

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.04.010

引用格式:张晶,丛英利,加沙尔,等.赖草幼苗根系表型可塑性对盐胁迫的适应性响应[J].草地学报,2026,34(4):1242—1251

ZHANG Jing, CONG Ying-li, JIA Sha-er, et al. Adaptive Responses of Root Phenotypic Plasticity of *Leymus secalinus* Seedlings to Salt Stress[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(4):1242—1251

赖草幼苗根系表型可塑性对盐胁迫的适应性响应

张晶^{1,2}, 丛英利², 加沙尔², 李翔², 黄清亮¹, 阿依娜扎尔·艾拉吾敦¹,
阿卜来提·阿卜杜海比尔¹, 叶尔卡什·达列力¹, 郑伟^{1,3*}

(1. 新疆农业大学草业学院, 新疆乌鲁木齐 830052; 2. 新疆维吾尔自治区草原总站, 新疆乌鲁木齐 830049;
3. 新疆维吾尔自治区草地资源与生态重点实验室, 新疆乌鲁木齐 830052)

摘要:为指导盐渍化草地修复中土壤特性改良、播种时期确定及幼苗保育等实践,本研究以盐渍化草地生态系统先锋物种赖草(*Leymus secalinus*)为研究对象,采用NaCl与Na₂SO₄按1:2比例配制的低、中、高盐度溶液进行盆栽模拟试验,探究了盐胁迫及其与苗龄的交互作用对幼苗根系表型可塑性的影响。结果表明:盐胁迫使根系分布浅层化,苗龄是根系生物量垂直分配的主导因子($P<0.001$),盐分主效应及交互作用仅在特定条件下显著。盐浓度和苗龄对根长、根表面积和根体积均存在显著独立与交互抑制效应($P<0.01$),其中根体积的交互效应最强($F=36.878$),显示盐害随幼苗生长呈非线性增强。根尖数随盐度增加而减少,高龄苗更敏感;根角度在二、三叶期受盐抑制显著。根系分形维数呈低盐升高、中高盐降低的非线性响应($P<0.05$)。本研究揭示了盐胁迫下赖草幼苗的阶段性适应策略,为提升赖草在盐碱地生态修复中的应用潜力提供依据。

关键词:赖草;盐胁迫;苗龄;根系;表型可塑性

中图分类号:S812

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)04-1242-10

Adaptive Responses of Root Phenotypic Plasticity of *Leymus secalinus* Seedlings to Salt Stress

ZHANG Jing^{1,2}, CONG Ying-li², JIA Sha-er², LI Xiang², HUANG Qing-liang¹, AYINAZHA Elawudun¹,
ABULAITI Abuduhaibier¹, YERKASHI Dalieli¹, ZHENG Wei^{1,3*}

(1. College of Grassland Science, Xinjiang Agricultural University, Urumqi, Xinjiang 830052, China; 2. Grassland General Station of Xinjiang Uygur Autonomous Region, Urumqi, Xinjiang 830049, China; 3. Xinjiang Key Laboratory of Grassland Resources and Ecology, Urumqi, Xinjiang 830052, China)

Abstract: The restoration of saline grasslands relies on effective soil amelioration, precise seeding timing, and successful seedling establishment. In this study, the pioneer grass species *Leymus secalinus* was used as test material, and low, medium, and high salinity levels of salt stress were set up using a 1:2 ratio of NaCl and Na₂SO₄. The effects of salt stress and its interaction with seedling age on root system phenotypic plasticity were investigated. Our results showed that salt stress made roots grow shallower. Seedling age was the main factor controlling root biomass distribution ($P<0.001$). Salt alone and its interaction with age were only significant in some cases. Salt and age both reduced root length, surface area, and volume ($P<0.01$). Their interaction had the strongest effect on root volume ($F=36.878$). Salt damage increased nonlinearly as the seedling grew. Root tip number decreased with higher salt. Older seedlings were more sensitive to salt. Root angle significantly reduced at the two- and three-leaf stages. Also, root fractal dimension showed a nonlinear response, and

收稿日期:2025-04-17;修回日期:2025-06-06

基金项目:新疆维吾尔自治区2024年林业发展补助资金(林草科技)项目(项目编号XJLYKJ-2024-07);新疆维吾尔自治区2023年林业发展补助资金(林草科技)项目(项目编号XJLYKJ-2023-16)资助

作者简介:张晶(1986-),女,汉族,甘肃武威人,高级畜牧师,博士研究生,主要从事草地资源管理与草原保护研究,E-mail: cyzz505@126.com; *通信作者 Author for correspondence, E-mail: zw065@126.com

increased under low salt but decreased under medium and high salt ($P < 0.05$). This study revealed the phased adaptation strategies of *Leymus secalinus* seedlings under salt stress, providing a basis for enhancing the application potential of *Leymus secalinus* in ecological restoration of saline grasslands.

Key words: *Leymus secalinus*; Salt stress; Seedling age; Root system; Phenotypic plasticity

土壤盐渍化是影响全球草地生态系统健康的关键因素^[1],尤其在干旱和半干旱区,土壤盐分累积导致草地退化、植被覆盖度下降,严重威胁生态安全^[2-4]。赖草(*Leymus secalinus*)作为我国北方盐碱地生态修复的先锋草种^[5-6],其幼苗定植成功与否直接决定草地系统恢复效能^[7-9]。因此,深入探究赖草幼苗在盐胁迫环境下根系表型可塑性响应,对于揭示其耐盐适应策略、提升盐碱地植被重建效率具有重要的理论与实践意义。

根系作为植物感知土壤环境胁迫的首要器官,其空间分布和形态特征的可塑性是植物应对盐胁迫的重要生存策略,对逆境适应起到决定性作用^[10-12]。研究表明,盐胁迫对植物根系的影响始于萌发初期并持续至不同发育阶段:其在抑制胚根伸长的同时^[13-15],会在幼苗期系统性地改变根系的生长方向、拓扑结构及分布范围,使其展现出表型可塑性^[12,16],这是植株规避盐害、维持生存的关键适应性策略。大量研究证实,不同植物或基因型会采取不同的根系策略以应对盐胁迫。例如,柽柳(*Tamarix chinensis*)通过增加深层根系分配、增大根冠比以寻求低盐水源^[17];小麦(*Triticum aestivum*)通过增加侧根密度和长度以扩大吸收范围^[18];四翅滨藜(*Atriplex canescens*)表现出根系生长的整体抑制^[19];而羊草(*Leymus chinensis*)表现为增加根系的总长度和表面积以扩大吸收范围,同时减小根系直径和体积以降低根系中盐积累^[20]。这些可塑性变化是植物综合成本与收益后形成的适应性对策。

当前,“一体化保护修复”强调多要素协同治理,而盐渍化草地修复需重点关注“草-土”互作机制,一方面,根系表型可塑性是植物适应盐渍环境的关键^[10,21];另一方面,盐分时空异质性要求修复技术匹配植物生育阶段动态需求^[22-25]。然而,近年来,多数相关研究主要聚焦于牧草、草坪草早期建立阶段对盐胁迫的生理动态响应规律^[26-28]。相比之下,针对生态草的研究仍较为匮乏,尤其赖草幼苗根系表型可塑性对盐胁迫的响应策略尚不明确,这极大地限制了我们充分挖掘赖草在盐渍化草地修复实践中的应用潜力。

本研究以赖草幼苗为研究对象,通过设置不同

盐浓度梯度(对照CK、低盐 S_1 、中盐 S_2 、高盐 S_3)及苗龄阶段(二叶期、三叶期、四叶期),系统探究根系生物量分布、形态特征(根长、表面积、体积)及构型参数(根尖数、根角度、分形维数)对盐胁迫的动态响应,明确不同苗龄阶段赖草根系表型可塑性对盐浓度梯度的动态响应规律,并揭示盐胁迫下根系构型时序性重塑的特征及其生态适应意义,为提高盐渍化草地修复中赖草幼苗定植成功率提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

赖草种子于2022年8月采自新疆塔城地区裕民县盐化草甸(46°07'00" N, 82°48'22" E),经风干去杂后于室温干燥条件下保存。2023年4月13日采用标准穴播法在奇台试验基地(44°01'06" N, 89°34'24" E)进行播种,行距50 cm×株距30 cm,每穴播种10粒。幼苗出土后持续监测生长状态,于2023年5月12日(即播种后第30天),对大田幼苗进行系统性筛选并完成移栽。

1.2 试验设计

本试验采用双因素随机区组设计,设3个苗龄(分别为二叶期、三叶期、四叶期),基于田间自然发育差异同步获取二叶期、三叶期及四叶期植株,多苗龄同步筛选标准如下:

二叶期:第2片真叶完全展开,第3片真叶未突破叶鞘;

三叶期:第3片真叶展开度 $\geq 80\%$,第4片真叶叶尖可见;

四叶期:第4片真叶长度达成熟叶2/3以上,第5片真叶处于卷筒期。

针对单穴内10株幼苗的竞争差异,从相邻穴中分别选取符合目标叶龄的个体,混合后重新分组,以消除单穴内微环境的干扰。使用便携式光合仪(LI-6800)测定目标叶龄个体的净光合速率,仅保留各苗龄组内变异系数 $< 15\%$ 的个体;通过LA-S植物根系分析仪(杭州万深检测科技有限公司)剔除单株总根长超出组均值 $\pm 15\%$ 的个体。

1.3 移栽和培养条件

移栽采用直径17 cm×高度15 cm的聚乙烯盆,基质为菜园土,有机质含量为17.055 g·kg⁻¹,全氮含量为0.655 g·kg⁻¹,速效氮含量为71.4 g·kg⁻¹,全磷含量为1.398 g·kg⁻¹,速效磷含量为35.3 g·kg⁻¹,全钾含量为12.658 g·kg⁻¹,速效钾含量为477 g·kg⁻¹。每盆装填均质化基质3.5 kg,按苗龄梯度选择整齐度≥90%的幼苗,每盆定植3株同苗龄植株。移栽后前3天置于遮光率70%的荫棚缓苗,随后转入全光照栽培区。采用定量灌溉系统维持土壤含水量在田间持水量的70%±5%,每周补充设定盐浓度的Hoagland营养液1次。

1.4 盐处理方法

依据Shahid等^[29]的盐渍土分类标准确定胁迫梯度,将NaCl和Na₂SO₄按照1:2的比例配制成盐溶液,分别设置0.32 g·kg⁻¹的低盐处理(S₁)、0.49 g·kg⁻¹的中盐处理(S₂)以及0.86 g·kg⁻¹的高盐处理(S₃)三个盐胁迫梯度,并以纯水作为对照处理(CK)。每个处理组合设置5次重复,共60个实验单元(3苗龄×4盐浓度×5重复)。盐处理实验于移栽缓苗后的第4天(2023年5月16日)开始,试验周期为31天,即从2023年5月16日至2023年6月15日。在此期间,所有植株均接受相同的盐处理和处于相同的环境条件。

1.5 环境条件

本试验在野外全光照条件下进行,试验期间日均温度27℃,昼夜温差14.87℃,空气相对湿度33%,降雨时均使用遮雨棚防止降水对试验的干扰,确保试验容器土壤水分的变化完全受控于人为定量补水的调控。

1.6 测定项目与方法

盐胁迫第30天,将所有处理幼苗植株整株挖出,过程中不伤及根系,用流水将根部冲洗干净后放置于干净的玻璃板上,利用LA-S植物根系分析仪(杭州万深检测科技有限公司)分析根系的形态和空间构型指标^[30]:根系生物量(Root biomass)、根长(Root length)、根表面积(Root surface area)、根体积(Root volume)、根尖数(Root tip number)、根角度(Root angle)、根分形维数(Root fractal dimension)。

1.7 数据处理

原始数据经Microsoft Excel 2021标准化处理之后,运用SPSS Statistics 24.0(IBM Corp., USA)开展统计分析。在完成数据正态性(Shapiro-Wilk检验)以及方差齐性(Levene检验)验证且结果通过后,依据不同苗龄组在特定盐胁迫条件下的表型差异,实施单因素方差分析(One-Way ANOVA),并结合Tukey's HSD法进行多重比较。根系生物量垂直分布模式借助堆叠柱状图进行可视化呈现。针对盐胁迫与苗龄对根系资源分配的交互效应,运用混合效应模型(Mixed-effects Model)展开量化解析^[31]。以经对数(log)转换后的表层与深层根生物量比值作为因变量,固定效应涵盖盐浓度梯度、苗龄阶段及其交互项,随机效应纳入区组嵌套结构。模型参数估计采用限制性最大似然法,显著性评估借助Type III方差分析实现。此外,根构型多维度特征、分形属性及拓扑参数的组间差异通过分组柱状图予以呈现。各参数受苗龄与盐胁迫的联合影响采用双因素方差分析(Two-Way ANOVA)进行检验,主效应及交互作用的显著性经F检验判定,多重比较采用Bonferroni校正t检验。所有图形可视化均在R 4.2.2中完成。

2 结果与分析

2.1 幼苗根生物量对盐胁迫的响应

通过对不同盐浓度条件下赖草幼苗根系生物量进行分析发现,盐浓度对赖草幼苗根系生物量有显著影响,且这种影响随着生长阶段的不同而有所差异(表1)。与对照(CK)相比,高盐处理(S₃)均显著降低了三叶期和四叶期赖草在各深度的根系生物量($P<0.05$),而低盐处理(S₁)显著提高了四叶期各深度的根系生物量($P<0.05$),以及三叶期2~6 cm深度根系生物量($P<0.05$),表明三叶期和四叶期根系对低盐有较好的适应性。

进一步分析不同苗龄根生物量垂直分布占比,发现二叶期根系集中分布在0~4 cm,且受盐胁迫影响相对较小(图1A和表1);三叶期根系开始向下发展,与对照(CK)相比,盐胁迫增加了2~4 cm根生物量占比(CK 34%<S₁ 38%<S₂ 39%<S₃ 38%)(图1B和表1)。四叶期盐胁迫增加了0~2 cm根生物量占比(CK 24%<S₁ 26%<S₂ 33%=S₃ 33%),同时明显降低了4~6 cm根生物量占比(CK 40%>S₂ 33%>S₃ 32%)(图1C和表1),表明盐胁迫会致使根系浅层化,且阻碍其向深层发育。

表 1 各处理不同苗龄赖草根生物量分布比较

Table 1 Comparison of root biomass distribution of *Leymus secalinus* at different seedling ages under different treatments

处理 Treatment	根系深度 Root depth /cm	根系生物量 Root biomass /mm ³		
		二叶期 Two-leaf stage	三叶期 Three-leaf stage	四叶期 Four-leaf stage
CK	0~2	2.09±0.71 ^{Ac}	8.47±0.67 ^{Ab}	23.18±2.89 ^{Ba}
S ₁		2.03±0.75 ^{Ac}	8.24±1.59 ^{Ab}	30.78±6.31 ^{Aa}
S ₂		1.93±0.65 ^{Ac}	6.43±0.96 ^{Bb}	20.72±1.70 ^{Ba}
S ₃		1.70±0.58 ^{Ac}	3.91±0.72 ^{Cb}	15.43±3.13 ^{Ca}
CK	2~4	2.15±0.82 ^{Ac}	18.25±0.70 ^{Bb}	35.20±5.26 ^{Ba}
S ₁		2.29±0.63 ^{Ac}	24.51±3.49 ^{Ab}	41.12±7.13 ^{Aa}
S ₂		1.95±0.65 ^{Ac}	16.80±1.00 ^{Bb}	23.78±1.59 ^{Ca}
S ₃		1.34±0.35 ^{Bc}	11.62±4.71 ^{Cb}	16.96±5.60 ^{Da}
CK	4~6	1.21±0.22 ^{Bc}	26.41±4.08 ^{Bb}	39.85±5.76 ^{Ba}
S ₁		1.50±0.34 ^{Ac}	30.95±4.46 ^{Ab}	47.40±7.13 ^{Aa}
S ₂		1.29±0.35 ^{Ac}	19.74±2.78 ^{Cb}	22.43±5.08 ^{Ca}
S ₃		1.19±0.39 ^{Bb}	15.28±2.76 ^{Da}	15.55±4.46 ^{Da}

注:表中根系生物量为广度生物量,用于表征根系投影二维图像在水平方向上的根系生物量空间分布特征。表中CK表示对照处理,S₁表示低盐处理,S₂表示中盐处理,S₃表示高盐处理。数值为平均值±标准差。同列不同大写字母表示相同苗龄不同处理间差异显著($P<0.05$),同行不同小写字母表示相同处理不同苗龄间差异显著($P<0.05$)

Note: The root biomass presented in the table is defined as the breadth biomass, which is calculated by root analysis software based on the horizontal distribution range and morphological parameters of the roots. It serves to characterize the spatial distribution characteristics of root biomass in the horizontal direction, as derived from the two-dimensional projected images of the roots. CK denotes the control treatment, S₁ denotes the low-salt treatment, S₂ denotes the medium-salt treatment, and S₃ denotes the high-salt treatment. The values in the table are mean ± standard deviation. Different uppercase letters in the same column indicate significant differences between different treatments at the same seedling age ($P<0.05$), while different lowercase letters in the same row indicate significant differences between different seedling ages with the same treatment ($P<0.05$)

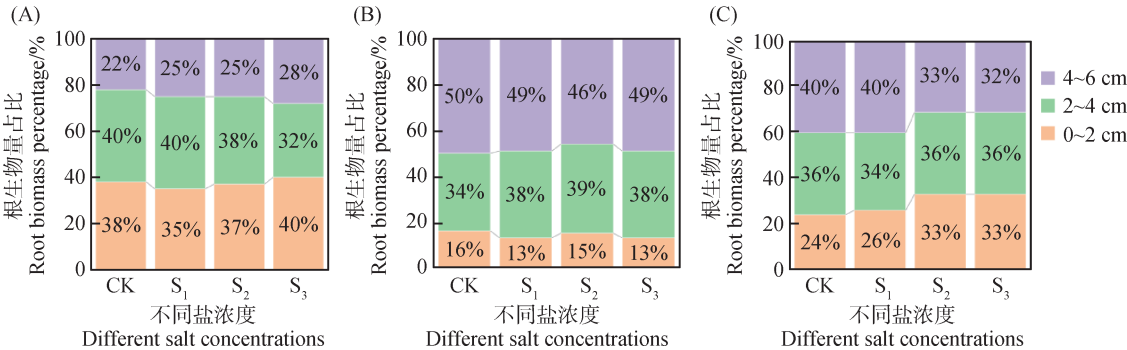


图 1 盐胁迫下不同苗龄赖草根生物量垂直分布规律

Fig. 1 Vertical distribution patterns of *Leymus secalinus* root biomass under salt stress at different seedling ages

注:图 1A、1B 和 1C 分别提供了二叶、三叶和四叶阶段根生物量在不同土壤层分布的详细数据。橙色表示 0~2 cm 土层,绿色代表 2~4 cm 土层,紫色对应 4~6 cm 土层

Note: Figures 1A, 1B, and 1C provide a detailed breakdown of the root biomass distribution across various soil layers for two-leaf stage, three-leaf stage, and four-leaf stage, respectively. The color orange signifies the 0-2 cm soil layer, green represents the 2-4 cm soil layer, and purple corresponds to the 4-6 cm soil layer

进一步用混合效应模型分析了苗龄与盐处理对赖草幼苗根系生物量分布的影响。结果显示,不同苗龄阶段及盐处理对根系表层/深层生物量比具有显著影响(表 2)。其中,苗龄主效应极显著($P<0.001$)。与二叶期相比,三叶期幼苗的表层根生物量占比显著降低($\beta=-1.633, t=-15.60, P<0.001$),四叶期降幅有所减小但仍达显著水平($\beta=-1.041, t=-9.95, P<0.001$)。然而,盐处理主效

应仅在 S₁ 水平显著($P<0.05$)。S₁ 处理显著降低二叶期幼苗表层根生物量占比($\beta=-0.232, t=-2.22, P=0.028$),而 S₂($\beta=-0.122, t=-1.16, P=0.246$)和 S₃($\beta=-0.150, t=-1.44, P=0.152$)处理未达显著水平。

此外,仅四叶期苗龄与盐处理存在显著交互作用($\beta=0.328, t=2.21, P=0.028$),四叶期植株在盐胁迫下呈现补偿效应,随着盐浓度升高,补偿效

应呈现剂量依赖性增强趋势。 S_1 处理下其表层根生物量占比增加0.328单位($t=2.21, P=0.028$), S_2 和 S_3 处理分别增加0.601($t=4.06, P<0.001$)和0.702单位($t=4.74, P<0.001$)。表明高盐环境可能触发了四叶期幼苗更强烈的根系可塑性响应,使

其对盐胁迫表现出独特的适应性调整机制。

模型中区组效应方差成分占比为2.4%(方差 $Var=0.0027$,标准差 $SD=0.052$),表明实验设计有效控制了空间异质性,模型主要解释力来源于固定效应(表3)。

表2 盐浓度、苗龄混合效应模型固定效应结果

Table 2 Fixed effects results of the salinity concentration, seedling age mixed effect model

效应项 Effect term	估计值(β) Estimated value	t 值 t value	P 值 P value	显著性 Significance
截距 Intercept	0.503	6.416	<0.001	***
三叶期 VS 二叶期 Three-leaf stage VS Two-leaf stage	-1.633	-15.60	<0.001	***
四叶期 VS 二叶期 Four-leaf stage VS Two-leaf stage	-1.041	-9.95	<0.001	***
盐处理 S_1 VS CK Salt treatment S_1 VS CK	-0.232	-2.22	0.028	*
盐处理 S_2 VS CK Salt treatment S_2 VS CK	-0.122	-1.16	0.246	ns
盐处理 S_3 VS CK Salt treatment S_3 VS CK	-0.150	-1.44	0.152	ns
三叶期 $\times$ 盐处理 S_1 Three-leaf stage $\times$ Salt treatment S_1	0.025	0.17	0.865	ns
四叶期 $\times$ 盐处理 S_1 Four-leaf stage $\times$ Salt treatment S_1	0.328	2.21	0.028	*
三叶期 $\times$ 盐处理 S_2 Three-leaf stage $\times$ Salt treatment S_2	0.128	0.86	0.389	ns
四叶期 $\times$ 盐处理 S_2 Four-leaf stage $\times$ Salt treatment S_2	0.601	4.06	<0.001	***
三叶期 $\times$ 盐处理 S_3 Three-leaf stage $\times$ Salt treatment S_3	-0.083	-0.56	0.575	ns
四叶期 $\times$ 盐处理 S_3 Four-leaf stage $\times$ Salt treatment S_3	0.702	4.74	<0.001	***

注:模型中苗龄以二叶期为参考组,盐处理以CK为参考组;交互项($\times$)表示变量间的交互效应。表中星号表示统计显著性水平,其中*表示 $P<0.05$,**表示 $P<0.01$,***表示 $P<0.001$,ns表示无显著差异。下同

Note: In the model, seedling age uses the two-leaf stage as the reference group, and salt treatment uses CK as the reference group; the interaction term ($\times$) represents the interaction effect between variables. The asterisks in the table indicate the level of statistical significance, where * indicates $P<0.05$, ** indicates $P<0.01$, *** indicates $P<0.001$, and ns indicates no significant difference. The same as below

表3 随机效应方差分解

Table 3 Variance decomposition of random effect

变异来源 Source of variation	方差成分 Variance components	标准差 Standard deviation
区组 Block	0.0027	0.052
残差 Residual	0.1095	0.331

2.2 幼苗根系形态特征对盐胁迫的响应

通过比较不同苗龄在盐胁迫下的根系形态,图2A显示,仅低盐处理(S_1)下二叶期和三叶期根长与对照(CK)差异不显著,表明低盐浓度对幼苗根系伸长的影响有限,其促进作用在四叶期逐渐显现。随着盐浓度增加(S_2 和 S_3 处理),各苗龄阶段的根长均呈显著下降趋势($P<0.001$)。

图2B显示,仅低盐处理(S_1)下四叶期的根表面积与对照(CK)差异不显著。而在中盐(S_2)和高盐(S_3)处理下,各苗龄阶段的根表面积均显著降低($P<0.01$)。值得注意的是,二叶期幼苗在 S_2 处理下仍与 S_1 保持相对稳定的根表面积,表明该苗龄阶段对中等盐度胁迫具有一定的耐受能力。

图2C显示,仅低盐处理(S_1)条件下二叶期的根体积与对照(CK)差异不显著;而在三叶期和四叶期,根体积均有不同程度的显著增加($P<0.01, P<$

0.001)。随着盐浓度升高(S_2 和 S_3 处理),各苗龄阶段的根体积均呈现下降趋势,其中四叶期幼苗的下降幅度最为显著($P<0.001$)。随着盐胁迫强度的增加,根系体积的维持能力呈现出明显的苗龄依赖性特征。

双因素方差分析显示,盐浓度与苗龄对赖草幼苗根系的空间拓展具有显著的独立效应和交互效应(表4)。盐浓度主效应对根长($F=85.593, P<0.01$)、根表面积($F=289.058, P<0.01$)和根体积($F=96.471, P<0.01$)均产生极显著影响。其中,盐浓度对根表面积的效应强度($F=289.058$)显著高于其他指标,这表明盐离子胁迫对根系二维平面扩展的抑制作用更为显著,根系在这方面的反应更为敏感。

苗龄主效应同样对上述性状产生极显著影响,尤其是根体积的苗龄效应值($F=248.938$)接近根表面积的盐浓度效应值($F=289.058$),表明根系的三维空间占位能力与发育阶段呈强正相关。

此外,盐浓度与苗龄交互作用对根长、根表面积和根体积均产生极显著影响($P<0.01$)。互作效应强度表现为根体积($F=36.878$) $>$ 根表面积($F=30.617$) $>$ 根长($F=11.244$),表明盐胁迫对根系空间拓展的抑制作用,随苗龄增长呈动态变化趋势。

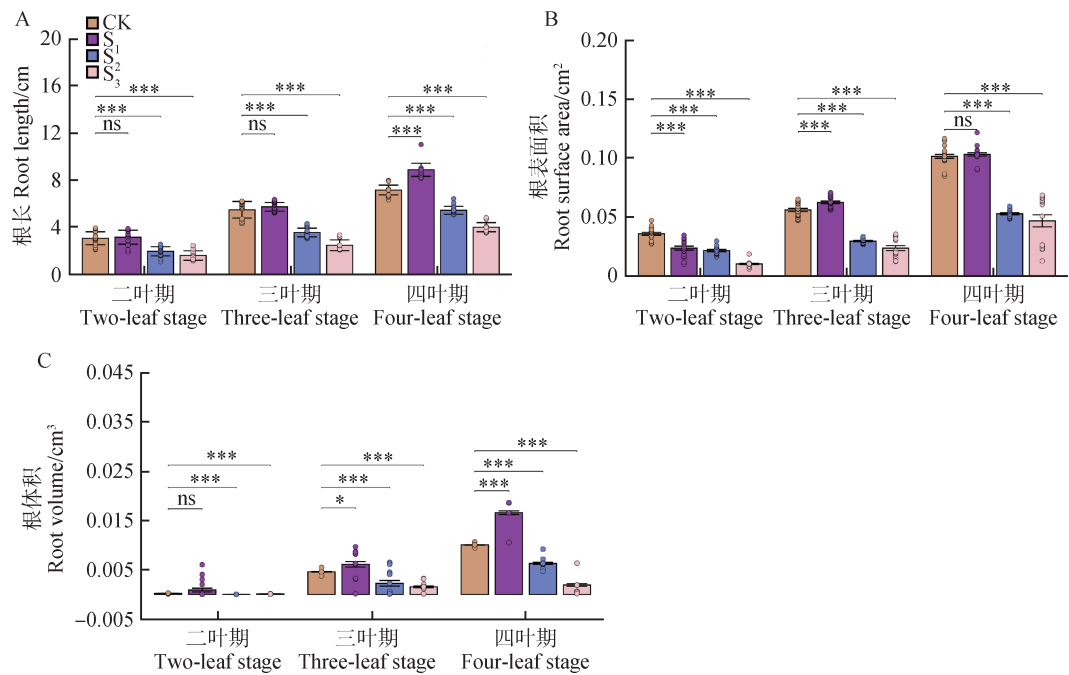


图 2 各处理不同苗龄赖草根长、根表面积、根体积比较

Fig. 2 Comparison of root length, root surface area, and root volume of *Leymus secalinus* at different seedling ages under various treatments

注:图 A、B、C 分别表示不同处理赖草幼苗根长、根表面积、根体积随苗龄的变化特征。橙色为对照处理(CK),紫色为低盐处理(S₁)、蓝色为中盐处理(S₂)、粉色为高盐处理(S₃)

Note: Figure A, B, and C respectively represent the characteristics of the changes in root length, root surface area, and root volume of *Leymus chinensis* seedlings with seedling age under different treatments. Orange represents the control treatment (CK), purple represents the low salt treatment (S₁), blue represents the medium salt treatment (S₂), and pink represents the high salt treatment (S₃)

表 4 盐浓度和苗龄对赖草根系空间拓展指标的双因素方差分析

Table 4 Two-Way ANOVA of salt concentration and seedling age on the spatial expansion indices of *Leymus secalinus*

处理 Treatment	根长		根表面积		根体积	
	Total root length/cm		Total root surface area/cm ²		Total root volume/cm ³	
	F	P	F	P	F	P
盐浓度 Salt concentration	85.593	**	289.058	**	96.471	**
苗龄 Seedling age	109.490	**	250.270	**	248.938	**
盐浓度×苗龄 Salt concentration×Seedling age	11.244	**	30.617	**	36.878	**

注:**表示同列不同处理间差异显著($P<0.01$)

Note: ** means significant difference between different treatments in the same column ($P<0.01$)

2.3 幼苗根系构型特征对盐胁迫的响应

盐胁迫对赖草幼苗根系构型的影响呈现显著的盐浓度梯度和苗龄阶段互作效应(图 3A-C)。图 3A 显示,不同苗龄的根尖数量存在差异,且呈现出随盐浓度增加而递减的趋势。其中,二叶期和三叶期,仅在高盐处理(S₃)下显著低于对照处理(CK)($P<0.001$);而四叶期,在中盐(S₂)和高盐处理(S₃)下均显著低于对照处理(CK)($P<0.001$)。进一步表明,随着苗龄增长,赖草幼苗对盐胁迫的敏感性逐渐增强。

图 3B 显示,赖草根角度呈现出随苗龄增长逐渐变大的趋势。低盐处理(S₁)下仅四叶期显著高于对照

(CK)处理($P<0.01$);中盐处理(S₂)下,三个苗龄阶段根角度均显著低于对照处理(CK)($P<0.05$);高盐处理(S₃)下,二叶期和三叶期极显著低于对照处理(CK)($P<0.001$),至四叶期差异消失($P>0.05$)。表明盐胁迫对根系生长角度的调控具有明显的阶段性特征,二叶期和三叶期盐处理对根角度的影响更为显著。

图 3C 显示,低盐处理(S₁)下三个苗龄根系分形维数较对照(CK)显著增加($P<0.05$, $P<0.001$, $P<0.001$),中盐(S₂)和高盐处理(S₃)则对三个苗龄根系分形维数起显著抑制作用($P<0.05$, $P<0.001$),表明低盐诱导根系分枝优化,中、高盐迫使根系结构简化。

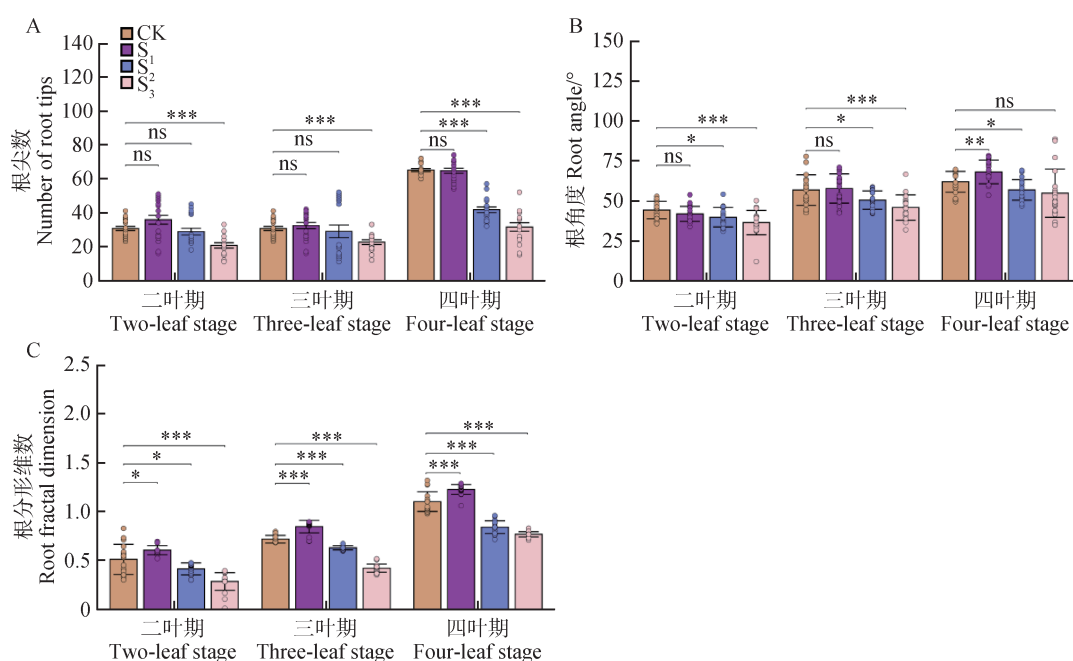


图 3 各处理不同苗龄赖草根分形维数、根角度、根尖数比较

Fig. 3 Comparison of root fractal dimension, root angle and root tip number of *Leymus secalinus* at different seedling ages

表 5 盐浓度和苗龄对赖草根系构型指标的双因素方差分析

Table 5 Two-Way analysis of variance of salt concentration and seedling age on root system architecture indexes of

Leymus secalinus

处理 Treatment	根尖数 Number of root tips		根角度 Root angle		根分形维数 Root fractal dimension	
	F	P	F	P	F	P
盐浓度 Salt concentration	70.658	**	28.499	**	116.561	**
苗龄 Seedling age	184.781	**	176.463	**	224.621	**
盐浓度×苗龄 Salt concentration×Seedling age	17.648	**	1.838	ns	12.058	**

双因素方差分析表明,盐浓度与苗龄对赖草幼苗根系构型指标具有显著的独立及交互效应(表 5)。盐浓度主效应极显著影响根尖数($F=70.658, P<0.01$)、根角度($F=28.499, P<0.01$)和根分形维数($F=116.561, P<0.01$),表明盐胁迫强度是根系形态重塑的核心驱动因子。苗龄主效应同样对根尖数($F=184.781, P<0.01$)、根角度($F=176.463, P<0.01$)和根分形维数($F=224.621, P<0.01$)产生极显著影响,表明根系构型发育具有明确的时序调控特征。

盐浓度与苗龄交互作用对根尖数($F=17.648, P<0.01$)和根分形维数($F=12.058, P<0.01$)产生极显著影响,表明盐胁迫效应随发育阶段动态演变。特别在根尖数指标中,交互效应强度显著高于其他参数。值得注意的是,根角度未检测到显著交互效应($F=1.838, P=0.153$),表明根系空间拓展策略主要受盐浓度和苗龄的独立调控。

3 讨论

3.1 赖草幼苗根系对盐胁迫的响应具有发育阶段特异性

植物苗期是盐适应策略形成的关键期^[32]。本研究发现,赖草幼苗通过苗龄特异性资源分配策略,协调盐胁迫适应与生态代价平衡。具体而言,二叶期采用浅层补偿策略,在低盐处理(S_1)下将更多的根生物量分配至土壤表层和中层(图 1A);三叶期则转向深层迁移策略,将更多根生物量分配至土壤中层和深层(图 1B);而四叶期则呈现策略可塑性,在低盐处理下深层生物量与对照(CK)保持一致(图 1C),但随盐浓度增加深层生物量较对照(CK)有所降低,这种阶段性策略分化与白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)、水稻(*Oryza sativa*)等物种的发育适应性规律相同^[33-34]。但从生态代价角度分析,三叶期赖草根系向深层土壤迁移的分配模式,虽能通过规避表层盐离子富集区^[35]并获取深层水分^[36],

但以牺牲根尖数为代价(图3A),这与Manishankar等^[35]提出的“根系延伸-分枝权衡”理论吻合,深层迁移需要将有限碳资源优先用于主根伸长相关基因表达,从而抑制侧根发育关键调控因子ARF7和ARF19的活性^[37]。四叶期在中、高盐胁迫下转向浅层补偿(图1C),通过均衡浅层、中层及深层生物量分配,增加根尖数和根分形维数(图3A和图3C),多维度提高资源捕获效率,这一系列变化的核心是植物在逆境下的资源权衡策略^[38-39],虽然其生态代价是浅层根系易受表土盐分波动影响^[40],但是根系构型较二叶期和三叶期更稳健,与Zhang等人提出的非均质盐胁迫环境中植物的“局部牺牲,整体受益”策略相一致^[41]。

3.2 盐胁迫通过简化赖草苗期根系形态结构来重构根系构型

盐胁迫是驱动根系拓扑结构重塑的关键环境因子^[5,17,20,33,41]。本研究发现,高盐浓度显著降低赖草幼苗根尖数(图3A, $P < 0.001$),并同步引起根长、根表面积、根体积的显著缩减(图2, $P < 0.001$),从而驱动根系分枝拓扑结构发生简化与构型重塑;该结果与无芒雀麦(*Bromus inermis*)^[42-43]和长穗偃麦草(*Elytrigia elongata*)^[44]在盐胁迫下根系分枝复杂度降低的规律一致,这进一步印证了盐胁迫作为关键环境因子在调控禾草植物根系构型方面的普遍作用。

盐胁迫环境下根系拓扑简化策略具有显著的适应性收益。根分枝简化可减少根系代谢成本,使有限碳资源优先分配给渗透调节物质合成^[41]。值得注意的是,赖草幼苗通过根系浅层富集(图1)与拓扑简化的协同作用(图3),实现盐离子空间回避与资源捕获效率的平衡^[12],这与水稻盐胁迫下根冠比调整的“资源再分配假说”形成功能趋同^[45]。拓扑结构简化可能源于盐胁迫对根系分生组织活性与激素稳态的双重抑制。研究证实,植物可以通过改变生长素在根尖的分布,使根部定向弯曲,远离高盐环境^[39];同时脱落酸(Abscissic acid, ABA)缺陷、信号传导和转运蛋白突变体中ABA稳态的不平衡,会在盐胁迫条件下抑制根系生长^[46]。

未来研究需结合分形维数定量分析与基因编辑技术,揭示拓扑结构简化的分子调控网络。张思懿等^[47]证实拟南芥盐过度敏感基因(Salt Overly Sensitive 1, SOS1)不仅调控离子稳态,还通过影响生长素极性运输参与侧根发育;王继莲等^[48]则发现

盐胁迫下小麦根系分形维数与耐盐TaNAC2基因表达呈负相关。因此,解析赖草生长素外运载体和钾离子转运体等基因在盐诱导拓扑重构中的功能,将为抗盐品种选育提供新靶点。

4 结论

本研究发现,赖草幼苗通过不同苗龄阶段的资源分配策略来适应盐胁迫。二叶期幼苗偏好浅层补偿策略,以提高表层资源捕获效率;三叶期幼苗则转向深层迁移策略,以规避表层盐害;四叶期幼苗则根据盐胁迫程度综合权衡不同深度根生物量分配。但无论哪种阶段性适应策略,都伴随着生态代价,或减少根尖数降低吸收能力,或降低分形维数导致根系结构稳定性下降。这种阶段性响应模式不仅丰富了植物根系对逆境胁迫的适应性理论,也为深入理解赖草在盐碱地生态修复中的应用潜力提供了形态学依据。未来可结合单细胞转录组与离子流成像技术等,解析苗龄特异性策略的分子调控枢纽,并基于根系分形维数、垂直分布指数等形态参数建立适盐栽培窗口期判定模型,为盐碱地植被恢复提供技术支撑。

参考文献

- [1] HASSANI A, AZAPAGIC A, SHOKRI N. Global predictions of primary soil salinization under changing climate in the 21st century[J]. Nature Communications, 2021, 12: 6663
- [2] KHITROV N B, RUKHOVIVH D I, KALININA N V, et al. Estimation of the areas of salt-affected soils in the European part of Russia on the basis of a digital map of soil salinization on a scale of 1: 2.5 M [J]. Eurasian Soil Science, 2009, 42(6): 581-590
- [3] KRASILNIKOV P, MAKAROV O, ALYABINA I, et al. Assessing soil degradation in northern Eurasia [J]. Geoderma Regional, 2016, 7(1): 1-10
- [4] LI J G, PU L J, HAN M F, et al. Soil salinization research in China: advances and prospects [J]. Journal of Geographical Sciences, 2014, 24(5): 943-960
- [5] 杜利霞, 朱慧森, 董宽虎, 等. 盐胁迫对赖草离子吸收和运输的影响 [J]. 草地学报, 2015, 23(3): 510-516
- [6] DU L X, ZHU H S, DONG K H, et al. Effects of salt stress on the ions uptake and transport of *Leymus secalinus* seedling [J]. Acta Agrestia Sinica, 2015, 23(3): 510-516
- [7] 齐冰洁, 易津, 谷安琳, 等. 赖草属牧草种子及幼苗耐盐性生理基础的研究 [J]. 干旱区资源与环境, 2001, 15(S1): 41-46
- [8] QI B J, YI J, GU A L, et al. Study on physiological basis of salt tolerance of *Leymus* seeds and seedlings [J]. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2001, 15(S1): 41-46

- [7] MI J, REN X Y, SHI J, et al. An insight into the different responses to salt stress in growth characteristics of two legume species during seedling growth[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2024, 14:1342219
- [8] PENG Y L, GAO Z W, GAO Y, et al. Eco-physiological characteristics of alfalfa seedlings in response to various mixed salt-alkaline stresses[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2008, 50(1):29-39
- [9] 陈家婷, 白欣, 谷雨杰, 等. 小麦芽期和苗期耐盐鉴定方法的适用性评价[J]. *作物学报*, 2024, 50(5):1193-1206
CHEN J T, BAI X, GU Y J, et al. Applicability evaluation of screen methods to identify salt tolerance in wheat at germination and seedling stages[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2024, 50(5):1193-1206
- [10] DINNENY J R. Developmental responses to water and salinity in root systems[J]. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 2019, 35:239-257
- [11] ZHOU H P, SHI H F, YANG Y Q, et al. Insights into plant salt stress signaling and tolerance[J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2024, 51(1):16-34
- [12] ZOU Y T, ZHANG Y X, TESTERINK C. Root dynamic growth strategies in response to salinity[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2022, 45(3):695-704
- [13] 张晓澎, 邓焱天, 杨蕊, 等. 饲用燕麦种质资源萌发期及苗期耐盐性鉴定评价[J]. *草地学报*, 2025, 33(11):3741-3755
ZHANG X P, DENG Y T, YANG R, et al. Evaluation of salt tolerance of forage oat germplasm resources at germination and seedling stages[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2025(11):3741-3755
- [14] 孟晨, 鲁雪莉, 王菊英, 等. 不同类型盐胁迫对小黑麦种子萌发的影响[J]. *草业学报*, 2023, 32(12):171-180
MENG C, LU X L, WANG J Y, et al. Effects of different salt stresses on *Triticale* seed germination[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2023, 32(12):171-180
- [15] 汪艳, 师尚礼, 于海涛, 等. 18个紫花苜蓿品种萌发期耐盐性评价[J]. *草地学报*, 2025, 33(10):3341-3352
WANG Y, SHI S L, YU H T, et al. Evaluation on salt tolerance of 18 alfalfa cultivars during germination[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2025, 33(10):3341-3352
- [16] ZHANG X Y, HE P Y, GUO R Y, et al. Effects of salt stress on root morphology, carbon and nitrogen metabolism, and yield of Tartary buckwheat[J]. *Scientific Reports*, 2023, 13:12483
- [17] 彭广伟, 孙佳, 赵西梅, 等. 地下水矿化度对怪柳根系生长及构型的影响[J]. *西南林业大学学报(自然科学)*, 2022, 42(5):64-70
PENG G W, SUN J, ZHAO X M, et al. The influence of groundwater salinity on the growth and architecture of *Tamarix chinensis* root system[J]. *Journal of Southwest Forestry University (Natural Sciences)*, 2022, 42(5):64-70
- [18] 王璐, 李乐乐, 赖梦霞, 等. 土壤盐分空间异质性成因及对植物生长影响研究进展[J]. *浙江农林大学学报*, 2022, 39(6):1369-1377
WANG L, LI L L, LAI M X, et al. Research progress on the causes of spatial heterogeneity of soil salinity and its effects on plants' growth[J]. *Journal of Zhejiang A & F University*, 2022, 39(6):1369-1377
- [19] 顾虎利, 周海, 何志斌, 等. 盐碱胁迫对四翅滨藜幼苗细根生长与光合生理特性的影响[J]. *干旱区研究*, 2025, 42(5):852-865
GU H L, ZHOU H, HE Z B, et al. Effects of saline-alkali stress on the fine root growth and photosynthetic physiological characteristics of *Atriplex canescens* seedlings[J]. *Arid Zone Research*, 2025, 42(5):852-865
- [20] 曹明. 盐碱胁迫对羊草个体生长及克隆繁殖性状的影响[D]. 长春: 东北师范大学, 2017:36
CAO M. Effects of saline-alkali stress on individual growth and clonal reproductive traits of *Leymus chinensis*[D]. Changchun: Northeast Normal University, 2017, 36
- [21] TARIQ A, GRACIANO C, SARDANS J, et al. Plant root mechanisms and their effects on carbon and nutrient accumulation in desert ecosystems under changes in land use and climate[J]. *New Phytologist*, 2024, 242(3):916-934
- [22] 亓雯雯, 李亚晓, 马红媛, 等. 盐胁迫下羊草种子萌发特性的种内变异及其影响因素[J]. *生态学报*, 2025, 45(11):5481-5496
QI W W, LI Y X, MA H Y, et al. Intraspecific variation of seed germination characteristics of *Leymus chinensis* under salt stress and its influencing factors[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2025, 45(11):5481-5496
- [23] 朱妍钰, 汪军成, 姚立蓉, 等. 盐胁迫对小麦籽粒萌发中淀粉分解及苗期根系生长的影响[J]. *甘肃农业大学学报*, 2024, 59(3):49-54, 61
ZHU Y Y, WANG J C, YAO L R, et al. Effect of salt stress on starch degradation in wheat seed germination and root system at seedling stage[J]. *Journal of Gansu Agricultural University*, 2024, 59(3):49-54, 61
- [24] 李春燕, 张然然, 祝海燕, 等. 盐胁迫对紫花苜蓿幼苗生理特性的影响及苗期抗盐性评价[J]. *草地学报*, 2025, 33(2):516-523
LI C Y, ZHANG R R, ZHU H Y, et al. Effects of salt stress on physiological characteristics of *alfalfa* seedlings and evaluation of salt tolerance at seedling stage[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2025, 33(2):516-523
- [25] 杜利霞, 秦士利, 张倩, 等. 外源油菜素内酯对盐胁迫赖草生理特性的影响[J]. *草地学报*, 2024, 32(11):3442-3450
DU L X, QIN S L, ZHANG Q, et al. Effects of exogenous brassinolide on the physiological characteristics of *Leymus secalinus* under salt stress[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2024, 32(11):3442-3450
- [26] 夏华美, 曹志坚, 于铭玥, 等. 30份草地早熟禾苗期耐盐性综合评价[J]. *草业科学*, 2023, 40(12):3124-3137
XIA H M, CAO Z J, YU M Y, et al. Tolerance of 30 Kentucky bluegrass varieties to NaCl stress during the seedling stage[J]. *Pratacultural Science*, 2023, 40(12):3124-3137
- [27] 田戈, 南丽丽, 杨丽丽, 等. 红豆草苗期耐盐种质鉴定及综合评价[J]. *草地学报*, 2025, 33(6):1869-1877
TIAN G, NAN L L, YANG L L, et al. Screening and evaluation of salt-tolerant germplasm of sainfoin at seedling stage[J].

- Acta Agrestia Sinica, 2025, 33(6): 1869-1877
- [28] 李兴怡, 高荣, 郑凤彦, 等. 10份草地早熟禾品种耐盐性评价[J/OL]. <https://link.cnki.net/urlid/62.1156.S.20250522.1633.002,2025-05-23/2025-06-05>
- LI X Y, GAO R, ZHENG F Y, et al. Salt tolerance evaluation of ten *pro pratensis* varieties [J/OL]. <https://link.cnki.net/urlid/62.1156.S.20250522.1633.002,2025-05-23/2025-06-05>
- [29] SHAHID S A, ZAMAN M, HENG L. Introduction to soil salinity, sodicity and diagnostics techniques [M]//Mohammad Z, Shabbir AS, Lee H. Guideline for salinity assessment, mitigation and adaptation using nuclear and related techniques. Cham: Springer International Publishing, 2018: 19
- [30] 李丹竹, 曾宁波, 张志飞, 等. 渍水胁迫对不同磷水平下紫花苜蓿根系生长的影响[J]. 草地学报, 2020, 28(6): 1563-1571
- LI D Z, ZENG N B, ZHANG Z F, et al. Effects of waterlogging stress on the root growth of *alfalfa* under different phosphorus level[J]. Acta Agrestia Sinica, 2020, 28(6): 1563-1571
- [31] 李仪. 混合效应模型的经验贝叶斯协变量分析方法[D]. 合肥: 中国科学技术大学, 2024: 9
- LI Y. Covariate Analysis Method based on Empirical Bayes Estimate of Mixed-Effects Models [D]. Hefei: University of Science and Technology of China, 2024: 9
- [32] 高战武, 刘晶, 刘权昱, 等. 燕麦幼苗对两种碱性盐(NaHCO_3 和 Na_2CO_3)胁迫的适应性形态和生理响应[J]. 植物学研究, 2018, 7(6): 611-626
- GAO Z W, LIU J, LIU Q Y, et al. Adaptive morphological and physiological responses of oat seedlings to stress on two basic salts (NaHCO_3 and Na_2CO_3) [J]. Botanical Research, 2018, 7(6): 611-626
- [33] 李尹琳, 陈奕霖, 夏方山, 等. 盐胁迫对白羊草幼苗线粒体抗氧化性能的影响[J]. 草地学报, 2024, 32(8): 2498-2504
- LI Y L, CHEN Y L, XIA F S, et al. Effects of salt stress on mitochondrial antioxidant resistance of *Bothriochloa ischaemum* seedlings[J]. Acta Agrestia Sinica, 2024, 32(8): 2498-2504
- [34] ZHANG Z Y, FAN B M, SONG C, et al. Advances in root system architecture: functionality, plasticity, and research methods[J]. Journal of Resources and Ecology, 2022, 14(1): 15-24
- [35] MANISHANKAR P, WANG N, KÖSTER P, et al. Calcium signaling during salt stress and in the regulation of ion homeostasis[J]. Journal of Experimental Botany, 2018, 69(17): 4215-4226
- [36] ZHANG T Q, CHEN Y, LIU Y, et al. Single-cell transcriptome atlas and chromatin accessibility landscape reveal differentiation trajectories in the rice root[J]. Nature Communications, 2021, 12: 2053
- [37] OKUSHIMA Y, OVERVOORDE P J, ARIMA K, et al. Functional genomic analysis of the AUXIN RESPONSE FACTOR gene family members in *Arabidopsis thaliana*: unique and overlapping functions of ARF7 and ARF19 [J]. The Plant Cell, 2005, 17(2): 444-463
- [38] CUI B, XU Y R, LI Y C, et al. The integrated function of roots in plant salt tolerance [J]. Journal of Plant Physiology, 2025, 154638
- [39] YU B, ZHENG W N, XING L, et al. Root twisting drives halotropism via stress-induced microtubule reorientation [J]. Developmental Cell, 2022, 57(20): 2412-2425
- [40] 孙贯芳. 干旱区多尺度土壤盐分动态及长期均衡模型研究[D]. 武汉: 武汉大学, 2020: 39
- SUN G F. Study on multi-scale soil salinity dynamics and long-term equilibrium model in arid areas [D]. Wuhan: Wuhan University, 2020: 39
- [41] ZHANG M H, PAN M H, LI H J, et al. Plant survival strategies under heterogeneous salt stress: remodeling of root architecture, ion dynamic balance, and coordination of metabolic homeostasis [J]. Plant and Soil, 2025, 516: 133-172
- [42] 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影响及综合评价[J]. 草业学报, 2023, 32(1): 99-111
- 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 [J]. Acta Prataculturae Sinica, 2023, 32(1): 99-111
- [43] 闫聚辉, 李小聪, 宋文学, 等. 57份无芒雀麦种质萌发期与苗期耐盐性评价[J/OL]. <https://link.cnki.net/urlid/62.1069.S.20250528.1345.002,2025-05-28/2025-06-05>
- YAN J H, LI X C, SONG W X, et al. Evaluation of salt tolerance of 57 *Bromus inermis* germplasm at the germination and seedling stages [J/OL]. <https://link.cnki.net/urlid/62.1069.S.20250528.1345.002,2025-05-28/2025-06-05>
- [44] 徐曼, 王茜, 王奕骁, 等. 不同盐胁迫对长穗偃麦草种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 中国草地学报, 2020, 42(1): 15-20
- XU M, WANG Q, WANG Y X, et al. Effects of different salt stress on seed germination and seedling growth of *Elytrigia Elongate* [J]. Chinese Journal of Grassland, 2020, 42(1): 15-20
- [45] 谷娇娇, 胡博文, 贾琰, 等. 盐胁迫对水稻根系相关性状及产量的影响[J]. 作物杂志, 2019, 35(4): 176-182
- GU J J, HU B W, JIA Y, et al. Effects of salt stress on root related traits and yield of rice [J]. Crops, 2019, 35(4): 176-182
- [46] TENG Z N, LYU J H, CHEN Y K, et al. Effects of stress-induced ABA on root architecture development: Positive and negative actions [J]. The Crop Journal, 2023, 11(4): 1072-1079
- [47] 张思懿, 崔博文, 王佳玲, 等. 非生物胁迫下植物根系的生理与分子响应研究进展[J]. 浙江农业学报, 2024, 36(10): 2391-2401
- ZHANG S Y, CUI B W, WANG J L, et al. Research progress on physiological and molecular responses of plant roots under abiotic stress [J]. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 2024, 36(10): 2391-2401
- [48] 王继莲, 李明源, 周茜, 等. 盐胁迫下植物与根际微生物互作研究进展[J]. 北方园艺, 2021(17): 143-149
- WANG J L, LI M Y, ZHOU Q, et al. Research progress in interaction between plant and rhizosphere microorganisms under salt stress [J]. Northern Horticulture, 2021(17): 143-149