doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.07.016
引用格式:刘金玉,任珊,张海珍,等.羊草和披碱草盐碱胁迫生理响应比较研究[J].草地学报,2026,34(7):2515-2527
LIU Jin-yu, REN Shan, ZHANG Hai-zhen, et al. Comparative Study on Physiological Responses of *Leymus chinensis* and *Elymus dahuricus* to Salt and Alkali Stress[J]. Acta Agrestia Sinica,2026,34(7):2515-2527

羊草和披碱草盐碱胁迫生理响应比较研究

刘金玉,任 珊,张海珍,王 月,周爱民*
(东北农业大学园艺学院,黑龙江 哈尔滨 150030)

摘要:本研究设置pH,NaCl,$NaHCO_3$与Na_2CO_3的梯度胁迫处理,比较羊草(*Leymus chinensis*)与披碱草(*Elymus dahuricus*)的抗性差异。测定的指标包括幼苗叶长、根长、鲜重等生长指标,以及成熟叶片中叶绿素含量、相对电导率、丙二醛(Malondialdehyde,MDA)含量、超氧阴离子(Superoxide anion,$O_2^-\cdot$)含量、抗氧化能力与渗透调节物质含量等生理指标,并通过主成分分析(Principal component analysis,PCA)结合隶属函数分析法(Membership function value,MFV)进行综合评价。结果显示,碱性盐($NaHCO_3$,Na_2CO_3)抑制效应显著强于中性盐(NaCl)及高pH条件下的一致效应。随Na^+浓度、pH值升高,羊草的生长受抑程度小于披碱草。羊草的叶绿素含量降幅也低于披碱草,其相对电导率及MDA含量增幅更低,$O_2^-\cdot$积累更少,抗氧化能力更强。羊草渗透调节物质(可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸)积累量更高。PCA-MFV综合评价分析证实幼苗表型与成株生理指标结论一致,羊草综合耐盐碱能力显著优于披碱草。本研究为盐碱地植被选育提供理论依据。

关键词:羊草;披碱草;盐碱胁迫;生理指标;主成分分析
中图分类号:Q945.78 **文献标识码**:A **文章编号**:1007-0435(2026)07-2515-13

Comparative Study on Physiological Responses of *Leymus chinensis* and *Elymus dahuricus* to Salt and Alkali Stress

LIU Jin-yu, REN Shan, ZHANG Hai-zhen, WANG Yue, ZHOU Ai-min*
(Department of Horticulture, Northeast Agricultural University, Harbin, Heilongjiang Province 150030, China)

Abstract: This study established gradient stress treatments of pH, NaCl, $NaHCO_3$, and Na_2CO_3 to compare the stress tolerance differences between *Leymus chinensis* and *Elymus dahuricus*. Evaluated parameters included growth indices such as seedling leaf length, root length, and fresh weight, as well as physiological indicators including chlorophyll content, relative electrical conductivity, malondialdehyde (MDA) content, superoxide anion ($O_2^-\cdot$) content, antioxidant capacity, and osmoregulatory substance levels in mature leaves. A comprehensive evaluation was conducted using principal component analysis (PCA) in conjunction with the membership function value (MFV) method. The results demonstrated that alkaline salts ($NaHCO_3$, Na_2CO_3) exhibited significantly stronger inhibitory effects compared to neutral salt (NaCl) and high pH conditions. With increasing Na^+ concentration and pH levels, the growth inhibition of *L. chinensis* was less pronounced than *E. dahuricus*. Additionally, *L. chinensis* exhibited a smaller reduction in chlorophyll content, lower increase in relative electrical conductivity and malondialdehyde (MDA) levels, less accumulation of superoxide anion radicals ($O_2^-\cdot$), and stronger antioxidant capacity compared to *E. dahuricus*. Additionally, *L. chinensis* accumulated higher levels of osmoregulation substances (soluble sugars, soluble proteins, proline). The PCA-MFV comprehensive evaluation confirmed consistent conclusions between seedling phenotype and mature plant physiological indices, demonstrating that *L. chinensis* possessed significantly superior comprehensive saline-alkali tolerance compared to *E. dahuricus*. This research provides a theoretical foundation for vegetation selection and breeding in saline-alkali soil.

Key words: *Leymus chinensis*; *Elymus dahuricus*; Saline-alkali stress; Physiological index; Principal component analysis

收稿日期:2025-07-23;**修回日期**:2025-10-13
基金项目:黑龙江省龙江科技英才春雁支持计划(CYQN24018)资助
作者简介:刘金玉(2002-),女,汉族,山东平度人,硕士研究生,主要从事园林植物与应用研究,E-mail:liujinyu2510@163.com;*通信作者 Author for correspondence, E-mail: aiminzhou@neau.edu.cn

土壤盐碱化是制约全球农业生产与生态环境恢复的重大问题。我国东北松嫩平原分布着大面积的苏打盐碱土,其盐分组成以碳酸钠(Na_2CO_3)和碳酸氢钠($NaHCO_3$)为主,导致土壤具有高pH值(常大于9.0)的特性,对植物生长构成严重威胁[1-2]。与主要引起渗透胁迫和离子毒害的中性盐(如NaCl)不同,碱性盐胁迫是高pH、特定阴离子(CO_3^{2-},HCO_3^-)毒害及钠离子胁迫共同作用的复合逆境,其伤害机制更为复杂[3-4]。因此,筛选与培育能够适应此类复合胁迫的植物材料,是盐碱地生态修复的关键。

羊草(*Leymus chinensis*)和披碱草(*Elymus dahuricus*)作为松嫩平原的自然优势物种,在盐碱地上均有分布,被认为是进行盐碱地绿化的潜在优良草种[5]。前期研究表明,羊草可能具备对高浓度NaCl和Na_2CO_3的耐受潜力,这主要得益于其发达的根系与栓质化根茎结构,后者可在一定程度上起到隔绝盐分的作用[6-7]。披碱草亦被证实对混合碱胁迫具有一定的抵抗能力,其耐性优于某些常见牧草[8-10]。然而,现有研究多集中于单一盐分胁迫或种子萌发阶段,对于羊草与披碱草在幼苗期如何响应并区分中性盐、高pH及碱性盐等不同类型胁迫的生理机制,尚缺乏系统比较。尤其值得注意的是,二者在应对碱性盐所特有的复合胁迫机制时,其生理响应差异与抗性强弱仍未明晰。

基于此,本研究旨在通过设置模拟松嫩平原盐碱土环境的pH,NaCl,$NaHCO_3$及Na_2CO_3梯度胁迫,系统测定并对比羊草与披碱草幼苗的生长指标及成熟叶片的生理指标。进而采用主成分分析结合隶属函数法对多项生理指标进行整合与量化评价,以期揭示碱性盐相较于中性盐与高pH胁迫的独特抑制机制,从细胞膜稳定性、抗氧化防御、渗透调节及光合保护等多维度阐明羊草与披碱草耐盐碱性差异的生理基础,为盐碱地生态修复中优选抗逆草种提供理论依据与实验支撑。

1 材料与方法

1.1 材料

羊草和披碱草种子及成熟植株于2021年9月采自松嫩平原盐碱化草地,此时两种草种均已进入生殖生长后期,表现为营养生长基本停止,果穗已形成并接近成熟,但种子尚未脱落。材料于东北农业大学园艺站养护。

1.2 方法

幼苗胁迫:种子消毒后,于1/2 MS培养基萌发(羊草需4℃春化7 d)。根长约0.5 cm时,移至含不同胁迫的琼脂培养基(pH梯度:7,8,9,9.5,10,10.5,11;NaCl梯度:0,60,80,100,120,140,160 mmol·L^{-1};$NaHCO_3$梯度:0,10,20,40,60,80,100 mmol·L^{-1};Na_2CO_3梯度:0,5,10,20,30,40,50 mmol·L^{-1}。胁迫浓度经过前期大量预实验选定,pH胁迫培养基采用5 mol·L^{-1} KOH溶液加去离子水制备)。25℃,16 h光照培养,以对照组幼苗触碰方板顶部为准结束胁迫培养(20 d)。测定叶长、根长、鲜重。

成熟植株胁迫:由于形态观察实验用的是植物幼苗,而生理实验所用的植物材料是成熟植株,因此生理实验设置的盐、碱胁迫浓度将在幼苗形态实验的基础上进行提高。将植株移栽于蛭石中,用不同溶液胁迫处理3 d(pH梯度:7,8,9,10,11;NaCl梯度:0,80,120,160,200 mmol·L^{-1};$NaHCO_3$梯度:0,80,120,160,200 mmol·L^{-1};Na_2CO_3梯度:0,40,60,80,100 mmol·L^{-1})。测定叶片生理指标。

测定指标和方法:叶绿素含量采用95%乙醇法测定,电导率采用真空浸提法测定,丙二醛含量采用硫代巴比妥酸法测定[11],可溶性糖含量采用蒽酮比色法进行测定[12],可溶性蛋白质含量用考马斯亮蓝G-250染色法测定[13],游离脯氨酸含量采用磺基水杨酸法测定[11],总抗氧化能力采用总抗氧化能力(Total antioxidant capacity,T-AOC)检测试剂盒(Beijing Solarbio Science& Technology Co.,Ltd.)测定。

硝基蓝四氮唑(Nitroblue tetrazolium,NBT)染色:将幼苗的根系部分浸入胁迫液中处理24 h,地上部暴露于空气中(处理条件:pH=10,120 mmol·L^{-1} NaCl,120 mmol·L^{-1} $NaHCO_3$,60 mmol·$L^{-1}$$Na_2CO_3$,对照),用1 mg·$mL^{-1}$ NBT染色观察。

数据分析:所有实验均采用3个生物学重复×3次技术重复。数据用平均值±标准差表示。其中相对值的计算方法如下:

相对叶长(%)=
(处理组的平均叶长/对照组的平均叶长)×100%
相对根长(%)=
(处理组的平均根长/对照组的平均根长)×100%
相对鲜重(%)=
(处理组的平均鲜重/对照组的平均鲜重)×100%
相对叶绿素含量(%)=
(处理组的平均叶绿素含量/对照组的平均叶绿素含量)×100%

用SPSS Statistics 25进行显著性分析和主成分分析(Principal component analysis,PCA),用Origin 2019作图。采用PCA结合隶属函数分析法(Membership function value,MFV)计算综合耐盐碱评价指数D[14-16]。首先确定各生理指标的变化方向:

正向指标(值越大表示耐盐碱性越强):可溶性糖含量、可溶性蛋白含量、游离脯氨酸含量、叶绿素含量、总抗氧化能力。

负向指标(值越小表示耐盐碱性越强):丙二醛含量、相对电导率。

计算方法如下:

$$a_{ij}=\frac{\theta_i}{\sqrt{\lambda_j}}(i=1,\cdots,n;j=1,\cdots,n)$$

$$F(X_j)=a_{1j}\times Z_{1j}+a_{2j}\times Z_{2j}+\cdots+a_{ij}\times Z_{ij}(i=1,\cdots,n;\ j=1,\cdots,n)$$

对于正向指标:

$$\mu(X_j)=(X_j-X_{j\min})/(X_{j\max}-X_{j\min})(j=1,\cdots,n)$$

对于负向指标(采用反隶属函数):

$$\mu(X_j)=(X_{j\max}-X_j)/(X_{j\max}-X_{j\min})(j=1,\cdots,n)$$

$$W_j=P_j/P(j=1,\cdots,n)$$

$$D=\sum_{j=1}^{n}[\mu(X_j)\times W_j](j=1,\cdots,n)$$

式中,a_{ij}表示主成分得分系数,θ_i为主成分矩阵中各个变量对应的系数,$\sqrt{\lambda_j}$为第j个主成分对应的特征值的开根值。$F(X_j)$为第j个综合指标值,Z_{ij}为各单一生理指标标准化处理值。$\mu(X_j)$代表第j个综合指标的隶属函数值,X_j为第j个综合指标值,$X_{j\min}$和$X_{j\max}$表示第j个综合指标的最小值和最大值。W_j表示第j个综合指标在所有指标中的重要程度和权重,P_j为第j个综合指标的贡献率,P表示累积贡献率。D表示耐盐、耐碱性度量值。

2　结果与分析

2.1　盐、碱和高pH胁迫对羊草和披碱草幼苗生长表型的影响

适当提高环境pH对羊草生长具有一定促进作用,而在相同处理下,披碱草的生长则在整个试验过程中受到持续抑制。如图1A所示,随着pH升高,披碱草幼苗的地上和地下部分长度降低程度较羊草更为明显。具体而言(图1B,C),当pH值为8~10.5时,羊草叶长相对于对照显著增加,表现出一定的适应性;而披碱草叶长则随pH值升高持续下降,在pH值为11时较对照降低37.9%。两者叶长在所有pH处理下均存在极显著差异($P<0.01$)。在根长方面,羊草在pH值为8时相较于对照有所增长,披碱草则在整个胁迫过程中表现为持续下降,二者根长在pH值为8和9时分别呈现极显著($P<0.01$)与显著($P<0.05$)差异。鲜重变化趋势与叶长相似,羊草在pH值为8~9时鲜重增加,而披碱草鲜重持续下降。上述结果表明,羊草对高pH环境具有较强的形态可塑性及耐受潜力。

不同浓度NaCl对羊草生长表现为“低促高抑”效应。如图2A所示,NaCl处理抑制了羊草和披碱草幼苗的生长,且在披碱草中更为明显。具体数据(图2B,C)显示,羊草与披碱草对NaCl胁迫的响应不同。羊草鲜重随NaCl浓度升高整体呈现低促高抑的变化趋势,其叶长在60~80 mmol·L^{-1}浓度范围内高于对照组,最大增幅达6.8%;披碱草则在所有盐浓度处理下生长均受到抑制,叶长、鲜重最低值分别较对照降低52.5%和45.6%。总的来说,各指标分析均表明羊草对NaCl的耐受性更强。一方面,与各自对照相比,羊草的株高、根长和鲜重在各浓度下的减少量均小于披碱草;另一方面,羊草对应的相对株高、相对根长和相对鲜重也均高于披碱草。

$NaHCO_3$胁迫对两种植物幼苗生长均产生强烈抑制作用。如图3A所示,在80和100 mmol·L^{-1}浓度下,两种草种均表现出芽尖萎蔫枯黄的形态特征。具体数据(图3B,C)显示,10~60 mmol·L^{-1} $NaHCO_3$对羊草幼苗叶长仍表现促进作用,最高值比对照增加21.5%;而披碱草叶长则明显降低并随$NaHCO_3$浓度的升高呈逐渐下降的趋势。从根长看,两者根长均随$NaHCO_3$浓度的提升呈断崖式下降,但各浓度处理下,羊草根长的减少量均小于披碱草。上述结果表明,羊草对$NaHCO_3$具有更强的耐受能力,其地上部分表现尤为突出。

Na_2CO_3处理对幼苗生长的抑制作用最为严重。如图4A所示,芽尖萎蔫枯黄的现象较$NaHCO_3$处理更为严重。具体数据(图4B,C)显示,羊草和披碱草的叶长均随处理浓度升高逐渐变短,在20,30,40,50 mmol·L^{-1}处两者的相对叶长有极显著差异($P<0.01$)。除了低浓度5 mmol·L^{-1}的Na_2CO_3对羊草叶长、根长及鲜重的抑制均大于披碱草,其余浓度均在披碱草上表现出了更显著的抑制作用。总体来看,羊草地上部分的生长尤其是高浓度处理下明显表现出对Na_2CO_3更强的耐受性。

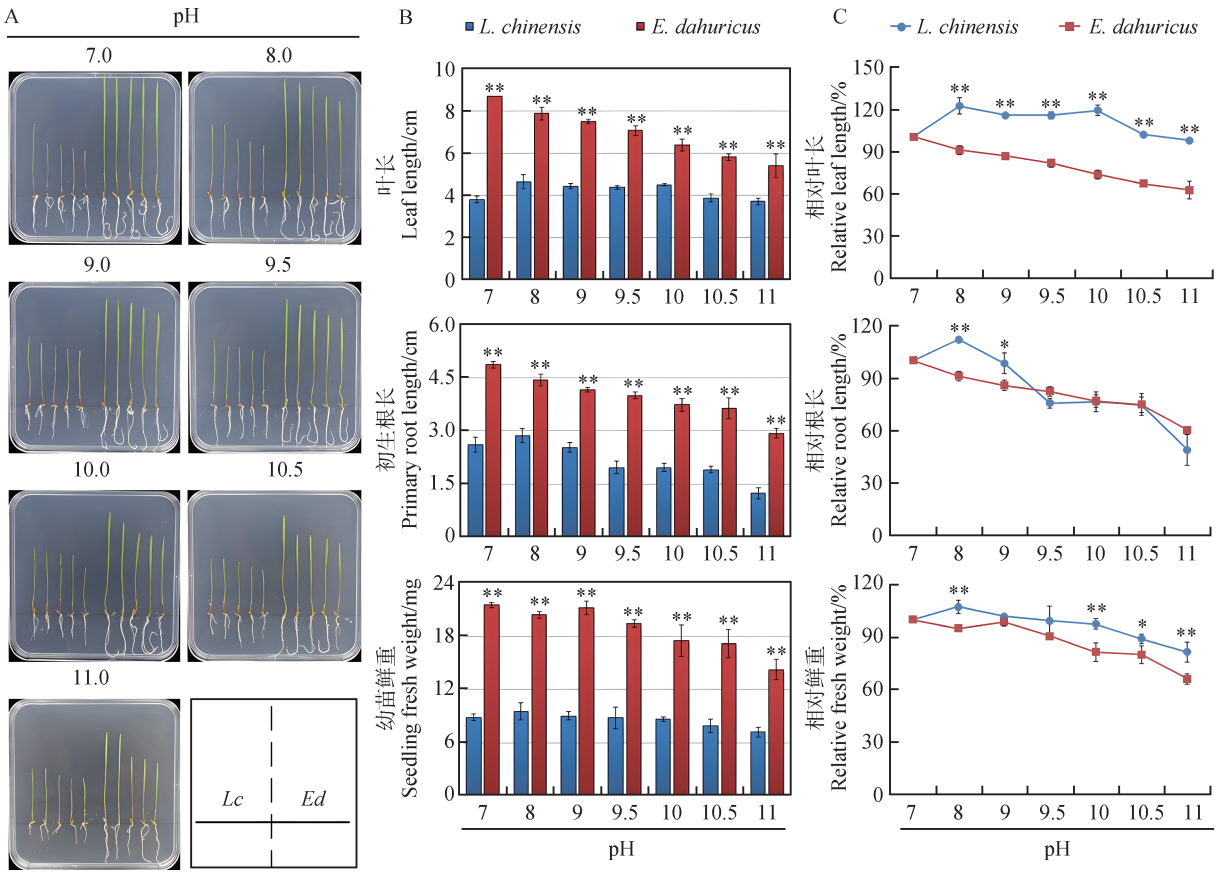


图 1 pH 胁迫下羊草和披碱草幼苗生长表型比较分析

Fig. 1 Comparative analysis of growth phenotype of *L. chinensis* and *E. dahuricus* seedlings under pH stress

注:Lc,羊草(*Leymus chinensis*);Ed,披碱草(*Elymus dahuricus*)。*表示相同处理下羊草与披碱草差异显著($P<0.05$);**表示相同处理下羊草与披碱草差异极显著($P<0.01$)。下同

Note: Lc, chinese wildrye (*Leymus chinensis*); Ed, lyme grass (*Elymus dahuricus*). * indicates significant differences between *L. chinensis* and *E. dahuricus* under the same treatment ($P<0.05$); ** indicates highly significant differences between *L. chinensis* and *E. dahuricus* under the same treatment ($P<0.01$). The same as below

2.2 盐、碱和高 pH 胁迫对羊草和披碱草植株抗性生理的影响

碱性盐处理导致叶片严重失绿,叶绿素含量急剧下降。如图 5A 所示,160,200 mmol·L^{-1}的 NaCl 和 $NaHCO_3$处理、100 mmol·L^{-1}的 Na_2CO_3处理使披碱草叶片失绿的面积明显大于羊草叶片失绿的面积。具体数据(图 5B,C)显示,$NaHCO_3$与 Na_2CO_3处理下,羊草与披碱草叶绿素抑制率最高达 70%,其中 $NaHCO_3$的影响最为显著。各处理下披碱草叶绿素降幅均大于羊草,尤其在 160,200 mmol·L^{-1} $NaHCO_3$与 100 mmol·L^{-1} Na_2CO_3下呈极显著差异($P<0.01$),说明羊草光合系统受碱性盐破坏程度较轻。

盐碱胁迫导致叶片相对电导率上升,细胞膜完整性受损。如图 6 所示,碱性盐引发的电导率增幅远高于 NaCl 与 pH 处理引发的电导率增幅。例如,在 100 mmol·L^{-1} Na_2CO_3下,披碱草电导率较对照升高约 10.84 倍,而羊草仅升高约 2.77 倍。披碱草在 Na_2CO_3与 $NaHCO_3$下的电导率急剧上升,显示其细胞膜系统受损更为严重。

NBT 染色与总抗氧化能力(T-AOC)测定结果一致表明,羊草具有较强的活性氧清除能力。如图 7A 所示,各胁迫下披碱草叶片枯黄程度更为显著。NBT 染色结果(图 7B)显示,各胁迫下披碱草叶片染色深、范围大,表明披碱草 O_2^-·积累显著高于羊草。T-AOC 分析(图 7C)显示,羊草在 $NaHCO_3$与 Na_2CO_3处理下抗氧化物质积累增幅更大,而披碱草增幅较低。说明羊草能更有效地激活抗氧化系统,减轻氧化损伤。

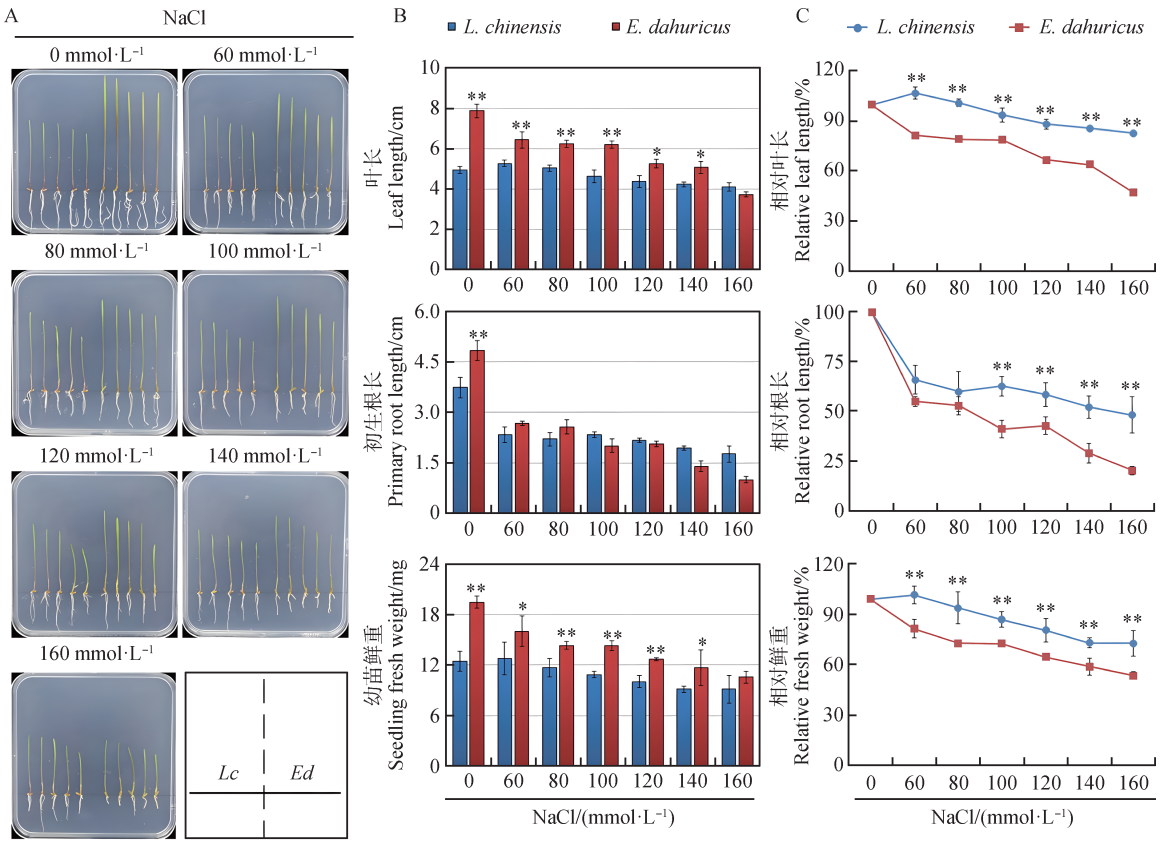


图 2　NaCl胁迫下羊草和披碱草幼苗生长表型比较分析

Fig. 2　Comparative analysis of growth phenotype of *L. chinensis* and *E. dahuricus* seedlings under NaCl stress

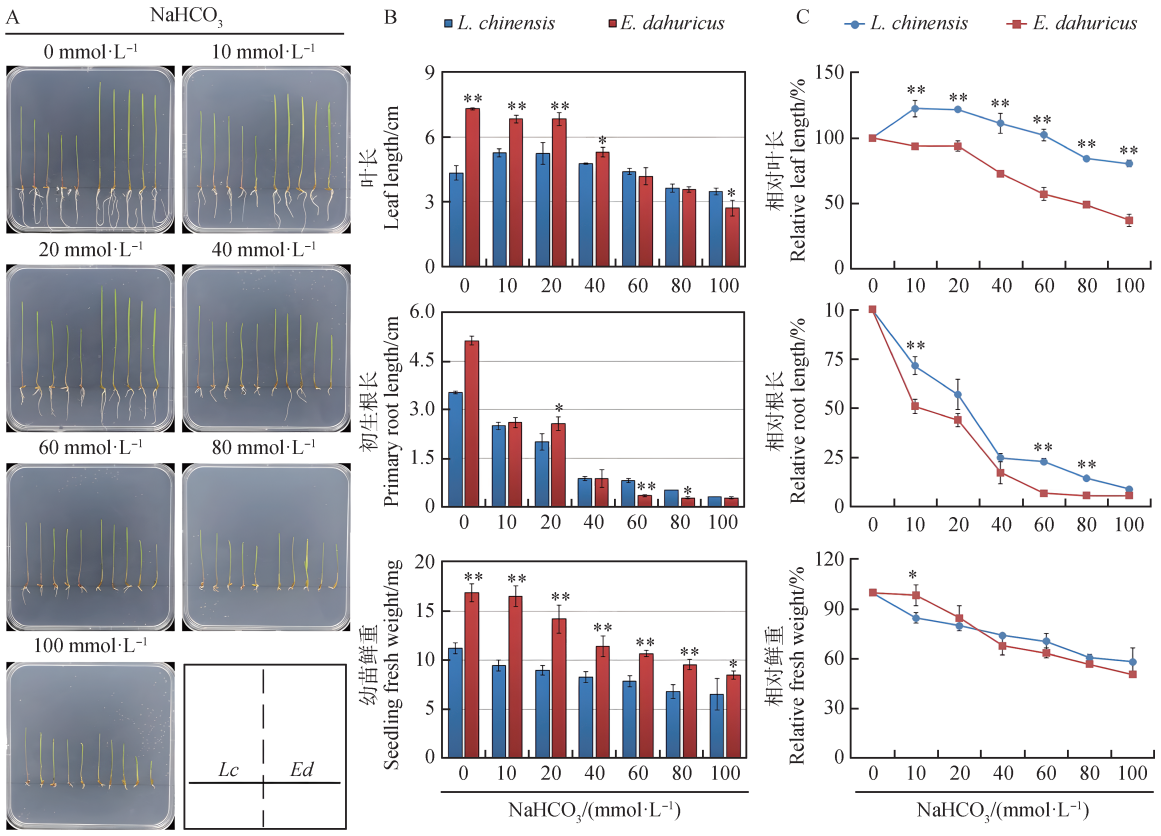


图 3　$NaHCO_3$胁迫下羊草和披碱草幼苗生长表型比较分析

Fig. 3　Comparative analysis of growth phenotype of *L. chinensis* and *E. dahuricus* seedlings under $NaHCO_3$ stress

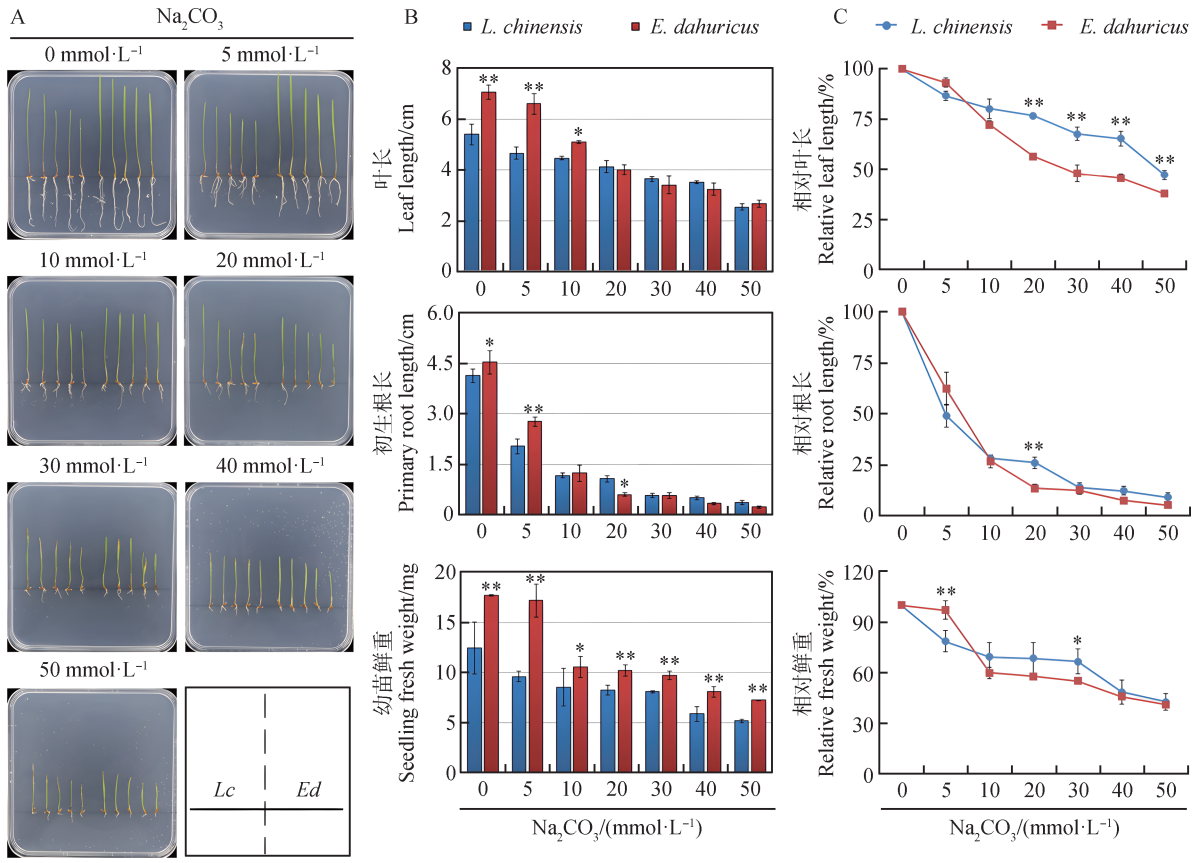


图 4 Na_2CO_3胁迫下羊草和披碱草幼苗生长表型比较分析

Fig. 4 Comparative analysis of growth phenotype of *L. chinensis* and *E. dahuricus* seedlings under Na_2CO_3 stress

丙二醛(Malondialdehyde,MDA)含量变化进一步证实碱性盐加剧膜脂过氧化。如图 8A 所示,$NaHCO_3$处理下披碱草 MDA 含量最高为对照的 2.69 倍,显著高于羊草。Na_2CO_3处理下两者 MDA 含量亦显著上升,但羊草增幅较低。pH 与 NaCl 处理对 MDA 含量影响相对较小。结果表明,羊草在维持膜稳定性方面优于披碱草,尤其在应对碱性盐胁迫时。

如图 8B 所示,与对照相比,不同盐碱胁迫处理均显著提高了羊草叶片中可溶性糖含量。披碱草中可溶性糖含量在不同盐碱胁迫处理下的变化与羊草存在差异,只有在 pH 值为 10~11,160~200 mmol·L^{-1}的 $NaHCO_3$、60~100 mmol·L^{-1}的 Na_2CO_3处理下才显著增加。只有在 160 mmol·L^{-1} $NaHCO_3$和 80 mmol·L^{-1} Na_2CO_3的处理下,披碱草中可溶性糖含量略高于羊草,其余处理下羊草均高于披碱草,且呈极显著差异($P<0.01$)。

如图 8C 所示,Na_2CO_3处理对植株体内脯氨酸积累的影响程度最大。与对照相比,各处理均明显提高了羊草和披碱草叶片中的游离脯氨酸含量,且随着胁迫水平的提高,脯氨酸含量呈逐渐升高的趋势。在相同的胁迫环境下,羊草叶片中脯氨酸含量均高于披碱草,并在 pH=11、80~200 mmol·L^{-1}的 NaCl、120~200 mmol·L^{-1}的 $NaHCO_3$、60~100 mmol·L^{-1}的Na_2CO_3处理条件下呈极显著差异($P<0.01$)。

如图 8D 所示,羊草叶片中可溶性蛋白含量在多数处理下均有不同程度的增加,而 pH 处理显著降低了披碱草中可溶性蛋白的含量。在 9~11 的 pH 处理、200 mmol·L^{-1}的 NaCl 处理、120,200 mmol·L^{-1}的 $NaHCO_3$以及 80 mmol·L^{-1}的 Na_2CO_3处理下,羊草和披碱草叶片中可溶性蛋白含量呈极显著差异($P<0.01$)。除了 80 mmol·L^{-1},120 mmol·L^{-1}的 $NaHCO_3$处理,其余所有处理中羊草的可溶性蛋白质增加量均高于披碱草。

2.3 耐盐碱性综合评价(PCA-MFV)

植物的耐盐碱性是多种生理生化指标综合作用的结果。为克服单一指标评价的局限性,本研究采用主成分分析(PCA)结合隶属函数法(MFV),对 2 种牧草在 4 种胁迫下的生理响应进行综合评价。

首先,对 7 项生理指标进行 PCA 分析。在所有

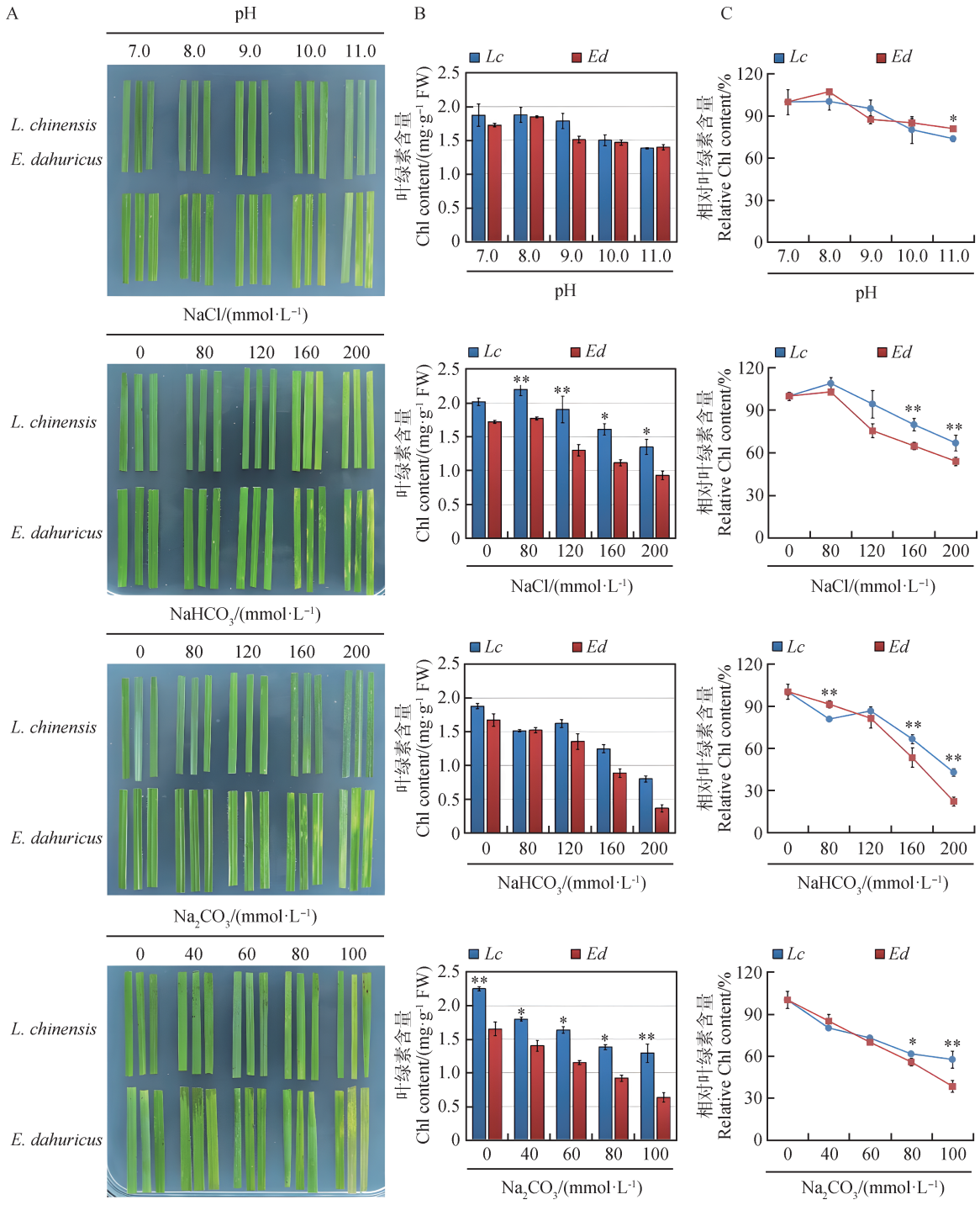


图 5　pH,NaCl,$NaHCO_3$和Na_2CO_3胁迫下羊草和披碱草植株叶片表型和叶绿素含量分析

Fig. 5　Analysis of leaf phenotype and chlorophyll content of *L. chinensis* and *E. dahuricus* under pH, NaCl, $NaHCO_3$ and Na_2CO_3 stress

胁迫下均提取出 2 个特征值大于 1 的主成分(PC1 和 PC2),累积贡献率均超过 78%,能够充分反映原始信息(表 1)。图 9 直观展示了羊草与披碱草样本的分布情况。两者置信椭圆在各胁迫下均存在部分重叠,表明其生理响应具有一定相似性;但在 NaCl 和 $NaHCO_3$胁迫下,样本分布区隔更为明显,说明二者在这两种胁迫下的生理适应性差异较大。

基于上述 PCA 结果,利用各主成分中各个变量的特征向量与特征值(图 10 和表 1)计算各指标在主成分中的得分系数(表 2),该系数反映了各原始生理指标在构成主成分时的相对重要性。

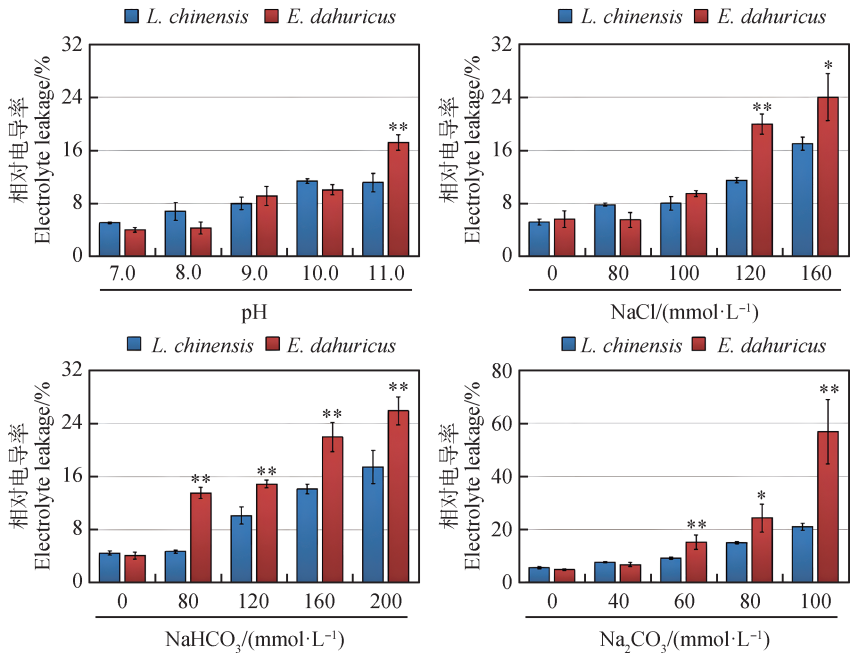


图 6 pH,NaCl,$NaHCO_3$和Na_2CO_3胁迫下羊草和披碱草植株叶片的电导率分析

Fig. 6 Analysis of electrical conductivity in leaves of *L. chinensis* and *E. dahuricus* under pH, NaCl, $NaHCO_3$ and Na_2CO_3 stress

随后,采用隶属函数法进行综合评价。计算时,依据生理学知识区分指标方向并确定计算公式,以确保所有指标的隶属度均与耐盐碱能力正相关。最后计算得出各材料在每种胁迫下的综合评价值(*D*值)。*D*值范围在0到1之间,其值越大,代表材料的综合耐盐碱能力越强。

结果显示(表3),pH,NaCl,$NaHCO_3$和Na_2CO_3胁迫下,羊草的综合评价值*D*分别为0.763,0.381,0.333,0.484,披碱草的综合评价值*D*分别为0.257,0.231,0.247,0.253。各胁迫下羊草的D值均显著大于披碱草,表明羊草对pH,NaCl,$NaHCO_3$和Na_2CO_3胁迫的抗性均强于披碱草。

3 讨论

3.1 碱性盐的抑制效应远高于中性盐与高pH胁迫

本研究表明,碱性盐($NaHCO_3$,Na_2CO_3)对羊草和披碱草的抑制作用远高于中性盐(NaCl)及单纯高pH处理。这种差异源于碱性盐所引发的多重复合胁迫机制,而非单一因素作用。

首先,高pH环境是碱性盐胁迫的核心因素之一。高pH会显著干扰根际微环境,直接阻碍植物对Mg^{2+}等关键营养元素的吸收,从而抑制叶绿素的合成,导致光合能力下降[17-18]。本研究观察到碱性盐处理下叶片黄化现象更为严重,叶绿素含量在高浓度处理下抑制率高达70%,正与此机制相符。

其次,碱性盐中的弱酸阴离子(HCO_3^-,CO_3^{2-})可能具有独特的生理毒性。Romera和Chen等[19-20]认为,与缓冲能力强的其他碱性盐(如NaOAc)相比,$NaHCO_3$在相同pH下对植物的伤害更为显著,并可能调控特定的胁迫响应基因,说明其胁迫效应不能完全归因于高pH,弱酸根离子本身也参与并加剧了胁迫响应。

此外,碱性盐显著加剧了离子毒性与氧化损伤。在相同Na^+浓度下,碱性盐处理导致植物体内活性氧(如O_2^-·)大量积累,丙二醛(MDA)含量和相对电导率增幅更大,表明细胞膜受损更为严重[4,21]。本研究中,披碱草电导率在100 mmol·L^{-1}的Na_2CO_3下急剧增长,可能意味着其细胞膜系统已接近崩溃,而羊草在相同胁迫下则表现出更强的膜系统稳定性。

综上,碱性盐对植物的伤害是高pH环境、弱酸阴离子特异性毒害、Na^+离子胁迫以及由此引发的氧化损伤等多重机制协同作用的结果[4,22],因而其抑制效应远高于中性盐与高pH的简单叠加。

3.2 羊草耐盐碱性强于披碱草的生理机制

本研究通过主成分分析与隶属函数法综合评价得出,羊草的耐盐碱性强于披碱草,这一结论基

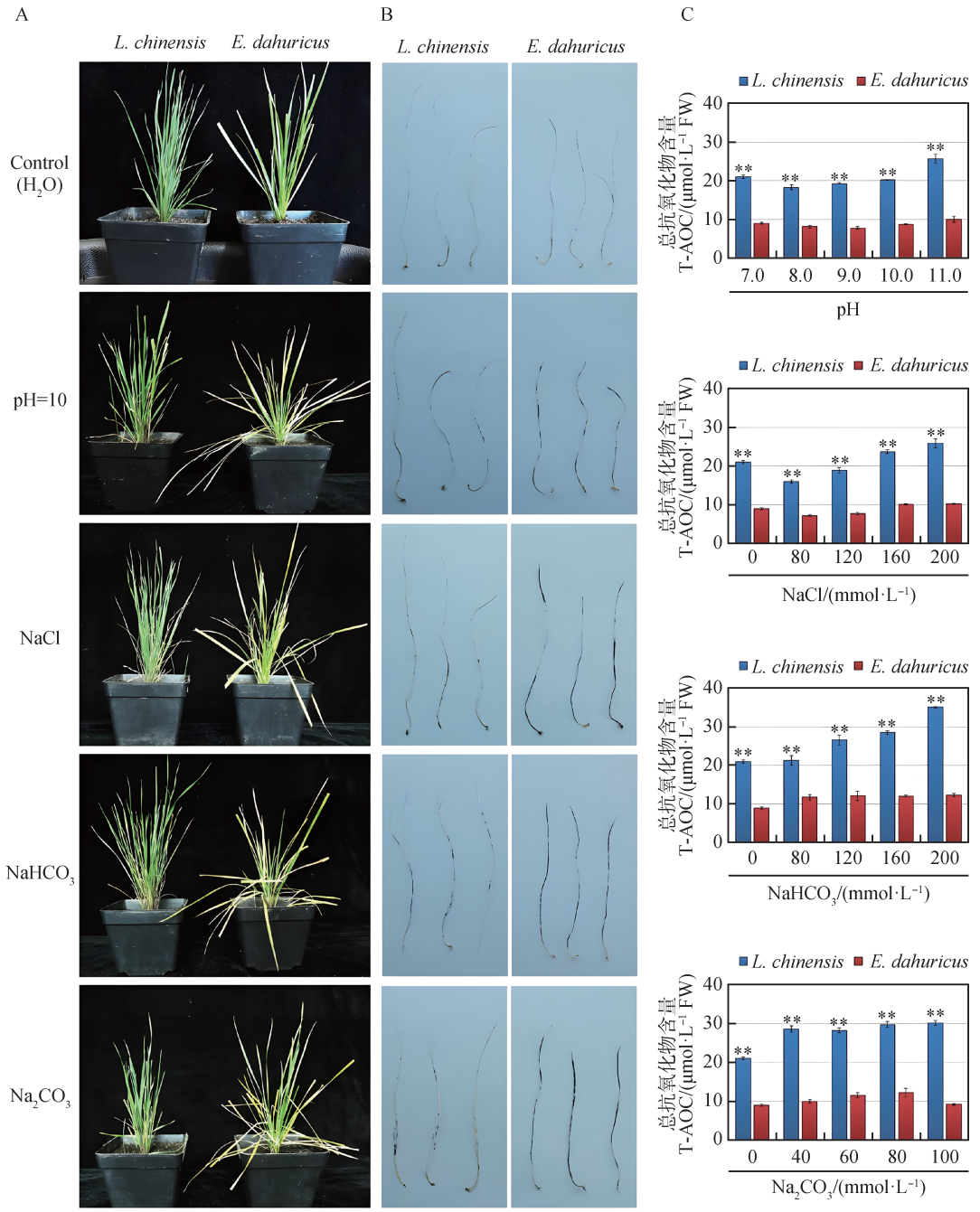


图 7　pH,NaCl,$NaHCO_3$和Na_2CO_3胁迫下羊草和披碱草植株叶片的总抗氧化能力分析

Fig. 7　Analysis of total antioxidant capacity of leaves of *L. chinensis* and *E. dahuricus* under pH, NaCl, $NaHCO_3$ and Na_2CO_3 stress

于多项生理指标的系统比较,并揭示了其背后的关键生理机制。

在维持细胞膜稳定性方面,羊草表现出显著优势。在各类胁迫下,羊草的 MDA 含量和相对电导率的增长幅度均低于披碱草,特别是在碱性盐胁迫下差异更为明显,说明羊草能更有效地维护细胞膜结构的完整性与功能,减轻膜脂过氧化损伤[23-24]。

在抗氧化防御能力方面,羊草表现出更强的活性氧清除能力。NBT 染色结果显示羊草叶片中O_2^-·积累较少,且其总抗氧化能力在胁迫后期提升更为显著,这与 Zhang 等[25]的研究结果一致,表明羊草能更有效地激活其抗氧化系统,及时清除过量的活性氧,从而减轻氧化应激对细胞的伤害。

在渗透调节物质积累方面,羊草能够合成更多的脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白以维持细胞渗透平衡。尤其在 200 mmol·L^{-1} Na^+的高胁迫下,当披

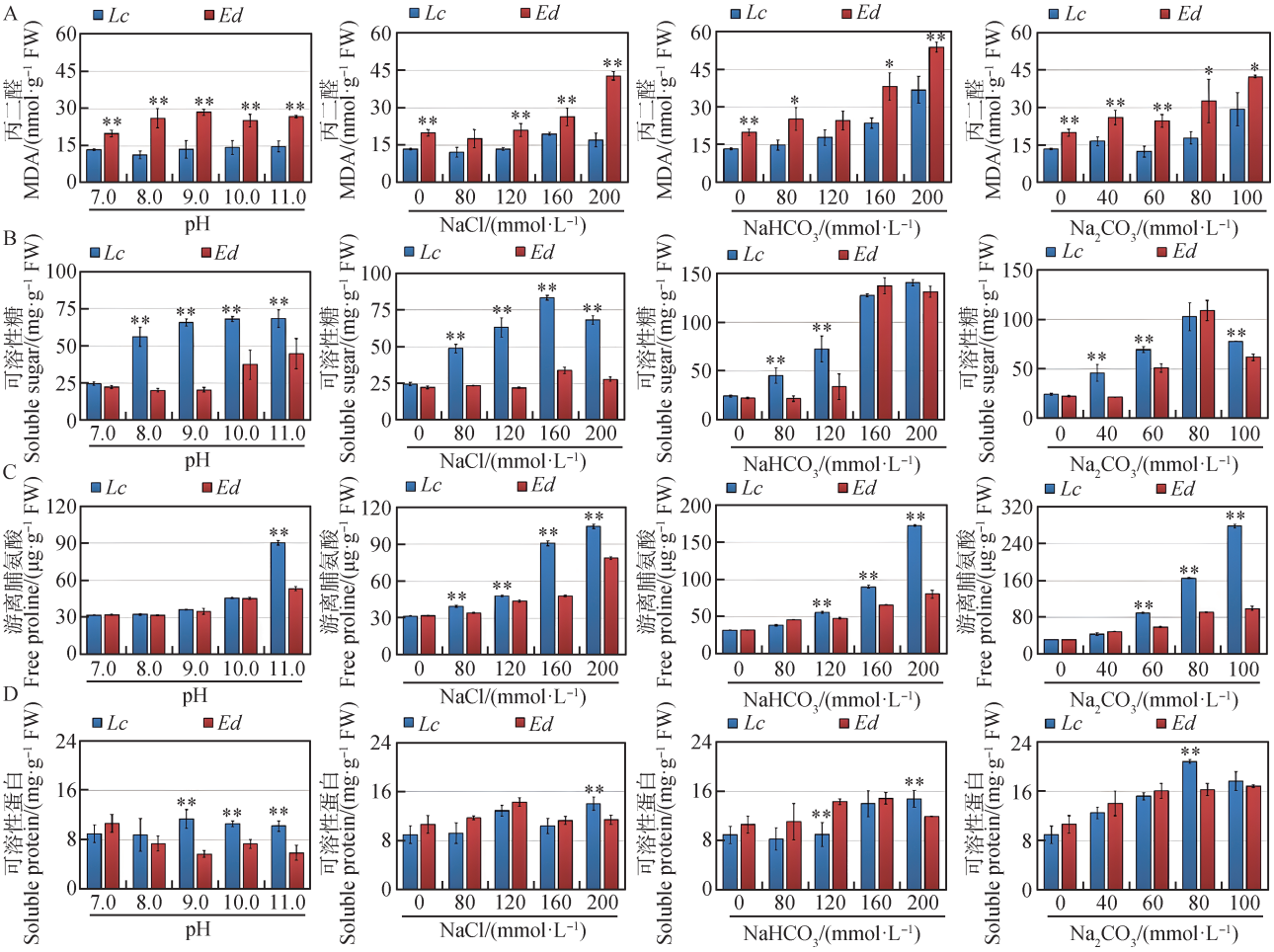


图 8 pH，NaCl，$NaHCO_3$和Na_2CO_3胁迫下羊草和披碱草植株叶片的MDA、游离脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白含量分析

Fig. 8 Analysis of MDA, soluble sugar, soluble protein and free proline contents in leaves of *L. chinensis* and *E. dahuricus* plants under pH, NaCl, $NaHCO_3$ and Na_2CO_3 stress

表 1 不同盐、碱胁迫下羊草和披碱草提取因子特征值、贡献率及载荷矩阵

Table 1 Extraction factor characteristic value, contribution rate and load matrix of *Leymus chinensis* and *Elymus dahuricus* under different salt and alkali stresses

变量 Variable	pH胁迫 pH stress		NaCl胁迫 NaCl stress		$NaHCO_3$胁迫 $NaHCO_3$ stress		Na_2CO_3胁迫 Na_2CO_3 stress	
	PC1	PC2	PC1	PC2	PC1	PC2	PC1	PC2
丙二醛含量 Malondialdehyde (MDA) content	−0.251	−0.557	0.472	−0.289	0.421	−0.310	0.457	−0.286
可溶性糖含量 Soluble sugar content	0.501	0.162	0.100	0.578	0.449	0.189	0.343	0.403
可溶性蛋白含量 Soluble protein content	−0.016	0.417	0.031	−0.238	0.180	−0.248	0.346	0.257
游离脯氨酸含量 Free proline content	0.474	−0.143	0.436	0.374	0.386	0.413	0.294	0.485
叶绿素含量 Chlorophyll content	−0.387	0.380	−0.522	0.173	−0.478	0.107	−0.495	0.187
总抗氧化能力 Total antioxidant capacity	0.412	0.385	0.018	0.596	0.102	0.761	−0.113	0.626
相对电导率 Relative conductivity	0.376	−0.420	0.551	0.004	0.448	−0.213	0.457	−0.167
特征值 Characteristic value	3.092	2.447	2.986	2.531	4.089	1.640	3.629	2.101
贡献率 Contribution rate/%	44.2	35.0	42.7	36.2	58.4	23.4	51.8	30.0
累积贡献率 Cumulative contribution rate/%	44.2	79.2	42.7	78.9	58.4	81.8	51.8	81.8
因子权重 Factor weight/%	55.8	44.2	54.1	45.9	71.4	28.6	63.3	36.7

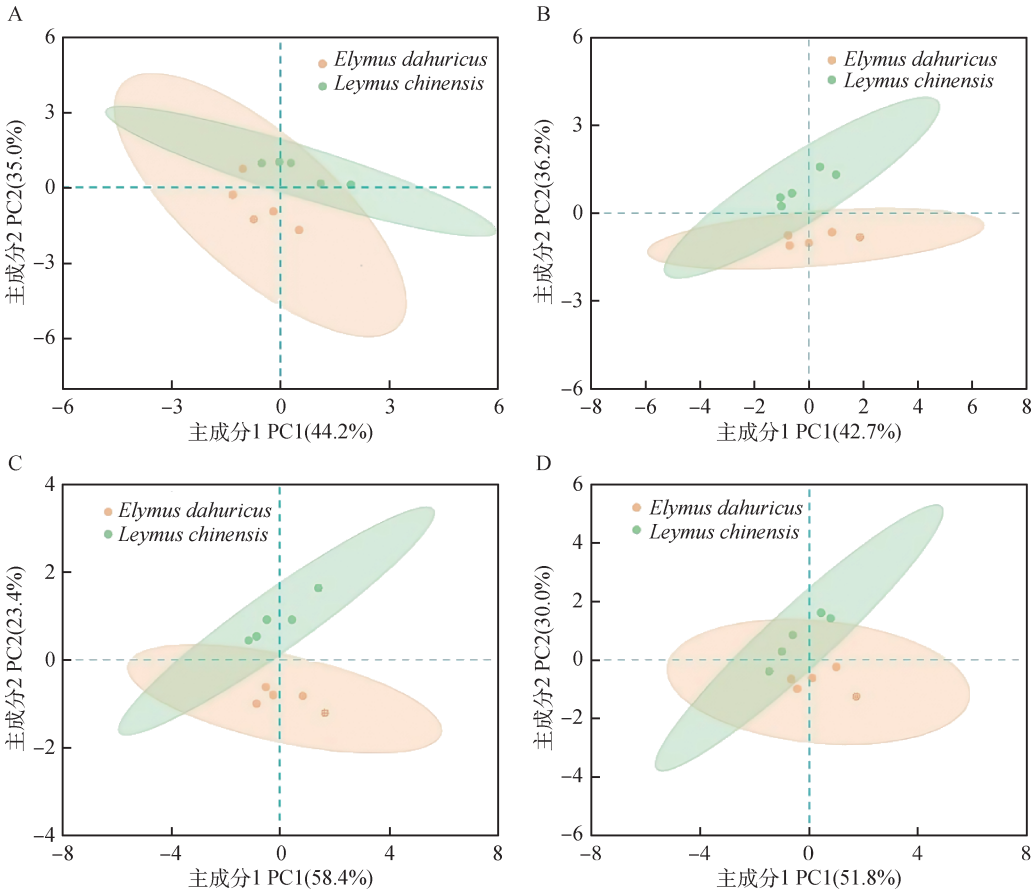


图 9　羊草和披碱草对盐、碱胁迫生理响应的主成分分析

Fig. 9　Principal component analysis of physiological responses of *L. chinensis* and *E. dahuricus* to salt and alkali stress

注:色点示盐碱胁迫下羊草与披碱草样本分布;色椭圆分示二者置信椭圆;A 为 pH 胁迫;B 为 NaCl 胁迫;C 为 $NaHCO_3$ 胁迫;D 为 Na_2CO_3 胁迫

Note: Color dots indicate the distribution of samples of *Leymus chinensis* and *Elymus dahuricus* under salt-alkali stress; color ellipses represent the confidence ellipses of the two species; A shows pH stress; B shows NaCl stress; C shows $NaHCO_3$ stress; D shows Na_2CO_3 stress

碱草的可溶性蛋白和糖含量开始下降时,羊草仍能维持较高的有机溶质水平,这保障了其细胞在逆境下的正常吸水与代谢功能,有效缓解了渗透胁迫[26-27]。

在光合器官保护方面,羊草叶绿素含量在胁迫下的降幅明显小于披碱草,显示其光合器官受损较轻。这可能与羊草能更好地维持离子平衡(如限制 Na^+ 在叶片中的过量积累)和保障 Mg^{2+} 等营养元素的吸收有关[17-18]。

因此,羊草相较于披碱草,通过增强细胞膜稳定性、提升抗氧化能力、高效积累渗透调节物质及保护光合机构等多途径的协同作用,形成了更为系统和完善的耐盐碱生理机制[25,28],从而表现出更强的综合抗性。

3.3　基于 PCA-MFV 的综合评价方法的可靠性

采用主成分分析(PCA)结合隶属函数法(MFV)进行综合评价,能有效整合多个相互关联的生理指标信息,克服单一指标评价的片面性与不稳定性[10,28]。本研究通过该方法得出的耐盐碱性排序(羊草>披碱草),与前期形态指标及多项生理响应的分析结果一致,验证了该综合评价体系的科学性与可靠性[14,25],也为今后牧草种质资源的抗性鉴定提供了方法借鉴。

4　结论

本研究系统比较了羊草与披碱草对中性盐(NaCl)、高 pH 及碱性盐($NaHCO_3$,Na_2CO_3)胁迫的生理响应,并通过 PCA-MFV 模型进行了综合评价。羊草通过维持更高的细胞膜稳定性、提升抗氧化能力、高效积累渗透调节物质及保护光合机构等多途径协同作用,形成了比披碱草更为系统的耐盐碱生理机制。因此,羊草是适用于松嫩平原等苏打盐碱地区生态修复与绿化的优质草种。本研究为盐碱地植被选育提供了理论依据与可靠的评价方法。

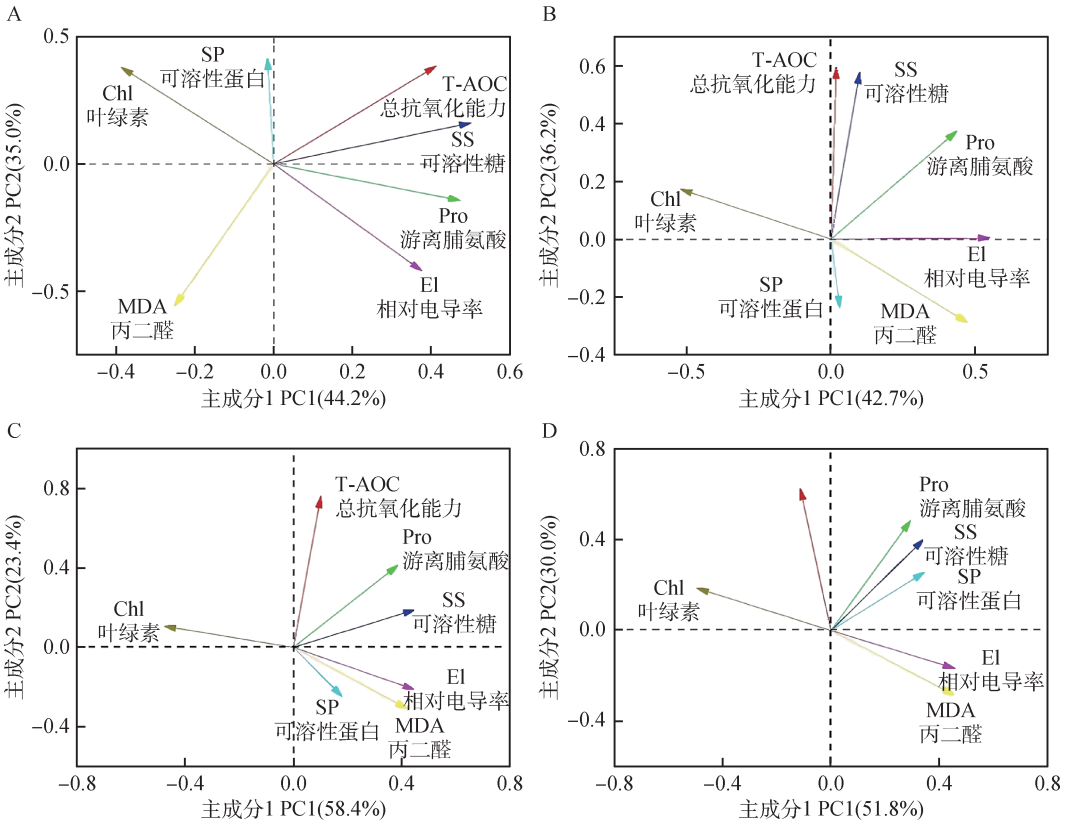


图 10 主成分分析矢量图

Fig. 10 Principal component analysis vector diagram

注：箭头示原始变量，表征主成分；其方向示变量与主成分相关性，长度示变量对主成分贡献；A为pH胁迫；B为NaCl胁迫；C为$NaHCO_3$胁迫；D为Na_2CO_3胁迫

Note: The arrows represent the original variables, indicating the principal components; their directions show the correlation between the variables and the principal components, and the lengths indicate the contribution of the variables to the principal components; A shows pH stress; B shows NaCl stress; C shows $NaHCO_3$ stress; D shows Na_2CO_3 stress

表 2 不同盐、碱胁迫下羊草和披碱草提取因子中各变量的得分系数矩阵

Table 2 The score coefficient matrix of variables in the extraction factors of *Leymus chinensis* and *Elymus dahuricus* under different salt and alkali stresses

变量 Variable	pH胁迫 pH stress		NaCl胁迫 NaCl stress		$NaHCO_3$胁迫 $NaHCO_3$ stress		Na_2CO_3胁迫 Na_2CO_3 stress	
	PC1	PC2	PC1	PC2	PC1	PC2	PC1	PC2
丙二醛含量 Malondialdehyde (MDA) content	−0.143	−0.356	0.264	−0.185	0.208	−0.242	0.240	−0.197
可溶性糖含量 Soluble sugar content	0.285	0.103	0.056	0.370	0.222	0.147	0.180	0.278
可溶性蛋白含量 Soluble protein content	−0.009	0.267	0.017	−0.152	0.089	−0.194	0.182	0.178
游离脯氨酸含量 Free proline content	0.269	−0.092	0.243	0.239	0.191	0.323	0.155	0.334
叶绿素含量 Chlorophyll content	−0.220	0.243	−0.291	0.111	−0.236	0.083	−0.260	0.129
总抗氧化能力 Total antioxidant capacity	0.235	0.246	0.010	0.382	0.050	0.594	−0.059	0.432
相对电导率 Relative conductivity	0.214	−0.269	0.308	0.003	0.221	−0.166	0.240	−0.115

表 3 不同盐、碱胁迫下羊草和披碱草综合指标的综合评价值

Table 3 The membership function values and comprehensive evaluation values of the comprehensive indexes of *L. chinensis* and *E. dahuricus* under different salt and alkali stresses

胁迫 Stress	植物材料 Plant material	μ(x)		D值 D value	抗性排序 Resistance rank
		μ1	μ2		
pH胁迫	羊草 *L. chinensis*	0.724	0.813	0.763	1
pH stress	披碱草 *E. dahuricus*	0.236	0.285	0.257	2
NaCl胁迫	羊草 *L. chinensis*	0.390	0.370	0.381	1
NaCl stress	披碱草 *E. dahuricus*	0.295	0.155	0.231	2
$NaHCO_3$胁迫	羊草 *L. chinensis*	0.393	0.184	0.333	1
$NaHCO_3$ stress	披碱草 *E. dahuricus*	0.265	0.201	0.247	2
Na_2CO_3胁迫	羊草 *L. chinensis*	0.403	0.623	0.484	1
Na_2CO_3 stress	披碱草 *E. dahuricus*	0.240	0.276	0.253	2

参考文献

[1] 李亮初. 浅谈盐碱地与园林绿化[J]. 科技视界,2012,2(21):283-284,114
LI L C. Talking about saline-alkali land and landscape greening[J]. Science & Technology Vision,2012,2(21):283-284,114

[2] 李燕,卢楠. 土地盐碱化成因及整治对策研究[J]. 河南农业,2021(8):61-62
LI Y,LU N. Study on the causes of land salinization and its control countermeasures[J]. Agriculture of Henan,2021(8):61-62

[3] 焦伟红. 燕麦耐盐碱渗透调节机制研究[D]. 呼和浩特:内蒙古农业大学,2011:11
JIAO W H. Study on osmotic adjusting physiological mechanism of oat under salt stress and alkali stress[D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University,2011:11

[4] WANG G D,SHEN W Z,ZHANG Z N,et al. The effect of neutral salt and alkaline stress with the same Na+ concentration on root growth of soybean (*Glycine max* (L.) merr.) seedlings[J]. Agronomy,2022,12(11):2708

[5] 朱建峰,崔振荣,吴春红,等. 我国盐碱地绿化研究进展与展望[J]. 世界林业研究,2018,31(4):70-75
ZHU J F,CUI Z R,WU C H,et al. Research advances and prospect of saline and alkali land greening in China[J]. World Forestry Research,2018,31(4):70-75

[6] CHEN S Y,HUANG X,YAN X Q,et al. Transcriptome analysis in sheepgrass (*Leymus chinensis*): a dominant perennial grass of the Eurasian Steppe[J]. PLoS One,2013,8(7):e67974

[7] 李佶恺. 盐(NaCl)胁迫对羊草生理及蛋白质组变化的影响[D]. 哈尔滨:东北农业大学,2018:15
LI J K. Proteomic and physiological responses to salt(NaCl) stress in *Leymus chinensis*[D]. Harbin: Northeast Agricultural University,2018:15

[8] 王祥荣. 生态园林与城市环境保护[J]. 中国园林,1998,14(2):12-14
WANG X R. Ecological landscaping and urban environmental conservation [J]. Chinese Landscape Architecture, 1998, 14(2):12-14

[9] 韩萌. 混合盐碱胁迫对7种禾种子萌发及生理特性的影响[D]. 哈尔滨:哈尔滨师范大学,2013:35-37
HAN M. Effects of saline-alkaloid stress on the seed germination and physiological characteristics of seven grass seeds[D]. Harbin:Harbin Normal University,2013:35-37

[10] 郑译儒,赵俊超,龚束芳,等. $NaHCO_3$和Na_2CO_3胁迫对碱茅和披碱草种子萌发、幼苗生长和生理指标的影响[J]. 中国科学院大学学报,2021,38(2):228-239
ZHENG Y R, ZHAO J C, GONG S F, et al. Effects of $NaHCO_3$ and Na_2CO_3 stress on seed germination, seedling growth, and physiological indexes of *Puccinelia chinampoensis* and Elymus dahuricus [J]. Journal of University of Chinese Academy of Sciences,2021,38(2):228-239

[11] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京:高等教育出版社,2006:202-204
GAO J F. Experimental guidance in plant physiology[M]. Beijing:Higher Education Press,2006:202-204

[12] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京:高等教育出版社,2000:184-186,258-260
LI H S. Principles and techniques of plant physiology and biochemistry experiments[M]. Beijing: Higher Education Press, 2000:184-186,258-260

[13] 陈建勋,王晓峰. 植物生理学实验指导[M]. 广州:华南理工大学出版社,2002:40-41
CHEN J X,WANG X F. Experimental guidance in plant physiology[M]. Guangzhou: South China University of Technology Press,2002:40-41

[14] 肖继兵,刘志,辛宗绪,等. 基于主成分分析和隶属函数的谷子全生育期耐旱性鉴定[J]. 干旱地区农业研究,2022,40(6):34-44
XIAO J B,LIU Z,XIN Z X,et al. Identification of drought tolerance in foxtail millet during its entire growth period based on principal component analysis and membership function [J]. Agricultural Research in the Arid Areas,2022,40(6):34-44

[15] 石永红,万里强,刘建宁,等. 多年生黑麦草抗旱性主成分及隶属函数分析[J]. 草地学报,2010,18(5):669-672
SHI Y H,WAN L Q,LIU J N,et al. Analysis of the principal components and the subordinate function of *Lolium perenne* drought resistance[J]. Acta Agrestia Sinica,2010,18(5):669-672

[16] 王苗苗,周向睿,梁国玲,等. 5份燕麦材料苗期耐盐性综合评价[J]. 草业学报,2020,29(8):143-154
WANG M M,ZHOU X R,LIANG G L,et al. A multi-trait evaluation of salt tolerance of 5 oat germplasm lines at the seedling stage[J]. Acta Prataculturae Sinica,2020,29(8):143-154

[17] GUO H J,HU Z Q,ZHANG H M,et al. Comparative effects of salt and alkali stress on antioxidant system in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) leaves[J]. Open Chemistry,2019,17(1):1352-1360

[18] WU Z H,YANG C W,YANG M Y. Photosynthesis, photosystem II efficiency, amino acid metabolism and ion distribution in rice (*Oryza sativa* L.) in response to alkaline stress[J]. Photosynthetica,2014,52(1):157-160

[19] ROMERA F J,ALCÁNTARA E,DE LA GUARDIA M D. Effects of bicarbonate, phosphate and high pH on the reducing capacity of Fe-deficient sunflower and cucumber plants [J]. Journal of Plant Nutrition,1992,15(10):1519-1530

[20] CHEN J P,LI X X,YE X X,et al. An S-ribonuclease binding protein EBS1 and brassinolide signaling are specifically required for *Arabidopsis* tolerance to bicarbonate[J]. Journal of Experimental Botany,2021,72(4):1449-1459

[21] CHEN S S, XING J J, PAN H Y. Comparative effects of neutral salt and alkaline salt stress on seed germination, early seedling growth and physiological response of a halophyte species *Chenopodium* glaucum [J]. African Journal of Biotechnology, 2012,11(40):9572-9581

[22] 白文波,李品芳,李保国. NaCl和$NaHCO_3$胁迫下马蔺生长与光合特性的反应[J]. 土壤学报,2008,45(2):328-335
BAI W B,LI P F,LI B G. Response of iris lactea var. chinensis to NaCl and $NaHCO_3$ stress in growth and photosynthesis[J]. Acta Pedologica Sinica,2008,45(2):328-335

[23] DOMINGO C,LALANNE E,CATALÁ M M,et al. Physiological basis and transcriptional profiling of three salt-tolerant mutant lines of rice[J]. Frontiers in Plant Science,2016,7:1462

[24] CHEN J J,YU B P. Alterations in mitochondrial membrane fluidity by lipid peroxidation products [J]. Free Radical Biology and Medicine,1994,17(5):411-418

[25] ZHANG Z, LI Y H, LIANG S, et al. Antioxidant enzymes responses of different genotypes of *Leymus chinensis* to saline-alkali stress and comprehensive evaluation of saline-alkali tolerance[J]. Pakistan Journal of Botany,2022,54(6):2025-2032

[26] ZHANG J L,WANG J X,JIANG W,et al. Identification and analysis of $NaHCO_3$ stress responsive genes in wild soybean (*Glycine soja*) roots by RNA-seq[J]. Frontiers in Plant Science,2016,7:1842

[27] LÓPEZ-SERRANO L,CALATAYUD Á,LÓPEZ-GALARZA S,et al. Uncovering salt tolerance mechanisms in pepper plants: a physiological and transcriptomic approach[J]. BMC Plant Biology, 2021,21(1):169

[28] 刘建,齐宝林,于洪柱,等. 盐碱胁迫对3种柳枝稷生长性状、叶片性状及叶绿素荧光特性的影响[J]. 黑龙江畜牧兽医,2023(1):85-91
LIU J,QI B L,YU H Z,et al. Effects of saline alkali stress on growth traits, leaf traits and chlorophyll fluorescence of three switchgrass species[J]. Heilongjiang Animal Science and Veterinary Medicine,2023(1):85-91

(责任编辑　闵芝智)