb.ac.cn; huangcaibian@ms.xjb.ac.cn

kg<sup>-1</sup> (saline soil) of added NaCl. The biomass accumulation, levels of osmotic adjustment substances and antioxidant enzyme activities of *C. esculentus* were then analyzed at the seedling stage and different tuber development stages, and salt tolerance in the different stages evaluated. It was found that mild salt stress seriously inhibited the aboveground and underground growth of *C. esculentus* at the seedling stage, and the biomass did not change significantly after salt stress. From the early stage to the late stage of tuber maturity, the aboveground and underground biomass was significantly lower with increase in salt stress, and growth ceased during the middle stage of tuber development in the severe and saline treatments. The contents of Na<sup>+</sup> and Cl<sup>-</sup> increased significantly with increase in salt stress, while the K<sup>+</sup> : Na<sup>+</sup> ratio decreased. *C. esculentus* adapted to salt stress mainly through the accumulation of soluble protein, soluble sugar and betaine, and the increase of catalase (CAT) and superoxide dismutase (SOD) activity during the seedling stage and early tuber development. In the middle of the tuber development stage, a significant increase in SOD activity was the primary mechanism for alleviation of salt stress. In the late tuber stage, the acclimation to salt stress was through the accumulation of soluble protein and betaine and increased SOD activity. The salt tolerance of *C. esculentus* at the different growth stages ranked seedling stage > late tuber stage > middle tuber stage > early tuber stage. From a perspective of a multivariate analysis of plant traits, soil NaCl concentration ≤ 1.0 g·kg<sup>-1</sup> is recommended. The results of this study provide scientific data to aid development of practical guidelines for the large-scale planting of *C. esculentus* in sandy salinized land in Xinjiang Province.

**Key words:** *Cyperus esculentus*; salt stress; NaCl; growth and development; antioxidant enzymes; osmotic regulation

中国盐碱地面积约 3670 万 hm<sup>2</sup>, 约占全国可利用土地面积的 5%<sup>[1]</sup>。新疆是我国盐碱地面积最大的省份, 盐渍化耕地约占全疆耕地面积的 37.72%, 0~30 cm 土壤的含盐量为 2.2%~24.0%<sup>[2-3]</sup>, 严重限制了新疆农业发展和乡村振兴建设, 因此引进耐盐作物对新疆盐碱地的开发利用具有重要意义。油莎豆 (*Cyperus esculentus*) 根系发达、分蘖能力强、抗逆性强、适应性强、生物量大、含油量高、生育期短, 是集油、粮、饲、药等于一体且具有提升土壤肥力、改善生态环境的作用, 以及具有较高的经济价值和生态价值的新兴作物, 在塔里木盆地南缘新垦沙化土地上已经作为一年生油料作物被成功引进种植<sup>[4]</sup>。在干旱区沙化土地通常会伴随不同程度的盐碱化问题, 但是在沙化土地油莎豆能够适应的盐渍化程度, 以及相应的适应机制和种植理论指导还有待探讨。因此, 在沙化土地研究油莎豆不同生育期的耐盐能力对充分发挥其经济和生态效益, 实现其规模化种植具有重要意义。

盐胁迫通常是由于土壤中 Na<sup>+</sup> 和 Cl<sup>-</sup> 浓度较高, 形成高渗透压, 从而阻碍植株从土壤中吸收水分和养分, 造成植株渗透胁迫、离子胁迫、氧化胁迫和营养不平衡等<sup>[5]</sup>。为了适应及抵抗盐胁迫, 植物往往会通过生理代谢和相应的物质积累过程来进行抗氧化和渗透调节等<sup>[6-7]</sup>。且植物在不同生育期的耐盐性存在着一定差异<sup>[8]</sup>, 例如, 马铃薯 (*Solanum tuberosum*) 在幼苗期受到盐胁迫的萎蔫率高于其他生育期, 而陆地棉 (*Gossypium hirsutum*) 的耐盐性随生育期的延长而增加<sup>[9-10]</sup>。还有研究表明, 水稻 (*Oryza sativa*) 不同时期的耐盐性没有必然的联系, 且存在较大差异<sup>[11-12]</sup>。对油莎豆的耐盐性研究也有不少报道, 杨鹭生等<sup>[13]</sup>研究表明油莎豆幼苗具有一定的耐盐性, 可通过提高过氧化氢酶活性、脯氨酸、可溶性糖含量等来抵抗盐胁迫<sup>[14]</sup>。王艺臻等<sup>[15]</sup>研究表明低盐胁迫会促进油莎豆幼苗期的光合速率, 高盐胁迫造成酶系统机制损伤, 油莎豆幼苗在低盐胁迫下生长良好, 但随胁迫程度加剧和胁迫时间延长其生长明显受到抑制<sup>[16]</sup>。这些研究多集中在油莎豆幼苗期, 但在不同生育期油莎豆的耐盐性如何, 目前关注还较少。因此, 本研究在塔里木盆地南缘采用盆栽试验, 利用不同浓度的 NaCl 对油莎豆进行盐胁迫处理, 在不同生育期通过分析油莎豆的抗氧化酶活性、渗透调节物质、叶片离子含量等变化特征, 综合评价油莎豆在不同生育期的耐盐特性, 以为油莎豆在沙化盐碱地种植提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

该试验于2022年在中国科学院策勒荒漠草地生态系统国家野外科学观测研究站(以下简称中科院策勒国家站, 80°43'45" E, 37°00'57" N)进行, 位于塔克拉玛干沙漠南缘的策勒绿洲—荒漠过渡带。该地区气候干燥, 属典型的大陆性干旱气候, 平均海拔1360 m, 多年平均降水量43.8 mm, 平均蒸发量高达2600 mm, 年平均气温13.1℃, 极端最高气温41.9℃, 极端最低气温-23.9℃, 沙尘暴天气年均30 d。供试土壤为沙漠—绿洲过渡带新开垦农田0~30 cm土层风沙土, 土壤pH为8.47, 盐分浓度为1.08 g·kg<sup>-1</sup>, 有效磷含量为2.36 mg·kg<sup>-1</sup>, 碱解氮含量为13.21 mg·kg<sup>-1</sup>, 速效钾含量为91.63 mg·kg<sup>-1</sup>, K<sup>+</sup>含量为1.87 mg·kg<sup>-1</sup>, Na<sup>+</sup>含量为6.53 mg·kg<sup>-1</sup>。

### 1.2 试验设计

以吉林省农业科学院提供的“吉沙11号”油莎豆块茎为试验材料。选取颗粒饱满、大小均匀、无损伤、无霉变的块茎。块茎提前浸泡48 h, 于2022年6月2日播种。试验用盆高30 cm, 上口径30 cm, 下口径28 cm。每盆装入14 kg土, 经测量田间持水量为18%, 浇水至田间持水量的75%, 并同时加入7 g尿素、13.44 g P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>和28 g K<sub>2</sub>O溶于水浇至盆中做基肥, 每盆播种5粒块茎。称重法补水<sup>[16]</sup>, 保持土壤含水量为田间持水量的75%, 7月14日起每15 d追加6.8 g氮素, 共追加4次。油莎豆幼苗长至三叶一心时间苗, 每盆留苗3株, 且长势基本一致, 开始进行盐分胁迫处理。依据Cl<sup>-</sup>含量的盐渍化程度分级标准<sup>[17]</sup>, 共设置5个处理, 即不添加NaCl为对照(CK)、轻度盐分胁迫(S<sub>1</sub>)、中度盐分胁迫(S<sub>2</sub>)、重度盐分胁迫(S<sub>3</sub>)、盐土(S<sub>4</sub>), 具体盐分添加量见表1, 每个处理56盆, 共280盆。为避免盐激效应, S<sub>1</sub>、S<sub>2</sub>和S<sub>3</sub>处理按每日递增0.5 g·kg<sup>-1</sup> NaCl融入清水浇入土壤中, S<sub>4</sub>处理按每日递增0.7 g·kg<sup>-1</sup> NaCl浇入土壤中, CK处理浇入相等重量的清水。试验期间总降水量为31.4 mm, 且分布在不同月份, 单次降水量较低, 可忽略其对试验影响, 试验重复一次, 周期一年。

### 1.3 指标测定和方法

**1.3.1 样品采集与处理** 分别于幼苗期(T<sub>1</sub>, 播后42 d)、块茎初期(T<sub>2</sub>, 播后73 d)、块茎中期(T<sub>3</sub>, 播后94 d)、块茎后期(T<sub>4</sub>, 播后113 d)进行采样, 每次采样随机选取4盆, 采集所有叶片及地下部分, 将根系和块茎分离(幼苗期无块茎), 随后将叶片、根系和块茎均带回实验室并放入烘箱, 在105℃下杀青30 min, 75℃烘干至恒重, 测定干重记为生物量。计算根冠比: 根冠比=地下部分干重/地上部分干重<sup>[18]</sup>。每个处理随机选取另外4盆, 剪下成熟叶片, 置于液氮罐中保存鲜样, 带回实验室后进行生理指标检测。

**1.3.2 指标测定** 采用氮蓝四唑光化还原法测定超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)活性, 采用愈创木酚比色法测定过氧化物酶(peroxidase, POD)活性, 采用硫代巴比妥酸法测定丙二醛(malonaldehyde, MDA)含量<sup>[19]</sup>; 参照Kumari等<sup>[20]</sup>的方法测定过氧化氢酶(catalase, CAT)活性; 采用酸性茚三酮比色法测定游离脯氨酸(proline)含量<sup>[21]</sup>; 采用考马斯亮蓝G-250法测定可溶性蛋白(soluble protein)含量, 采用蒽酮比色法测定可溶性糖(soluble sugar)含量<sup>[22]</sup>; 采用饱和雷氏盐比色法测定甜菜碱(betaine)含量<sup>[23]</sup>; 采用火焰原子吸收光谱法测定Na<sup>+</sup>、K<sup>+</sup>含量, 计算K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup>, 采用试剂盒说明书指示测定Cl<sup>-</sup>含量, 试剂盒购自南京建成生物工程研究所<sup>[24]</sup>。

**1.3.3 耐盐性综合评价** 采用模糊隶属函数法计算各指标的隶属函数值, 计算公式如下<sup>[25]</sup>:

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

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

式中: R为各参数的隶属函数值, X为各指标测定值, X<sub>min</sub>为该测定指标的最小值, X<sub>max</sub>为该测定指标的最大值。当耐盐性与指标呈正相关关系时采用公式(1)计算, 负相关时采用公式(2)计算。

表1 不同处理土壤盐分添加量

Table 1 Salt addition in different treatments

处理 Treatment	Cl <sup>-</sup> (g·kg <sup>-1</sup> )	NaCl (g·kg <sup>-1</sup> )	NaCl浓度 NaCl concentration (mmol·L <sup>-1</sup> )
CK	0	0	0
S <sub>1</sub>	0.3	0.5	47
S <sub>2</sub>	0.6	1.0	94
S <sub>3</sub>	1.2	2.0	189
S <sub>4</sub>	2.1	3.5	332

## 1.4 数据处理与分析

采用 Microsoft Excel 2021 进行数据整理和分析,用 IBM SPSS Statistics 27 单因素方差分析(one-way ANOVA)进行差异显著性分析(95% 置信区间),用 Duncan 检验法进行多重比较,采用 Origin 2022 软件作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同盐分条件下油莎豆的生长变化

在不同生长期,各盐胁迫处理均对油莎豆地上生物量有显著抑制作用(图1)。在幼苗期, $S_1\sim S_4$ 处理下油莎豆地上生物量均显著低于CK处理( $P<0.05$ ),比CK处理分别降低了33.75%、45.99%、41.84%和38.66%,但 $S_1\sim S_4$ 各处理间差异不显著;块茎初期, $S_3$ 处理较CK处理下降幅度最大,减少了59.49%,但与 $S_4$ 处理间差异不显著;块茎中期,地上生物量均随盐胁迫加剧而显著下降( $P<0.05$ );块茎后期, $S_1$ 和 $S_2$ 处理间差异不显著,均显著低于CK处理,但显著高于 $S_3$ 和 $S_4$ 处理( $P<0.05$ )。随生育期延长,各处理的地上生物量均呈显著增加趋势,但 $S_1$ 、 $S_3$ 和 $S_4$ 处理在块茎中期至块茎后期变化不显著。

在幼苗期、块茎中期和块茎后期,CK处理地下生物量均显著高于其他处理( $P<0.05$ )。在块茎初期,CK与 $S_1$ 处理差异不显著,但CK显著高于其他处理, $S_1$ 显著高于 $S_3$ 和 $S_4$ 处理( $P<0.05$ )。CK处理油莎豆地下生物量随生育期延长均显著增加( $P<0.05$ ); $S_1$ 和 $S_2$ 处理地下生物量均在幼苗期至块茎初期显著增加,而在块茎初期至块茎中期二者变化并不显著,之后又显著增加( $P<0.05$ ); $S_3$ 和 $S_4$ 处理地下生物量也在苗期至块茎初期显著增加( $P<0.05$ ),之后则变化不显著。

在幼苗期,CK~ $S_3$ 处理间根冠比差异不显著, $S_4$ 显著低于CK和 $S_1$ 处理( $P<0.05$ ),但与 $S_2$ 和 $S_3$ 差异不显著;块茎初期和中期,各处理间差异均不显著;块茎后期,油莎豆根冠比随盐胁迫程度加剧而降低( $P<0.05$ ),其中 $S_1\sim S_3$ 处理与CK处理间无显著差异,但 $S_4$ 处理油莎豆根冠比与CK处理相比显著降低了22.15%( $P<0.05$ )。所有处理根冠比均在块茎初期较幼苗期显著增加( $P<0.05$ ), $S_1$ 和 $S_4$ 处理又在块茎初期至块茎中期阶段显著下降( $P<0.05$ ),之后除CK外均稳定。

### 2.2 不同盐分条件下油莎豆的抗氧化酶活性及丙二醛含量变化

块茎后期, $S_4$ 处理的CAT活性较CK处理显著增加45.23% ( $P<0.05$ ),但与 $S_2$ 和 $S_3$ 处理无显著差异,其他时期各处理间油莎豆CAT活性差异均不显著(图2)。在不同时期,各处理间油莎豆POD活性均无显著差异。随盐胁迫时间的延长,各处理叶片CAT和POD活性整体上呈下降趋势,在块茎后期达到最小值。

幼苗期至块茎中期阶段,不同盐分处理下油莎豆叶片SOD活性均高于CK处理。幼苗期,SOD活性在 $S_1$ 处

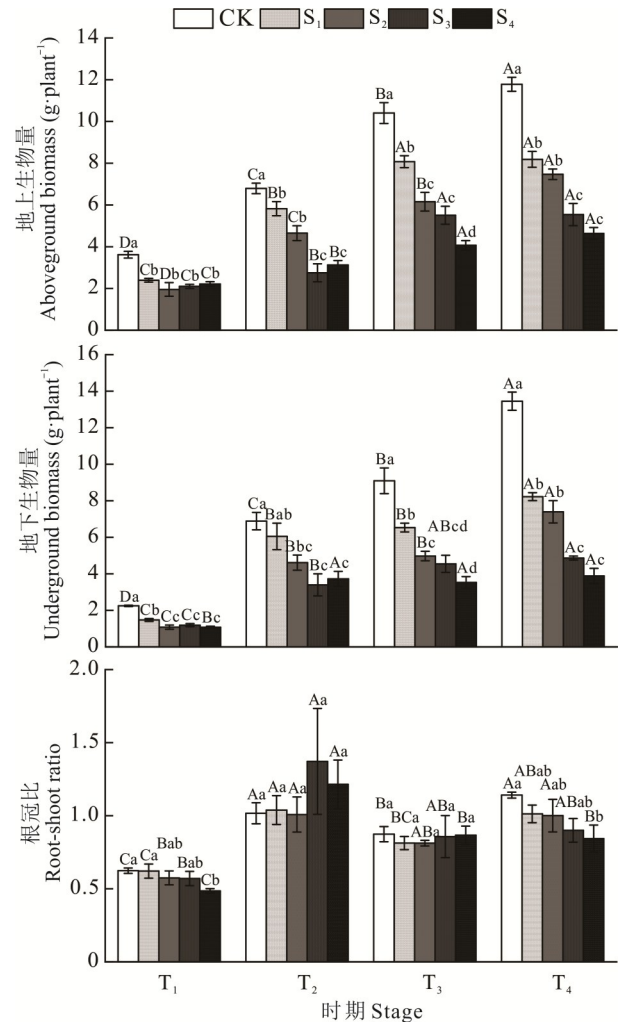


图1 不同盐分条件下油莎豆生物量及根冠比差异

Fig. 1 Comparison of biomass and root-shoot ratio of *C. esculentus* under different salt treatments

不同小写字母表示不同盐分处理之间差异显著( $P<0.05$ ),不同大写字母表示不同时期之间差异显著( $P<0.05$ ),下同。Different lowercase letters indicate significant difference among different salt treatments ( $P<0.05$ ). Different capital letters indicate significant difference among different stages ( $P<0.05$ ). The same below.

理下最高,较CK处理显著提高了57.19% ( $P < 0.05$ ),但与 $S_2$ 、 $S_3$ 和 $S_4$ 处理差异不显著;块茎初期和块茎中期各处理间差异均不显著;块茎后期, $S_3$ 处理SOD活性最高,与CK、 $S_1$ 和 $S_4$ 处理间差异均不显著,但显著高于 $S_2$ 处理 ( $P < 0.05$ )。同一处理在不同生育期的变化情况也不相同,对照和 $S_1$ 处理的SOD活性均在块茎初期显著降低,其他处理变化不显著,之后除 $S_4$ 处理外,其他处理均在块茎中期显著增加,到块茎后期所有处理又变化不显著。

幼苗期,油莎豆叶片中MDA含量在 $S_1 \sim S_4$ 处理间无显著差异,较CK处理分别显著增加24.33%、26.22%、21.95%和27.34% ( $P < 0.05$ );块茎初期,CK与 $S_1$ 处理无显著差异,但显著低于 $S_2 \sim S_4$ 处理 ( $P < 0.05$ );块茎中期,各处理间MDA含量均无显著差异;块茎后期, $S_1 \sim S_4$ 处理与CK均无显著差异,但 $S_2$ 处理显著低于其他盐胁迫处理 ( $P < 0.05$ )。随生育期延长,各处理的MDA含量均在块茎初期显著降低之后又不同程度增加,CK、 $S_1$ 和 $S_3$ 处理均在块茎后期最高, $S_2$ 和 $S_4$ 处理在幼苗期最高。

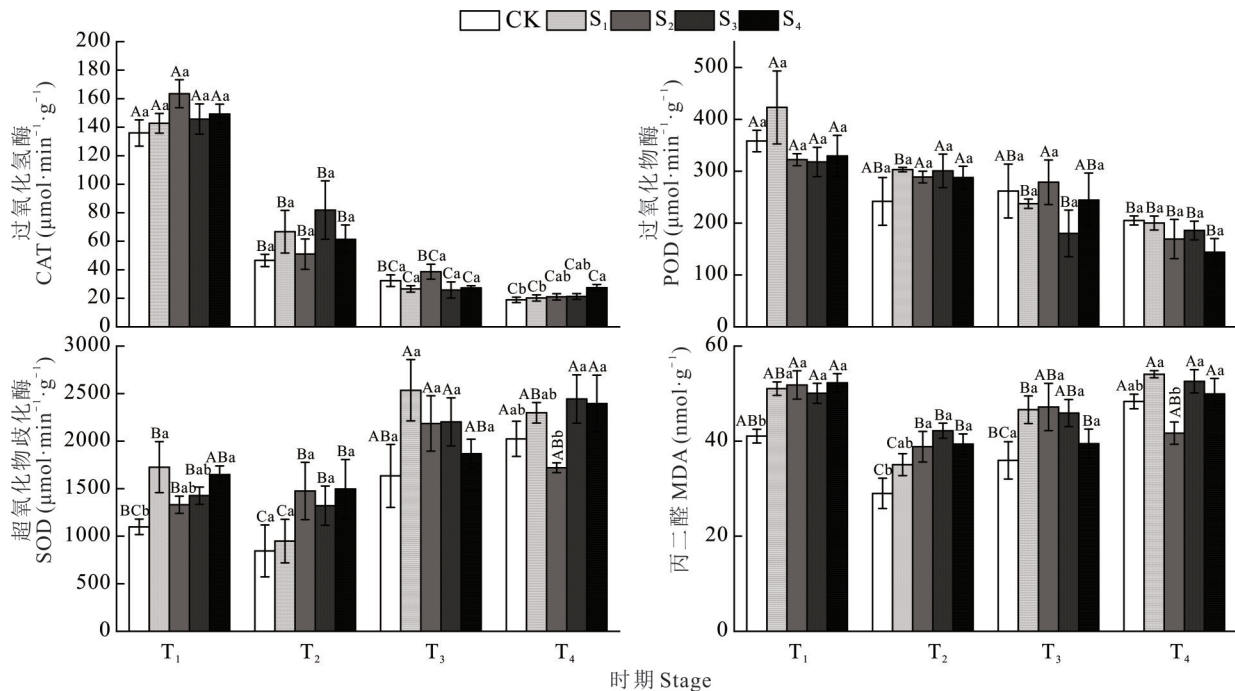


图2 不同盐分条件下油莎豆抗氧化酶活性和丙二醛含量差异

Fig. 2 Comparison of antioxidant enzyme activity and malondialdehyde content of *C. esculentus* under different salt treatments

### 2.3 不同盐分条件下油莎豆的渗透调节物质变化

幼苗期,油莎豆叶片可溶性蛋白含量在 $S_4$ 处理下显著高于其他处理 ( $P < 0.05$ ), $S_1$ 、 $S_2$ 和 $S_3$ 处理间差异不显著,但 $S_1$ 和 $S_2$ 显著高于CK处理(图3);块茎初期,CK与 $S_4$ 处理无显著差异, $S_1 \sim S_3$ 处理较CK处理分别显著增加21.11%、20.58%、25.71% ( $P < 0.05$ );块茎中期,各处理间差异不显著;块茎后期, $S_3$ 处理可溶性蛋白含量最高,显著高于CK处理 ( $P < 0.05$ ),但与 $S_1$ 、 $S_2$ 和 $S_4$ 处理无显著差异, $S_1$ 、 $S_2$ 和 $S_4$ 处理与CK无显著差异。随生育期延长,CK、 $S_1$ 和 $S_2$ 处理的可溶性蛋白含量变化不显著; $S_3$ 处理在幼苗期至块茎中期变化不显著,但在块茎后期显著增加 ( $P < 0.05$ ), $S_4$ 处理在幼苗期显著高于其他时期 ( $P < 0.05$ ),之后变化不显著。

可溶性糖含量在幼苗期随盐浓度的增加呈显著增加趋势, $S_1 \sim S_3$ 处理间差异不显著,均显著高于CK处理,但显著低于 $S_4$ 处理 ( $P < 0.05$ );块茎初期,叶片可溶性糖含量随盐胁迫程度加剧整体呈升高趋势,各处理间均无显著差异;块茎中期, $S_1 \sim S_4$ 处理均与CK处理无显著差异,但 $S_4$ 处理显著低于 $S_1$ 和 $S_3$ 处理 ( $P < 0.05$ );块茎后期, $S_1 \sim S_4$ 处理间差异不显著,仅 $S_4$ 处理显著低于CK处理 ( $P < 0.05$ )。所有处理叶片的可溶性糖含量均在块茎初期显著低于幼苗期 ( $P < 0.05$ ),在块茎中期均有显著增加,在块茎后期无显著变化。

$S_1$ 处理油莎豆叶片甜菜碱含量在各时期均高于CK处理,但无显著差异。幼苗期,CK与 $S_3$ 处理差异也不显

著,但显著低于 $S_2$ 和 $S_4$ 处理( $P<0.05$ );块茎初期,除 $S_2$ 处理显著高于CK处理,其他处理间均无显著差异;各盐胁迫处理的甜菜碱含量在块茎中期与CK处理差异均不显著, $S_1$ 处理最高,且显著高于 $S_3$ 处理( $P<0.05$ );块茎后期CK和 $S_1$ 处理均显著低于 $S_2\sim S_4$ 处理, $S_4$ 处理显著低于 $S_3$ 处理( $P<0.05$ )。随生育期的延长,CK和 $S_1$ 处理甜菜碱含量变化趋势一致,均呈先上升后下降趋势,分别在块茎中期和块茎初期最高, $S_2\sim S_4$ 处理均在块茎初期显著上升,在块茎中期显著下降( $P<0.05$ ),在块茎后期又有不同程度上升。

叶片脯氨酸含量在幼苗期、块茎中期和后期各处理间均无显著差异;块茎初期,CK和 $S_1\sim S_3$ 处理间均无显著差异,但CK和 $S_1$ 处理显著高于 $S_4$ 处理( $P<0.05$ )。各处理的脯氨酸含量均在幼苗期至块茎初期显著降低( $P<0.05$ ),之后随生育期延长变化不显著。

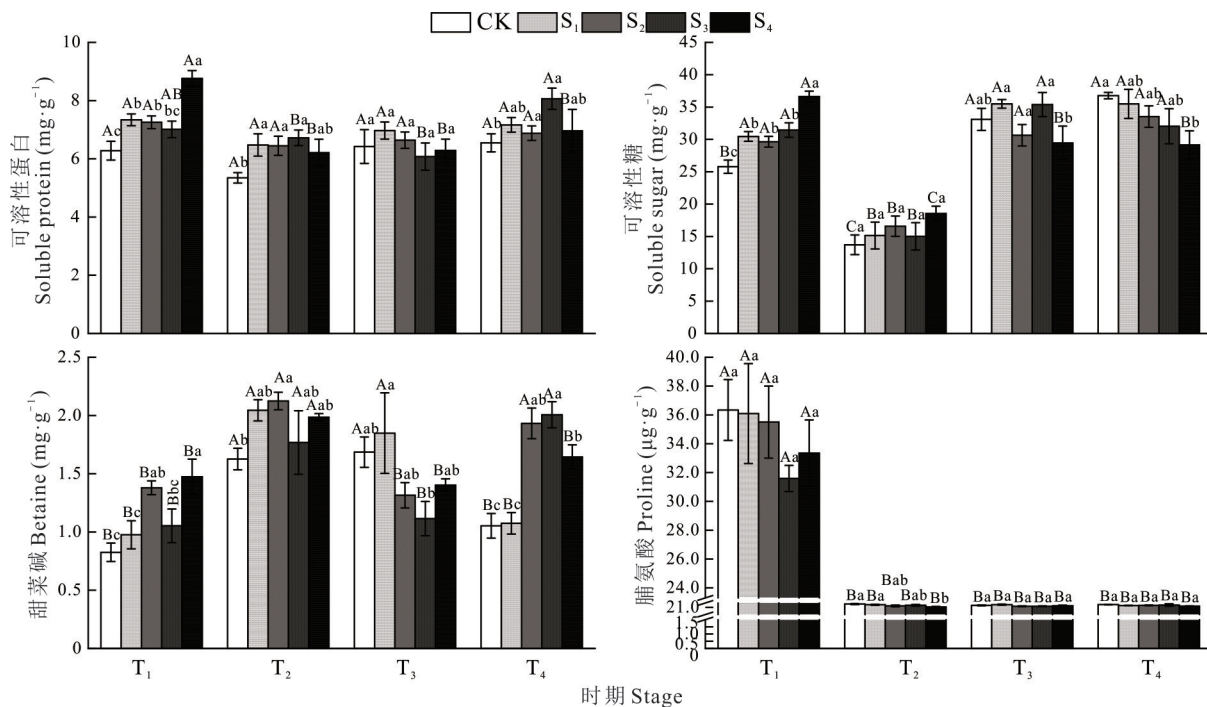


图3 不同盐分条件下油莎豆渗透调节物质含量的差异

Fig. 3 Comparison of the content of osmotic regulating substance of *C. esculentus* under different salt treatments

#### 2.4 不同盐分条件下油莎豆的离子含量变化

幼苗期, $S_1$ 处理的叶片 $Na^+$ 含量显著高于其他处理( $P<0.05$ )(图4),CK与 $S_2\sim S_4$ 处理间无显著差异。在块茎初期和中期,均是CK处理与 $S_1$ 和 $S_2$ 处理无显著差异,但显著低于 $S_3$ 和 $S_4$ 处理( $P<0.05$ ),块茎后期,各处理间均无显著差异。各处理 $Na^+$ 含量在幼苗期至块茎初期均显著降低( $P<0.05$ ),之后CK与 $S_1$ 处理有增加趋势, $S_1\sim S_3$ 处理在后3个时期变化不显著。

幼苗期,随盐胁迫程度的加剧叶片 $K^+$ 含量呈下降趋势, $S_1$ 与CK处理间无显著差异,但均显著高于 $S_3$ 和 $S_4$ 处理( $P<0.05$ );在块茎初期, $S_1$ 与CK处理和 $S_2$ 处理差异不显著,显著高于 $S_3$ 和 $S_4$ 处理( $P<0.05$ );在块茎中期和后期,各胁迫处理与CK均无显著差异。各处理在幼苗期至块茎初期均呈上升趋势,之后随生育期延长呈显著下降趋势( $P<0.05$ )。

幼苗期,叶片 $Cl^-$ 含量在 $S_1$ 处理下显著高于CK和 $S_4$ 处理( $P<0.05$ ),CK和 $S_2\sim S_4$ 处理间差异不显著;块茎初期和块茎中期,CK与 $S_1$ 和 $S_3$ 处理均无显著差异,但均显著低于 $S_4$ 处理( $P<0.05$ );块茎后期,各胁迫处理均高于CK处理,CK与 $S_1$ 和 $S_2$ 处理间均无显著差异,但均显著低于 $S_3$ 处理。 $Cl^-$ 含量随生育期变化趋势整体上同 $Na^+$ 一致,仅 $S_3$ 处理在块茎初期和中期显著低于块茎后期( $P<0.05$ ),其他处理在后3个时期无显著变化。

在幼苗期,CK处理叶片 $K^+/Na^+$ 显著高于其他处理, $S_1$ 显著低于 $S_2\sim S_4$ 处理( $P<0.05$ );块茎初期和块茎中

期,  $S_1$ 和 $S_2$ 处理与CK处理差异不显著,  $S_3$ 和 $S_4$ 处理显著低于CK处理( $P < 0.05$ ); 块茎后期 $S_1 \sim S_4$ 处理与CK处理均无显著差异。叶片 $K^+/Na^+$ 随生育期延长呈先升后降趋势, 各处理均在块茎初期显著高于幼苗期, 在块茎中期显著低于块茎初期( $P < 0.05$ ), 在块茎中期至块茎后期 $S_2 \sim S_4$ 处理又显著降低。

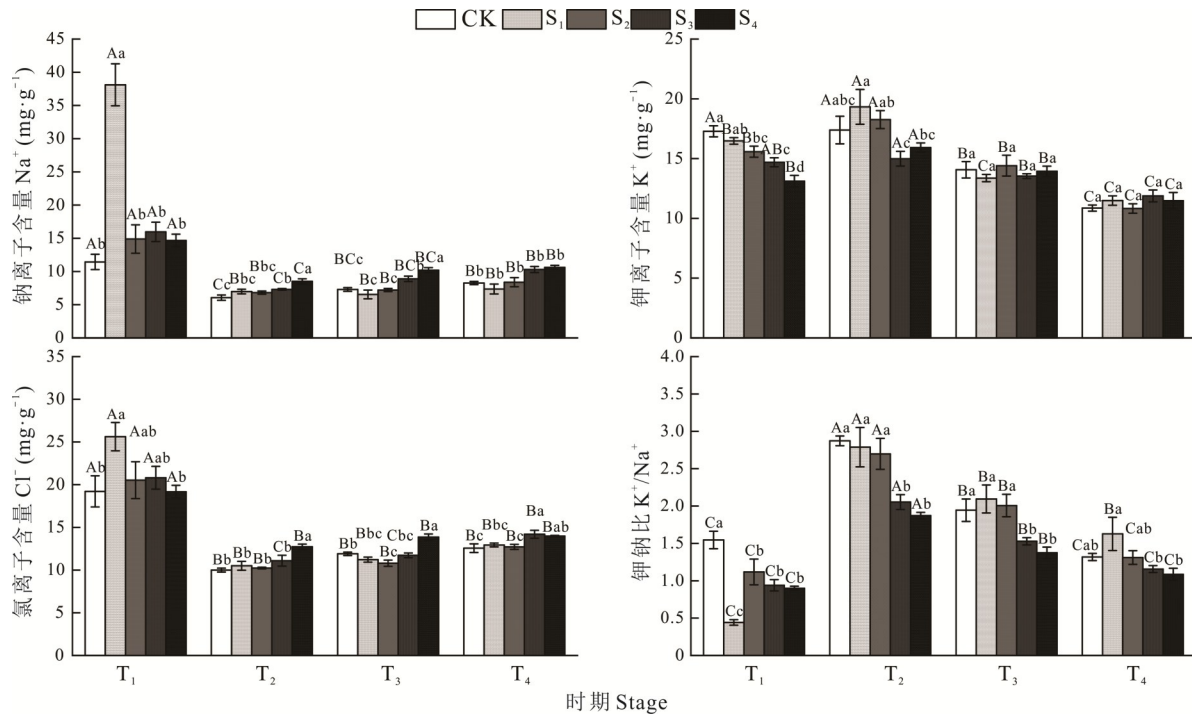


图4 不同盐分条件下油莎豆的离子含量差异

Fig. 4 Comparison of ion content of *C. esculentus* under different salt treatments

## 2.5 不同生长时期油莎豆的耐盐性综合评价

采用模糊隶属函数法对油莎豆在各处理下不同生育期的综合生长生理响应进行评价(表2), 依据其隶属函数值排序综合评价各处理在不同生育期的综合生理生长表现。结果表明, CK处理在幼苗期综合价值最高, 在块茎初期显著低于幼苗期( $P < 0.05$ ), 之后变化不显著。 $S_1$ 、 $S_2$ 和 $S_4$ 处理在不同生育期的综合表现差异均不显著,  $S_3$ 处理在幼苗期的综合表现均强于其他时期, 但与块茎中期差异不显著。各生育期耐盐性由高到低为幼苗期>块茎后期>块茎中期>块茎初期(表2)。

采用模糊隶属函数法对同一生育期不同处理的综合生理生长表现进行评价(表2), 依据隶属函数值排序综合评价油莎豆的耐盐性差异。由表2可知, 幼苗期,  $S_1 \sim S_4$ 处理间无显著差异, 但显著低于CK处理( $P < 0.05$ ), 综合评价排序为CK> $S_3$ > $S_2$ > $S_1$ > $S_4$ ; 块茎初期,  $S_1$ 和CK处理间无显著差异,  $S_2$ 显著低于CK处理, 但和 $S_1$ 处理间无显著差异,  $S_3$ 和 $S_4$ 处理间无显著差异, 且显著低于CK处理( $P < 0.05$ ), 综合评价排序为CK> $S_1$ > $S_2$ > $S_3$ > $S_4$ ; 块茎中期和块茎后期, 各处理间均无显著差异, 综合评价排序分别为CK> $S_2$ > $S_3$ > $S_1$ > $S_4$ 和CK> $S_1$ > $S_2$ > $S_4$ > $S_3$ 。

## 3 讨论

### 3.1 不同盐分条件下油莎豆的生长响应

生长形态变化和生物量累积是植物耐盐性的直观反映与综合体现<sup>[26]</sup>。研究表明, 随土壤盐分含量增加, 植物生物量会逐渐下降<sup>[27]</sup>。盐分胁迫对植物生长的抑制作用也呈现出明显的“时间效应”, 处理时间越长, 抑制作用越明显<sup>[28]</sup>。本研究表明, 在不同生长时期, 从轻度到盐土处理均对油莎豆地上和地下生物量有抑制作用, 抑制程度因生长时期而异。在幼苗期, 轻度盐胁迫已对油莎豆地上生物量有显著抑制, 盐胁迫加剧后虽继续下降但变化不

表 2 不同盐分条件下油莎豆的耐盐性综合评价

Table 2 Subjection values and salt to tolerance evaluation of *C. esculentus* under different salt conditions

时期 Stage	处理 Treat- ment	地上 生物 量 AB	地下 生物 量 UB	过氧 化氢 酶 CAT	过氧 化物 酶 POD	超氧化 物歧化 酶 SOD	丙二 醛 MDA	可溶 性蛋 白 SP	可溶 性糖 SS	甜菜 碱 BT	脯氨 酸 Pro	Na <sup>+</sup>	K <sup>+</sup>	Cl <sup>-</sup>	K <sup>+</sup> / Na <sup>+</sup>	隶属函数 Membership function	耐盐性排序 Order of salt tolerance	
T <sub>1</sub>	CK	0.86	0.95	0.76	0.70	0.91	0.89	0.82	0.90	0.81	0.57	0.94	0.85	0.75	0.84	0.83Aa	0.568	1
	S <sub>1</sub>	0.42	0.43	0.64	0.53	0.50	0.40	0.55	0.58	0.68	0.58	0.21	0.73	0.32	0.05	0.47Ab		4
	S <sub>2</sub>	0.26	0.17	0.26	0.79	0.75	0.36	0.57	0.63	0.33	0.61	0.85	0.59	0.69	0.46	0.52Ab		3
	S <sub>3</sub>	0.32	0.24	0.58	0.80	0.69	0.45	0.63	0.51	0.62	0.84	0.82	0.45	0.67	0.35	0.57Ab		2
	S <sub>4</sub>	0.36	0.17	0.52	0.77	0.55	0.34	0.19	0.16	0.25	0.74	0.85	0.21	0.79	0.38	0.45Ab		5
T <sub>2</sub>	CK	0.90	0.48	0.82	0.61	0.78	0.73	0.81	0.66	0.64	0.21	0.82	0.39	0.87	0.63	0.67Ba	0.492	1
	S <sub>1</sub>	0.73	0.57	0.64	0.29	0.73	0.47	0.41	0.52	0.33	0.36	0.60	0.61	0.75	0.58	0.54Aab		2
	S <sub>2</sub>	0.52	0.58	0.78	0.37	0.45	0.31	0.42	0.38	0.27	0.60	0.64	0.49	0.81	0.53	0.51Abc		3
	S <sub>3</sub>	0.19	0.32	0.51	0.31	0.53	0.17	0.32	0.53	0.53	0.47	0.52	0.12	0.60	0.17	0.38Bcd		4
	S <sub>4</sub>	0.25	0.39	0.69	0.37	0.44	0.29	0.50	0.20	0.37	0.81	0.23	0.23	0.22	0.07	0.36Ad		5
T <sub>3</sub>	CK	0.84	0.49	0.44	0.31	0.72	0.74	0.53	0.37	0.61	0.54	0.62	0.46	0.56	0.50	0.55Ba	0.494	1
	S <sub>1</sub>	0.56	0.47	0.61	0.41	0.36	0.38	0.34	0.20	0.53	0.35	0.73	0.30	0.71	0.61	0.47Aa		4
	S <sub>2</sub>	0.32	0.38	0.26	0.25	0.50	0.36	0.46	0.54	0.80	0.73	0.63	0.54	0.79	0.55	0.51Aa		2
	S <sub>3</sub>	0.24	0.59	0.63	0.64	0.49	0.40	0.66	0.21	0.90	0.73	0.37	0.34	0.60	0.20	0.50ABa		3
	S <sub>4</sub>	0.06	0.45	0.58	0.38	0.63	0.62	0.58	0.62	0.76	0.62	0.16	0.44	0.15	0.09	0.44Aa		5
T <sub>4</sub>	CK	0.93	0.37	0.83	0.17	0.73	0.45	0.78	0.19	0.88	0.60	0.57	0.43	0.67	0.32	0.57Ba	0.504	1
	S <sub>1</sub>	0.49	0.56	0.75	0.19	0.57	0.20	0.59	0.27	0.87	0.78	0.72	0.64	0.58	0.56	0.55Aa		2
	S <sub>2</sub>	0.41	0.49	0.70	0.37	0.91	0.75	0.67	0.40	0.27	0.75	0.55	0.42	0.64	0.32	0.55Aa		3
	S <sub>3</sub>	0.17	0.67	0.69	0.28	0.48	0.27	0.31	0.50	0.21	0.68	0.23	0.76	0.25	0.20	0.41Ba		5
	S <sub>4</sub>	0.06	0.47	0.34	0.52	0.51	0.38	0.65	0.69	0.47	0.88	0.17	0.63	0.31	0.15	0.44Aa		4

注:不同小写字母表示不同盐分处理之间差异显著( $P < 0.05$ ),不同大写字母表示不同时期之间差异显著( $P < 0.05$ )。AB:地上生物量;UB:地下生物量;CAT:过氧化氢酶;POD:过氧化物酶;SOD:超氧化物歧化酶;MDA:丙二醛;SP:可溶性蛋白;SS:可溶性糖;BT:甜菜碱;Pro:脯氨酸。

Note: Different lowercase letters indicate significant difference among different salt treatments ( $P < 0.05$ ). Different capital letters indicate significant difference among different stages ( $P < 0.05$ ). AB: Above-ground biomass; UB: Under-ground biomass; CAT: Catalase; POD: Peroxidase; SOD: Superoxide dismutase; MDA: Malondialdehyde; SP: Soluble protein; SS: Soluble sugar; BT: Betaine; Pro: Proline.

显著;地下生物量则从轻度到中度盐胁迫持续显著下降,盐胁迫加剧后则变化较小。说明在幼苗期轻度盐胁迫使油莎豆地上和地下生长受到严重胁迫,随胁迫程度加剧其生物量响应已不显著。块茎初期,地上和地下生物量均在重度盐胁迫降至最低,块茎后期,地上和地下生物量均随胁迫程度增强而呈明显线性下降趋势,但重度盐胁迫与盐土处理间差异均不显著。可以看出,生长时间越长,不同盐分处理间的差异越明显,高盐胁迫的抑制作用也越突出。

进一步分析还发现,随生育期延长,对照处理的地上和地下生物量及中度盐胁迫处理的地上部生物量均呈线性增加趋势,轻度盐分处理的地上部生物量先呈线性增加,在块茎中期后变化则不显著。重度胁迫和盐土处理的地上生物量均先随生育期延长显著增加,在块茎中期后变化很小,地下生物量则从块茎初期后几乎停止增长。综上所述,重度盐胁迫和盐土处理明显不利于油莎豆的生长发育,从块茎中期开始效果就越来越显著,这可能与其地下部生长明显受到抑制有关。植物受到逆境胁迫时,往往会通过调节植物地上和地下部分的生物量分配来适应环境变化<sup>[18]</sup>。张琳琳等<sup>[29]</sup>研究表明,油莎豆根冠比在胁迫处理 15 d 时随盐浓度的增加而显著增大,而马兴羽等<sup>[16]</sup>研究表明,各盐分处理的根冠比在盐胁迫 30 d 均略有增加,但在盐胁迫 50 d 时又均出现不同程度下降。本研

究表明,油莎豆根冠比在幼苗期和块茎后期均随盐胁迫程度加剧逐渐降低,盐土处理下显著低于CK处理。重度盐胁迫和盐土处理的油莎豆根冠比在块茎初期和中期表现出一定的增加趋势,这也进一步说明高盐条件不利于油莎豆根系生长发育。

### 3.2 不同盐分条件下油莎豆的抗氧化能力差异

盐胁迫下,植物体内会产生过量的活性氧自由基(reactive oxygen species, ROS)。活性氧过多会抑制抗氧化酶的合成及活性,导致植物细胞结构遭到破坏<sup>[30]</sup>。MDA是植物细胞膜脂过氧化的最终产物,常用来反映植物细胞膜脂损伤程度和抗逆性能<sup>[31]</sup>。本研究表明,油莎豆幼苗期MDA含量在各盐分处理下均高于对照,块茎初期轻度盐分处理与对照无显著差异,各盐分处理在块茎中期和后期均与对照处理无显著差异。说明盐分处理在幼苗期导致油莎豆叶片细胞膜的损伤,但随生长时间延长,受损细胞膜得到修复,盐害在一定程度上得到缓解。SOD、POD、CAT是植物体内清除活性氧的重要膜保护酶,三者协同构成了ROS清除系统,保护植物免受盐胁迫引起的损害<sup>[32]</sup>。在高羊茅(*Festuca arundinacea*)<sup>[33]</sup>、梯牧草(*Phleum pratense*)<sup>[34]</sup>等研究中均发现,抗氧化酶活性随着盐碱胁迫程度增加而明显增强。本研究表明,在幼苗期,油莎豆的CAT和SOD活性在不同盐分处理下均高于对照处理,这表明油莎豆在该时期主要通过提高CAT和SOD活性来清除细胞中过量的ROS,减轻膜受伤程度。在块茎初期,叶片CAT、POD和SOD活性均高于CK处理,表明在该阶段油莎豆通过CAT、POD和SOD三者活性的提高来降低细胞间ROS的含量,保护细胞结构。在块茎中期油莎豆叶片依旧保持较高的SOD活性,而在块茎后期,CAT活性随盐胁迫程度加剧而显著升高,表明块茎中期SOD是油莎豆抗氧化酶系统的主要贡献者,块茎后期则依靠CAT活性的提高来减轻细胞膜损伤。随生长期延长,各盐分处理的叶片CAT和POD活性均呈下降趋势,但SOD活性总体呈显著增加趋势。可以看出,在不同生长时期油莎豆均具有较强的抗氧化能力,但起作用的抗氧化酶不同,进一步说明油莎豆在盐胁迫下的反应显示出一定的阶段性特点,显示出油莎豆在适应环境胁迫方面具有一定的弹性和灵活性。

### 3.3 不同盐分条件下油莎豆的渗透调节响应

植物在盐分胁迫下通常会采取合成和积累渗透物质的策略来进行渗透压调节,以应对盐胁迫引起的水分失衡和离子毒害<sup>[35]</sup>。不同植物有机渗透调节物质因其对盐胁迫响应的贡献度不同而异。研究发现雾冰藜(*Grubovia dasyphylla*)、刺沙蓬(*Salsola tragus*)和白茎盐生草(*Halogeton arachnoideus*)3种藜科植物通过积累可溶性糖和游离脯氨酸来缓解渗透胁迫<sup>[36]</sup>,不同种质小黑麦(*Triticosecale*)在盐胁迫下的淀粉和可溶性蛋白含量均较对照呈下降趋势<sup>[37]</sup>。还有研究表明植物不同生长发育阶段应对外界逆境胁迫的敏感性也不同<sup>[38]</sup>,如在生长初期,羊草(*Leymus chinensis*)抵抗盐胁迫条件主要的渗透调节物质为脯氨酸,而生育后期由甜菜碱来维持细胞的渗透平衡<sup>[39]</sup>。本研究中,幼苗期和块茎初期各盐分处理下油莎豆叶片可溶性糖、可溶性蛋白和甜菜碱含量均高于对照,这说明油莎豆在该时期主要通过这3种渗透调节物质的大量累积来适应盐胁迫。块茎中期,不同盐分处理下叶片渗透调节物质含量与对照相比并无显著差异,这可能是在该生长期油莎豆的地上和地下生物量均出现显著增加,对体内渗透调节物质累积产生了稀释效应,对盐胁迫已产生了一定的适应能力。块茎后期,各盐胁迫处理的油莎豆叶片中可溶性蛋白和甜菜碱含量均高于对照处理,二者成为主要的渗透调节物质。梁培鑫等<sup>[40]</sup>在壤土混合盐碱胁迫中发现油莎豆主要通过脯氨酸与可溶性糖的积累以缓解盐害,本研究的渗透调节物质与其结果不一致可能与土壤条件、采样时期和品种不同等有关。

盐胁迫中植物通常还会受到离子胁迫<sup>[41]</sup>,Na<sup>+</sup>吸收过量会引发渗透胁迫,Cl<sup>-</sup>累积过量会抑制植物的生长和产量<sup>[42]</sup>,K<sup>+</sup>参与细胞膨压控制、光合代谢和酶活化等重要过程,是植物生长发育所必需的大量元素和渗透调节物质的重要组分<sup>[16,37]</sup>。植物保持低Na<sup>+</sup>高K<sup>+</sup>也是维持渗透调节的主要机制,耐盐能力较强的植物往往能保持较高的K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup><sup>[43]</sup>。本研究中,在幼苗期轻度胁迫处理的Na<sup>+</sup>和Cl<sup>-</sup>含量均显著高于对照,K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup>则显著低于对照,说明油莎豆的离子平衡已被打破,大量Na<sup>+</sup>的吸收抑制了K<sup>+</sup>的吸收,随盐胁迫程度加剧,Na<sup>+</sup>、Cl<sup>-</sup>和K<sup>+</sup>含量均显著下降,K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup>也有下降但不显著。这可能是高盐胁迫下油莎豆叶片中可溶性蛋白、可溶性糖及甜菜碱等有机渗透调节物质的大量累积提高了其渗透调节能力,同时降低了Na<sup>+</sup>和Cl<sup>-</sup>等无机离子的吸收,进而缓解盐害。在

块茎初期、中期和后期,叶片 $\text{Na}^+$ 和 $\text{Cl}^-$ 含量均随盐胁迫程度加剧呈上升趋势,但各处理的两个离子含量在3个时期变化均不显著,且均显著低于其幼苗期含量。这表明随着油莎豆生育期延长显著降低了 $\text{Na}^+$ 和 $\text{Cl}^-$ 在植物体内的累积,这可能与油莎豆根系生长受到的盐胁迫抑制作用有关。在块茎初期,轻、中度胁迫处理的 $\text{K}^+$ 含量与 $\text{K}^+/\text{Na}^+$ 与对照处理相比均无显著差异,重度胁迫和盐土处理 $\text{K}^+/\text{Na}^+$ 显著低于对照处理,且重度胁迫 $\text{K}^+$ 含量低于对照处理,在块茎中期和后期各处理的 $\text{K}^+$ 含量均较前期显著下降,且处理间差异均不显著,各处理的 $\text{K}^+/\text{Na}^+$ 在块茎中期和后期也较前期显著下降,且随胁迫程度增加而显著下降。由此可见,高盐胁迫下 $\text{Na}^+$ 的累积在整个生育期都显著抑制了 $\text{K}^+$ 吸收,同时也表明油莎豆在整个生育期并不依靠 $\text{K}^+$ 和 $\text{Na}^+$ 间的平衡来进行渗透调节。

#### 3.4 不同生长时期油莎豆的耐盐特性

在评定植物的耐盐性时,可以综合考虑多个指标,并采用模糊数学中的隶属函数进行综合评价,可更全面地反映植物对盐胁迫的适应能力<sup>[34]</sup>。陆地棉在不同时期的耐盐能力由高到低依次表现为:苗期、芽期和萌发期<sup>[9]</sup>,向日葵(*Helianthus annuus*)不同种质在不同生育期表现出不同耐盐性<sup>[44]</sup>。耐盐性综合评价结果表明,油莎豆在幼苗期对盐胁迫最为敏感,各盐分处理下油莎豆综合耐盐能力均显著低于对照处理。随着生育期继续延长,油莎豆应对盐胁迫的敏感性降低并保持稳定。块茎初期时,轻度盐胁迫处理与对照处理之间无显著差异,但盐土条件仍会使其综合耐盐能力显著降低,说明持续低浓度盐分处理更易激发油莎豆对土壤盐分的适应性。块茎中期至块茎后期阶段,不同盐分处理下油莎豆综合耐盐能力与对照处理相比均无显著差异,但重度盐分胁迫和盐土处理综合评价处于低值,进一步说明生长时间越长,高盐胁迫的抑制作用逐渐突出。此外,块茎初期和后期油莎豆综合评价与其生长表现一致,而在幼苗期和块茎中期并无类似发现,这表明仅用一个时期的生长生理参数并不能代表整个生育期的耐盐能力。

#### 4 结论

从幼苗期到块茎后期,各盐分处理对油莎豆地上和地下生物量累积均有明显抑制作用,在块茎期盐胁迫程度越高抑制作用越明显。在整个生长期, $\text{K}^+$ 和 $\text{Na}^+$ 间的平衡并不是其主要渗透调节机制。不同生育期缓解盐胁迫损伤的方式不同,在幼苗期和块茎初期,油莎豆主要通过可溶性蛋白、可溶性糖以及甜菜碱等有机物质的积累,并提高CAT和SOD活性;块茎中期主要依靠SOD活性的提高;块茎后期则主要通过可溶性蛋白和甜菜碱的大量积累及SOD活性的提高来缓解盐害。从综合适应性及生长表现来看,土壤中 $\text{NaCl}$ 添加量 $\leq 1.0 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 更适宜于油莎豆的生长。本研究结果可对新疆沙质盐渍化土地油莎豆规模化种植提供科学理论支撑。

#### 参考文献 References:

- [1] Hu Y, Yang F, Yang N, *et al.* Analysis and prospects of saline-alkali land in China from the perspective of utilization. Chinese Journal of Soil Science, 2023, 54(2): 489–494.  
胡炎, 杨帆, 杨宁, 等. 盐碱地资源分析及利用研究展望. 土壤通报, 2023, 54(2): 489–494.
- [2] Tian C Y, Mai W X, Zhao Z Y. Study on key technologies of ecological management of saline alkali land in arid area of Xinjiang. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(22): 7064–7068.  
田长彦, 买文选, 赵振勇. 新疆干旱区盐碱地生态治理关键技术研究. 生态学报, 2016, 36(22): 7064–7068.
- [3] Wang S P, Chen Y, Pan D W, *et al.* Review on salt marshes management: status, problems and countermeasures. Industrial Minerals & Progressing, 2023, 52(11): 59–68.  
王世平, 陈月, 潘大伟, 等. 盐碱地治理研究综述: 现状、问题与对策. 化工矿物与加工, 2023, 52(11): 59–68.
- [4] Liu Y L, Zhao Y, Xu M Q, *et al.* Effect of row spacing on the growth of *Cyperus esculentus* L. and soil properties in extremely arid region. Acta Agrestia Sinica, 2021, 29(11): 2486–2493.  
刘亚兰, 赵月, 徐梦琦, 等. 极端干旱区种植行距对油莎豆生长及土壤特性的影响. 草地学报, 2021, 29(11): 2486–2493.
- [5] Ren Z X, Shi J N, He J X, *et al.* Effects of salt stress on growth and physiological characteristics of *Carex leucochlora*. Acta Agrestia Sinica, 2022, 30(8): 2045–2052.  
任智新, 史建楠, 何佳星, 等. 盐胁迫对青绿苔草生长及生理特性的影响. 草地学报, 2022, 30(8): 2045–2052.
- [6] Li D, Si J H, Li J Y, *et al.* Physiological responses and differences of *Populus euphratica* to salt stress and drought stress.

Journal of Desert Research, 2023, 43(2): 205–215.

李端, 司建华, 李继彦, 等. 胡杨(*Populus euphratica*)对盐胁迫和干旱胁迫的生理响应特征. 中国沙漠, 2023, 43(2): 205–215.

- [7] Qiu L Z, Huang Y J, Huang J Q, *et al.* Comparative study on vegetal and physiological characteristics of different salt-tolerant plants under salt stress. Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Sciences), 2006, 32(4): 420–427.  
裘丽珍, 黄有军, 黄坚钦, 等. 不同耐盐性植物在盐胁迫下的生长与生理特性比较研究. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2006, 32(4): 420–427.
- [8] Chen T X. Study on salt tolerance at different growth periods in fall dormancy standard varieties of alfalfa (*Medicago sativa*). Beijing: Beijing Forestry University, 2009.  
陈托兄. 不同生育时期紫花苜蓿秋眠型标准品种耐盐机制研究. 北京: 北京林业大学, 2009.
- [9] Wang J J, Wang D L, Fan W L, *et al.* The characters of salt-tolerance at different growth stages in cotton. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(13): 3720–3727.  
王俊娟, 王德龙, 樊伟莉, 等. 陆地棉萌发至三叶期不同生育阶段耐盐特性. 生态学报, 2011, 31(13): 3720–3727.
- [10] Tan W, Liu J T, Lyu C T, *et al.* Identification of salt tolerance of potato at different fertility stages. Journal of Yunnan Normal University (Natural Sciences Edition), 2023, 43(4): 29–35.  
谭薇, 刘金涛, 吕春桃, 等. 马铃薯不同生育期耐盐性鉴定. 云南师范大学学报(自然科学版), 2023, 43(4): 29–35.
- [11] Xie L J, Duan M, Pan X B, *et al.* Identification and analysis of salt tolerance in different type rice cultivars during seedling and whole plant growth stage. Acta Agricultura Universitatis Jiangxiensis, 2015, 37(3): 404–410.  
谢留杰, 段敏, 潘晓飏, 等. 不同类型水稻品系苗期和全生育期耐盐性鉴定与分析. 江西农业大学学报, 2015, 37(3): 404–410.
- [12] Pan X B, Huang S J, Chen K, *et al.* Selection of rice restorer lines with salinity tolerance through salt solution irrigation over whole growth stage under field conditions. Chinese Journal of Rice Science, 2012, 26(1): 49–54.  
潘晓飏, 黄善军, 陈凯, 等. 大田全生育期盐水灌溉胁迫筛选水稻耐盐恢复系. 中国水稻科学, 2012, 26(1): 49–54.
- [13] Yang L S, Li G P. Study on effects of NaCl stress on tuber germination and seedling growth of *Cyperus esculentus*. Resource Development & Market, 2014, 30(7): 771–774.  
杨鹭生, 李国平. NaCl胁迫对油莎豆块茎萌发与幼苗生长的影响. 资源开发与市场, 2014, 30(7): 771–774.
- [14] Tang R, Liang P X, Guo C L, *et al.* Effect of saline-alkali stress on growth and physiological characters of *Cyperus esculentus* L. seedlings. Journal of Zhejiang Agricultural Sciences, 2022, 63(3): 528–533.  
唐榕, 梁培鑫, 郭晨荔, 等. 盐碱胁迫对油莎豆幼苗生长和生理性状的影响. 浙江农业科学, 2022, 63(3): 528–533.
- [15] Wang Y Z, Ding G D, Cui X R, *et al.* Effects of saline-alkali stress on the growth and photosynthetic characteristics of *Cyperus esculentus* and the responses of protective enzymes. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2022, 36(5): 146–152.  
王艺臻, 丁国栋, 崔欣然, 等. 盐碱复合胁迫对油莎豆生长和光合特性的影响. 干旱区资源与环境, 2022, 36(5): 146–152.
- [16] Ma X Y, Huang C B, Zeng F J, *et al.* To simulate the growth and physiological responses of *Cyperus esculentus* seedlings to salt stress in sandy soil. Arid Zone Research, 2022, 39(6): 1862–1874.  
马兴羽, 黄彩变, 曾凡江, 等. 沙地盐胁迫对油莎豆幼苗生理生长影响的模拟研究. 干旱区研究, 2022, 39(6): 1862–1874.
- [17] Huang S W, Gao W, Tang J W, *et al.* Total salt content and ion composition in tillage layer of soils in the main vegetable production regions of China. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2016, 22(4): 965–977.  
黄绍文, 高伟, 唐继伟, 等. 我国主要菜区耕层土壤盐分总量及离子组成. 植物营养与肥料学报, 2016, 22(4): 965–977.
- [18] Xu H Y, Zhao Y, Ruan Q, *et al.* Resistance of quinoa seedlings under different salt-alkali stress levels. Acta Prataculturae Sinica, 2023, 32(1): 122–130.  
许浩宇, 赵颖, 阮倩, 等. 不同混合盐碱下藜麦幼苗的抗性研究. 草业学报, 2023, 32(1): 122–130.
- [19] Gao J F. Experimental guidance for plant physiology. Beijing: Higher Education Press, 2006: 195–197, 258.  
高俊凤. 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社, 2006: 195–197, 258.
- [20] Kumari G J, Reddy A M, Naik S T, *et al.* Jasmonic acid induced changes in protein pattern, antioxidative enzyme activities and peroxidase isozymes in peanut seedlings. Biologia Plantarum, 2006, 50: 219–226.
- [21] Chen L, Zhang X L, Gao Z, *et al.* Effect of lanthanum nitrate spraying on osmotic regulating substance accumulation in navel orange leaves. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2021, 37(29): 114–119.

- 陈璐, 张小丽, 高柱, 等. 喷施硝酸铜对脐橙叶片渗透调节物质的影响. 中国农学通报, 2021, 37(29): 114–119.
- [22] Li H S. Principles and techniques of plant physiology and biochemical experiments. Beijing: Higher Education Press, 2000: 195–197, 258.  
李合生. 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社, 2000: 195–197, 258.
- [23] Wang J H, Wang L L, Wu Y M, *et al.* Measure of the amount of betaine in fodder beet by colorimetry. China Beet & Sugar, 2008(1): 5–7, 28.  
王金贺, 王丽丽, 吴玉梅, 等. 比色法测定饲料甜菜中甜菜碱含量. 中国甜菜糖业, 2008(1): 5–7, 28.
- [24] Wang R, Shi X M, Zhang Y X, *et al.* Relationships between salt tolerance and ion absorption, photosynthetic characteristics of different grape rootstocks under NaCl stress. Agricultural Research in the Arid Areas, 2023, 41(3): 114–126.  
王瑞, 史晓敏, 张艳霞, 等. NaCl胁迫下不同葡萄砧木耐盐性与其离子吸收、光合特性的关系. 干旱地区农业研究, 2023, 41(3): 114–126.
- [25] Yang F R, Liu W Y, Huang J, *et al.* Physiological responses of different quinoa varieties to salt stress and evaluation of salt tolerance. Acta Prataculturae Sinica, 2017, 26(12): 77–88.  
杨发荣, 刘文瑜, 黄杰, 等. 不同藜麦品种对盐胁迫的生理响应及耐盐性评价. 草业学报, 2017, 26(12): 77–88.
- [26] Vicente O, Boscaiu M, Naranjo M Á, *et al.* Responses to salt stress in the halophyte *Plantago crassifolia* (Plantaginaceae). Journal of Arid Environments, 2004, 58(4): 463–481.
- [27] Wang J W, Zhao C Z, Zhao L C, *et al.* Response of root morphology and biomass of *Phragmites australis* to soil salinity in inland salt marsh. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(13): 4843–4851.  
王继伟, 赵成章, 赵连春, 等. 内陆盐沼芦苇根系形态及生物量分配对土壤盐分因子的响应. 生态学报, 2018, 38(13): 4843–4851.
- [28] Liang D, Yang Y J, Geng B, *et al.* Identification of salt tolerance and physiological characteristics of new germplasm of distant hybridization of cotton. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2024, 39(1): 95–103.  
梁栋, 杨于杰, 耿彪, 等. 棉花远缘杂交新种质耐盐性鉴定及生理特性分析. 华北农学报, 2024, 39(1): 95–103.
- [29] Zhang L L, Yu M H, Ding G D, *et al.* Effects of salt and alkali stress on the growth and physiological characteristics of *Cyperus esculentus*. Science of Soil and Water Conservation, 2022, 20(2): 65–71.  
张琳琳, 于明含, 丁国栋, 等. 盐碱胁迫对油沙豆生长和生理特性的影响. 中国水土保持科学, 2022, 20(2): 65–71.
- [30] Li H Y, Liao F Z, Liu J C, *et al.* Effects of salt stress on physiological characteristics and photosynthetic fluorescence parameters of sweet cherry rootstocks. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2023, 43(1): 127–135.  
李焕勇, 廖方舟, 刘景超, 等. 盐胁迫对甜樱桃砧木生理特性及光合荧光参数的影响. 西北植物学报, 2023, 43(1): 127–135.
- [31] Tommasino E, Griffa S, Grunberg K, *et al.* Malondialdehyde content as a potential biochemical indicator of tolerant *Cenchrus ciliaris* L. genotypes under heat stress treatment. Grass and Forage Science, 2012, 67(3): 456–459.
- [32] Xu S N, Li Y, Chen Z L, *et al.* Physiological integration of antioxidant enzymes and malondialdehyde in connected and disconnected *Zoysia japonica* clonal ramet under nutrient heterogeneity. Pratacultural Science, 2018, 35(2): 341–347.  
徐苏男, 李悦, 陈忠林, 等. 养分异质条件下连接和断开结缕草克隆分株抗氧化酶及丙二醛的生理整合. 草业科学, 2018, 35(2): 341–347.
- [33] Zhu T Q, Lu Z Y, Hu S Y, *et al.* Effects of salt stress on growth and physiological characteristics of two tall fescue cultivars. Acta Agrestia Sinica, 2022, 30(8): 2082–2088.  
朱天奇, 鲁泽宇, 胡桑源, 等. 盐胁迫对两个高羊茅品种幼苗生长及生理特性的影响. 草地学报, 2022, 30(8): 2082–2088.
- [34] Yuan H, Zhang X H, Han X Q, *et al.* Effects of salt and alkali stresses 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.
- [35] Zhang J L, Li H R, Guo S Y, *et al.* Research advances in higher plant adaptation to salt stress. Acta Prataculturae Sinica, 2015, 24(12): 220–236.  
张金林, 李惠茹, 郭姝媛, 等. 高等植物适应盐逆境研究进展. 草业学报, 2015, 24(12): 220–236.
- [36] 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(3): 128–141.  
郭文婷, 王国华, 缙倩倩. 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(3):

128—141.

- [37] Zhang Y Y, Li X Y, Wang B, *et al.* Effects of salt stress on water use efficiency and osmotic adjustment of seedlings of different triticale strains. *Acta Prataculturae Sinica*, 2024, 33(4): 87—98.  
张译尹, 李雪颖, 王斌, 等. 盐胁迫对不同种质小黑麦幼苗水分利用效率和渗透调节的影响. *草业学报*, 2024, 33(4): 87—98.
- [38] Gutterman Y. *Seed germination in desert plants*. New York: Springer Science & Business Media, 2012.
- [39] Cui X Y, Liu Z Y, Hu Y J, *et al.* Comparison of osmoregulatory substance contents and antioxidase activity in leaves of *Leymus chinensis* in different salinized grassland. *Chinese Journal of Grassland*, 2012, 34(5): 40—46.  
崔喜艳, 刘忠野, 胡勇军, 等. 不同盐碱草地羊草叶片渗透调节物质含量和抗氧化酶活性的比较. *中国草地学报*, 2012, 34(5): 40—46.
- [40] Liang P X, Tang R, Guo R, *et al.* Effect of mixed salt-alkaline stress on growth and physiological characteristics in *Cyperus esculentus* L. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2022, 36(10): 185—192.  
梁培鑫, 唐榕, 郭睿, 等. 混合盐碱胁迫对油莎豆生长及生理性状的影响. *干旱区资源与环境*. 2022, 36(10): 185—192.
- [41] Liu A R, Zhang Y B, Zhong Z H, *et al.* Effects of salt stress on the growth and osmotica accumulation of *Coleus blumei*. *Acta Prataculturae Sinica*, 2013, 22(2): 211—218.  
刘爱荣, 张远兵, 钟泽华, 等. 盐胁迫对彩叶草生长和渗透调节物质积累的影响. *草业学报*, 2013, 22(2): 211—218.
- [42] Rajappa S, Krishnamurthy P, Huang H, *et al.* The translocation of a chloride channel from the Golgi to the plasma membrane helps plants adapt to salt stress. *Nature Communications*, 2024, 15(1): 3978.
- [43] Hou W J, Ma D M, Zhang L, *et al.* Modulation of salt tolerance in *Echinochloa frumentacea* by foliar spraying of epibrassinolide. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2024, 44(4): 517—528.  
侯汶君, 麻冬梅, 张玲, 等. 叶面喷施表油菜素内酯对湖南稷子耐盐性的调控作用. *西北植物学报*, 2024, 44(4): 517—528.
- [44] Li Y X, Wang L, Wang W, *et al.* Salt tolerance evaluation of sunflower germplasm resources. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2024, 25(9): 1480—1492.  
李玉骁, 汪磊, 汪魏, 等. 向日葵种质资源的耐盐性评价. *植物遗传资源学报*, 2024, 25(9): 1480—1492.