

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.08.024

引用格式:赵雪情,姜黎,赵冰,等.不同浓度槲皮素对盐胁迫下罗布红麻种子萌发和幼苗生长的影响[J].草地学报,2026,34(8):3015—3025

ZHAO Xue-qing, JIANG Li, ZHAO Bing, et al. Effects of Different Concentrations of Quercetin on Seed Germination and Seedling Growth of *Apocynum venetum* L. under Salt Stress[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34 (8):3015—3025

不同浓度槲皮素对盐胁迫下罗布红麻种子萌发和幼苗生长的影响

赵雪情¹, 姜黎^{2*}, 赵冰^{1*}, 陈雨芊¹

(1. 西北农林科技大学风景园林艺术学院, 陕西 杨凌 712100;
2. 中国科学院新疆生态与地理研究所, 新疆 乌鲁木齐 830000)

摘要:为探讨槲皮素对盐胁迫下罗布红麻(*Apocynum venetum* L.)种子萌发和幼苗生长的调控机制,明确其适宜施用浓度。本研究以罗布红麻为材料,设置8个处理(HCK:正常对照;HCKN:200 mmol·L⁻¹NaCl盐胁迫;Q₁+N~Q₆+N:200 mmol·L⁻¹NaCl+50,100,150,200,250,300 μmol·L⁻¹槲皮素),系统测定种子发芽特性(发芽率、发芽势、发芽指数)、幼苗生长指标(株高、根系生长参数、生物量、叶片生长参数)、光合生理特性(光合色素含量、叶绿素荧光参数)及抗逆生理指标(抗氧化酶活性、丙二醛含量、脯氨酸含量),并通过隶属函数法综合评价缓解效应。结果表明:盐胁迫对罗布红麻种子发芽率影响较小,但显著降低发芽势与发芽指数,并严重抑制罗布红麻幼苗生长及光合系统功能。施用槲皮素后,发现其对盐胁迫的缓解效应呈现显著浓度依赖性:低浓度槲皮素(Q₁+N, Q₂+N)缓解作用有限,高浓度槲皮素(Q₅+N, Q₆+N)则无法有效改善甚至抑制罗布红麻幼苗生长。相比于其他槲皮素浓度处理组,150 μmol·L⁻¹槲皮素(Q₃+N)处理缓解盐胁迫效果最佳:较盐胁迫组(HCKN),其种子发芽势和发芽指数分别提高2.1%和3.5%,幼苗株高提高97.2%,叶绿素总含量和类胡萝卜素含量分别提高17.1%和34.9%,脯氨酸含量提高20.6%,丙二醛含量降低22.8%(*P*<0.05),同时显著改善了根系形态与叶绿素荧光参数,其中根长、根表面积较HCKN组分别提升37.2%,51.3%;光系统II最大光化学效率(Maximum quantum efficiency of photo-system II, Fv/Fm)、光系统II实际光化学效率(Effective quantum yield of photosystem II, Y(II))均得到明显改善,有效缓解了光系统II(Photosystem II, PSII)反应中心损伤并且提高了实际光合效率,使幼苗生长及生理特性接近正常对照水平。研究表明,槲皮素可通过促进光合色素合成、增强抗氧化系统功能、调节渗透平衡及优化根系结构,协同提升罗布红麻幼苗耐盐性,有效缓解盐胁迫损伤。该研究明确了槲皮素调控罗布红麻耐盐性的适宜浓度与关键生理机制,为盐碱地罗布红麻规模化栽培及生态修复提供了重要技术参考。

关键词:槲皮素;罗布红麻;盐胁迫;种子萌发;幼苗生长

中图分类号:S543.9

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)08-3015-11

Effects of Different Concentrations of Quercetin on Seed Germination and Seedling Growth of *Apocynum venetum* L. under Salt Stress

ZHAO Xue-qing¹, JIANG Li^{2*}, ZHAO Bing^{1*}, CHEN Yu-qian¹

(1. College of Landscape Architecture & Arts, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2. Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi, Xinjiang 830000, China)

Abstract: This study investigated the growth regulation mechanism of quercetin on seed germination and seedling growth of *Apocynum venetum* L. under salt stress, and determined its optimal application concentration. This study utilized *A. venetum* as the experimental material, and established eight treatments: HCKN: 200

收稿日期:2026-01-29;修回日期:2026-03-15

基金项目:新疆自治区重点研发项目(2023B02045)资助

作者简介:赵雪情(2001-),女,汉族,河北保定人,硕士研究生,主要从事园林植物资源与应用研究,E-mail:xueqingzhao2025@163.com;

*通信作者 Author for correspondence, E-mail:bingzhao@nwsuaf.edu.cn;jiangli@ms.xjb.ac.cn

mmol·L⁻¹ NaCl salt stress; Q₁+N-Q₆+N: 200 mmol·L⁻¹ NaCl + 50, 100, 150, 200, 250, 300 μmol·L⁻¹ quercetin). The study systematically measured seed germination traits (germination rate, germination vigor, germination index), seedling growth indicators (plant height, root growth parameters, biomass, leaf growth parameters), photosynthetic physiological traits (photosynthetic pigment content, chlorophyll fluorescence parameters), and stress resistance physiological indicators (antioxidant enzyme activity, malondialdehyde content, proline content). The alleviation effects were comprehensively evaluated using the membership function method. The results indicated that salt stress had a minor effect on the germination rate of *A. venetum* seeds but significantly reduced germination vigor and germination index. It severely inhibited the growth of *A. venetum* seedlings and impaired photosynthetic system function, characterized by significantly decreasing photosynthetic pigment content and PSII photochemical efficiency, along with increasing accumulation of malondialdehyde, a lipid peroxidation product. The salt stress-alleviating effect of quercetin exhibited a pronounced concentration-dependent response: Low quercetin concentrations (Q₁+N, Q₂+N) provided limited alleviation, while high concentrations (Q₅+N, Q₆+N) failed to effectively improve growth and even inhibited *A. venetum* seedling development. Compared to other quercetin concentration treatments, the 150 μmol·L⁻¹ quercetin (Q₃+N) treatment showed the best salt stress alleviation effect. Compared to the salt-stressed control (HCKN), it increased seed germination potential and germination index by 2.1% and 3.5%, respectively. Seedling height increased by 97.2%, total chlorophyll content and carotenoid content increased by 17.1% and 34.9% respectively, proline content increased by 20.6%, and malondialdehyde content decreased by 22.8% ($P < 0.05$). Concurrently, it significantly improved root morphology and chlorophyll fluorescence parameters, bringing seedling growth and physiological characteristics closer to the normal control level. Quercetin enhances salt tolerance in *A. venetum* seedlings by synergistically promoting photosynthetic pigment synthesis, strengthening antioxidant system function, regulating osmotic balance, and optimizing root structure, thereby effectively mitigating salt stress damage. This study identifies the optimal concentration and key physiological mechanisms by which quercetin regulates *A. venetum*'s salt tolerance, providing crucial technical guidance for large-scale cultivation and ecological restoration of *A. venetum* in saline-alkali soils.

Key words: Quercetin; *Apocynum venetum* L.; Salt stress; Seed germination; Seedling growth

土壤盐碱化是当前最普遍的非生物胁迫类型之一,在气候变化与不合理灌溉施肥的双重作用下,土壤盐碱化程度正呈现逐年加剧的趋势,对植物种子萌发、幼苗生长及植被恢复形成了严重抑制^[1]。近年来,我国大力推进盐碱地综合利用,实施生态保护修复等重大工程,旨在提升生态系统自我修复能力以增强生态系统稳定性^[2]。因此,提高植物耐盐碱能力是当前盐碱地生态治理领域的重要研究方向。

罗布麻(*Apocynum venetum* L.)又称红麻,是夹竹桃科罗布麻属多年生灌木,天然分布于新疆、内蒙古、甘肃等干旱与盐碱地区,兼具耐旱、耐盐、抗风沙的生态适应性^[3],同时具备较高的经济与药用价值,能够在盐碱荒地、沙漠等恶劣的自然环境中生长,是盐碱地及荒漠区植被修复的理想物种^[4]。已有研究证实,种子萌发与幼苗期是植物生长周期中的初级阶段,同时也是抗逆性最脆弱的时期,极易受到外界环境胁迫的干扰^[5]。尽管罗布麻自身具备应对逆境的特殊适应机制,但其种子萌发和幼苗生长阶段对盐胁迫的耐受能力仍较为有限,这一特性严重制约了其在盐碱地区的规模化种植。例如,王鹏山^[6]和王珊等^[7]研究发现,罗布麻种子在低浓度盐胁迫下可

维持一定萌发能力,但高浓度盐胁迫会显著延缓萌发进程、抑制幼苗生长。可见,提高罗布麻的耐盐性是实现其在盐碱地规模化种植的关键。

近年来,外源物质在植物抵御干旱、低温、盐碱等非生物胁迫的过程中发挥着关键作用。例如,褪黑素缓解干旱胁迫对白三叶种子萌发及幼苗生长的抑制作用,且随着外源物质浓度的升高,各指标呈先升后降的趋势^[8];外源水杨酸主要通过提高过氧化物酶活性和脯氨酸含量,降低丙二醛含量,从而有效缓解水稻幼苗的低温胁迫伤害^[9],外源甜菜碱可以促进盐碱胁迫下草莓的株高、茎粗、叶面积、根长和根体积的生长^[10]。已有研究发现,槲皮素作为一类广泛存在于植物体内的黄酮类物质,不仅参与调控植株的生长发育进程,还能显著增强植物对干旱、低温、盐胁迫等多种逆境的耐受能力^[11-13]。针对罗布麻,杨佳乐^[14]发现添加外源槲皮素缓解了干旱胁迫下罗布白麻和罗布红麻种子萌发与幼苗生长的抑制作用。季雨辰等^[15]发现槲皮素和山奈酚可以有效促进盐胁迫下白麻种子萌发、幼苗生长并提高抗氧化酶活性。然而,目前针对不同浓度槲皮素处理对罗布红麻耐盐性影响的研究仍为空白。

基于此,本研究使用不同浓度的槲皮素溶液对罗布红麻种子进行浸种处理和幼苗喷施处理,探究其对盐胁迫下罗布红麻种子萌发及其幼苗生长的影响,从而筛选出可提升罗布红麻种子发芽率、幼苗成活率与幼苗生长质量的最佳槲皮素浓度处理方案,为罗布红麻在盐碱地的规模化种植提供理论依据与技术支撑。

1 材料与方法

1.1 试验材料

所有罗布红麻种子均来自中国科学院新疆生态与地理研究所。种子于2024年10月中旬在新疆尉犁县(41°18′01″N, 85°32′40″E)采集,放置在一20℃下保存,备用。

1.2 试验设计

根据石秋梅等^[16]研究得知,200 mmol·L⁻¹ NaCl盐溶液是罗布麻种子能够正常萌发的耐盐适宜浓度,大于200 mmol·L⁻¹后种子萌发会受到明显抑制,所以选定200 mmol·L⁻¹ NaCl溶液作为罗布红麻种子萌发和幼苗生长的盐胁迫浓度。

将去除空瘪种子后的罗布红麻种子,用5%NaClO消毒5 min后,用蒸馏水反复冲洗干净。采用培养皿法进行种子萌发实验,预先将消毒后的罗布红麻种子用7个不同浓度的槲皮素溶液(0, 50, 100, 150, 200, 250, 300 μmol·L⁻¹)进行浸种处理,然后将种子播种在直径为9 cm垫有两层湿润滤纸(每皿含2 mL的200 mmol·L⁻¹的NaCl溶液)的培养皿中。每个培养皿里放入50粒种子,同时设置对照组,共计8个处理组,分别是HCK(0 μmol·L⁻¹槲皮素+0 mmol·L⁻¹ NaCl)、HCKN(0 μmol·L⁻¹槲皮素+200 mmol·L⁻¹ NaCl)、Q₁+N(50 μmol·L⁻¹槲皮素+200 mmol·L⁻¹ NaCl)、Q₂+N(100 μmol·L⁻¹槲皮素+200 mmol·L⁻¹ NaCl)、Q₃+N(150 μmol·L⁻¹槲皮素+200 mmol·L⁻¹ NaCl)、Q₄+N(200 μmol·L⁻¹槲皮素+200 mmol·L⁻¹ NaCl)、Q₅+N(250 μmol·L⁻¹槲皮素+200 mmol·L⁻¹ NaCl)、Q₆+N(300 μmol·L⁻¹槲皮素+200 mmol·L⁻¹ NaCl),每组重复6盘,共计48盘。将培养皿放入人工培养箱(昼25℃/夜18℃,光周期16 h光照/8 h黑暗,相对湿度70%)中进行种子萌发。

将只消毒不做任何处理的罗布红麻种子在培

养皿上(每皿2 mL蒸馏水)进行萌发,待种子萌发后,幼苗生长至第2~3片真叶时移栽至穴盘中,然后用200 mmol·L⁻¹ NaCl溶液分别在第1天和第20天对幼苗进行盐胁迫,使用不同浓度槲皮素溶液每隔24 h均匀喷施一次幼苗叶片,直至叶片表面形成水滴且恰好不滴落^[17]。对照组为HCK和HCKN幼苗,置于温室(昼夜均温25℃/20℃,相对湿度80%,光周期12 h)中培养幼苗45 d后,用于生长表型和生理指标的测定。

1.3 测定方法

1.3.1 种子萌发指标测定 每天同一时间观察并记录种子的发芽数(以胚根的出现为种子萌发标准),第2 d计算种子的发芽势,6 d后种子停止萌发,记录停止,然后统计种子的发芽指标。本实验种子的发芽率、发芽势、发芽指数的计算采用童玉花的方法^[18]:

发芽率(G_R)=(发芽种子总数/供试种子总数)×100%

发芽势(G_P)=

(第2天发芽种子数/供试种子总数)×100%

$G_I=\Sigma(G_t/D_t)$

式中: G_I 为发芽指数; G_t 为第 t 日发芽种子数; D_t 为相应的发芽天数。

1.3.2 幼苗生长和生理指标测定 采用游标卡尺测定幼苗地上部株高(茎基部至生长点的垂直距离)及叶片形态(叶长、叶宽);称取幼苗鲜重后,置于烘箱中65℃烘干至恒重,称量干重;幼苗根系形态指数通过Epson Perfection V12000 Photo扫描仪(中国,LA-S)测定;叶绿素荧光参数采用高分辨叶绿素荧光成像仪(德国,HEXAGON-IMAGING-PAM)测定;光合色素含量利用分光光度法测定;丙二醛(Malondialdehyde,MDA)含量采用硫代巴比妥酸(Thiobarbituric acid,TBA)法测定;脯氨酸含量采用磺基水杨酸法提取后测定;过氧化物酶(Peroxidase,POD)活性采用愈创木酚法测定;超氧化物歧化酶(Superoxide dismutase,SOD)活性采用氮蓝四唑(Nitro blue tetrazolium,NBT)光还原法测定^[19]。所有指标均设置3次生物学重复。

1.3.3 综合评价 采用隶属函数法进行综合评价^[20],评估不同浓度槲皮素处理下罗布红麻的生长状况。隶属函数值 F_{ij} 计算公式如下:

$$F_{ij}=(X_{ij}-X_{\min})/(X_{\max}-X_{\min}) \quad (1)$$

$$F_{ij}=1-(X_{ij}-X_{\min})/(X_{\max}-X_{\min}) \quad (2)$$

式中: X_{ij} 为第 i 个处理下第 j 个指标的测定值; $X_{\max}$ 和 $X_{\min}$ 分别为所有处理中该指标测定的最大值和最小值, 并以各指标的平均隶属函数值作为综合评价值。若测定指标与生长呈正相关, 则采用(1), 反之用(2)。

1.4 数据处理

采用 Excel 2013 进行初步统计和整理, 用 IBM SPSS Statistics 26 软件进行单因素方差分析及 Tukey 检验 ($P < 0.05$)。所有数值均以均数 ± 标准误差 (SE) 表示, 使用 Origin 2025 软件绘图。

2 结果与分析

2.1 不同浓度槲皮素对盐胁迫下罗布红麻种子发芽特征的影响

种子萌发是植物生命周期的起始阶段, 也是对盐胁迫最为敏感的时期之一, 其萌发特性直接影响后续幼苗的生长与抗逆性。不同浓度槲皮素对盐胁迫下罗布红麻种子发芽率、发芽势和发芽指数的影响有所差异。如图 1 所示, HCKN 组对罗布红麻种子的萌发进程产生了显著影响, 但对最终发芽率的抑制作用较小。与正常对照 (HCK) 相比, HCKN 组发芽率仅从约 92% 降至约 87%, 无显著差异; 而

发芽势从约 88% 显著下降至约 76%, 发芽指数从约 94% 显著下降至约 60%。而施加不同浓度的槲皮素后发现, 各处理组发芽率均维持在 86%~90% 之间 (图 1a), 与 HCKN 组无显著差异, 表明盐胁迫本身对罗布红麻种子萌发率抑制作用有限, 槲皮素无法在盐胁迫基础上显著改变种子最终萌发比例。与正常对照 (HCK) 相比, 高浓度槲皮素 (Q_5+N , Q_6+N) 处理组发芽率显著降低了 6.2%, 而低中浓度处理组 (Q_1+N , Q_2+N , Q_3+N , Q_4+N) 发芽率与 HCK 无显著差异。低中浓度槲皮素 (Q_1+N , Q_2+N , Q_3+N) 处理组发芽势回升至约 80%, 与 HCKN 组无显著差异; 高浓度槲皮素 (Q_5+N , Q_6+N) 处理组发芽势进一步下降至约 66% 和 64% (图 1b), 表明低中浓度槲皮素对发芽势的缓解作用有限, 高浓度反而加剧了萌发延迟。中浓度槲皮素 (Q_3+N) 处理组发芽指数最高 (约 62%), 但低中浓度槲皮素处理组 (Q_1+N , Q_2+N , Q_3+N , Q_4+N) 的发芽指数与 HCKN 组无显著差异, 高浓度槲皮素处理组 (Q_5+N , Q_6+N) 发芽指数则进一步下降至约 55% (图 1c)。以上结果表明盐胁迫主要通过延缓萌发进程抑制罗布红麻种子萌发, 而非降低最终发芽率; 不同浓度槲皮素对萌发指标的调控效应存在差异, 低中浓度可轻度缓解发芽势和发芽指数的下降, 高浓度则进一步加剧了对发芽势和发芽指数的抑制。

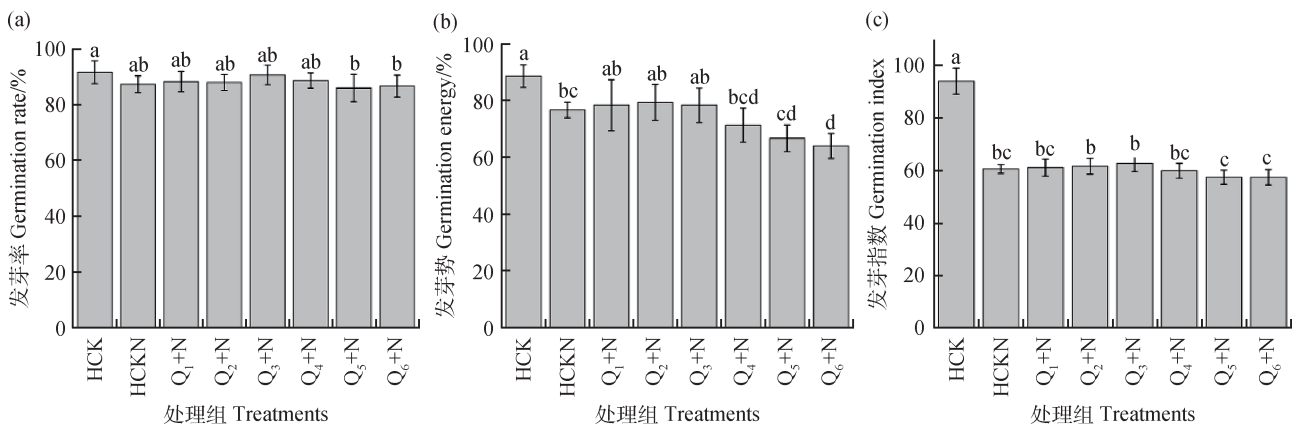


图 1 不同浓度槲皮素对盐胁迫下罗布红麻种子萌发的影响

Fig. 1 Effects of different concentrations of quercetin on the germination of *A. venetum* seeds under salt stress

注: 不同小写字母表示不同处理组间差异显著 ($P < 0.05$)。下同

Note: Different lowercase letters indicate significant differences between treatments ($P < 0.05$). The same as below

2.2 不同浓度槲皮素对盐胁迫下罗布红麻幼苗生长参数的影响

如图 2 所示, HCKN 组对罗布红麻幼苗的生长造成了显著抑制: 株高较正常对照 (HCK) 下降约 52.2% ($P < 0.05$), 鲜重和干重分别较对照下降

76.4% 和 72.7% ($P < 0.05$), 叶片数、叶宽、叶长和叶面积也均显著降低, 反映出盐胁迫对地上部生长的抑制。施加不同浓度槲皮素后, 幼苗生长指标随槲皮素浓度的增加, 呈现明显的差异变化。低浓度槲皮素处理下, Q_1+N 对盐胁迫的缓解作用有限,

株高、鲜重、干重仅略高于 HCKN 组且无显著差异, Q_2+N 处理组缓解作用明显提升; 而低浓度处理下 (Q_1+N , Q_2+N) 的叶片数、叶宽、叶长和叶面积虽

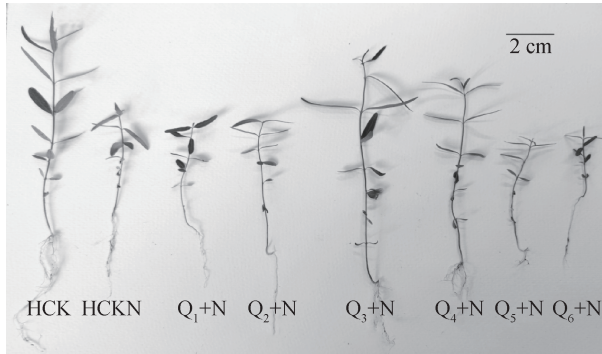


图 2 不同浓度槲皮素对盐胁迫下罗布红麻幼苗表型的影响

Fig. 2 Effects of different concentrations of quercetin on the phenotype of *A. venetum* seedlings under salt stress

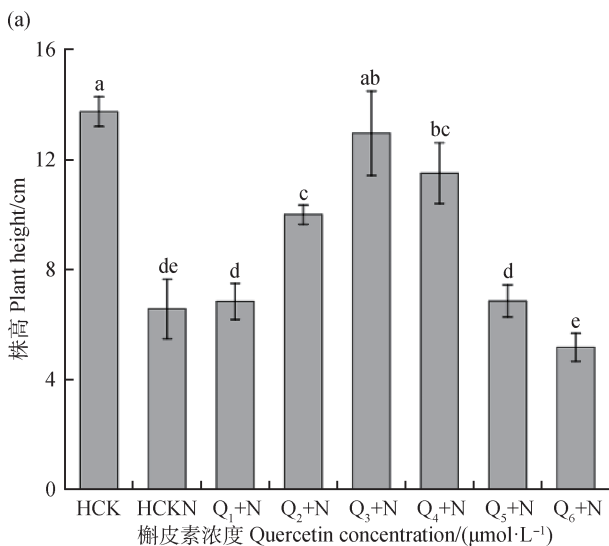


图 3 不同浓度槲皮素对盐胁迫下罗布红麻幼苗株高、干鲜重的影响

Fig. 3 Effects of different concentrations of quercetin on the germination of *A. venetum* seeds under salt stress

表 1 不同浓度槲皮素对盐胁迫下罗布红麻幼苗叶片生长参数的影响

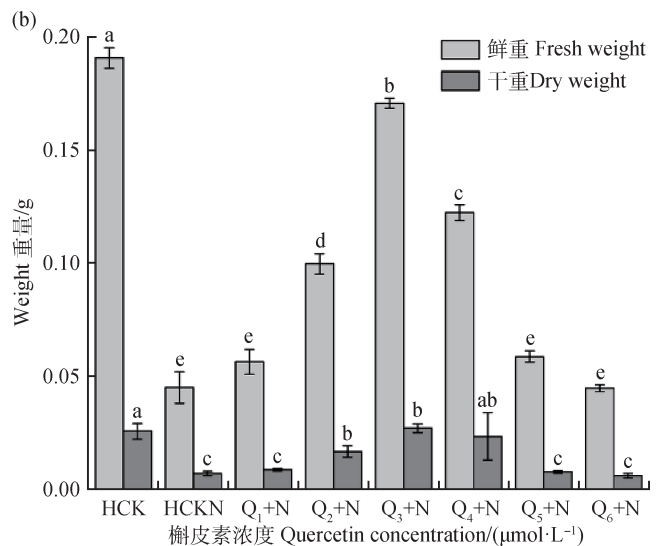
Table 1 Effects of different concentrations of quercetin on the leaf growth parameters of *A. venetum* seedlings under salt stress

处理组 Treatments	叶片数 Number of leaves/个	叶宽 Leaf width/ mm	叶长 Leaf length/ mm	叶面积 Leaf area/ mm ²
HCK	14.50±1.05 ^a	7.47±0.16 ^a	36.09±1.94 ^b	2.70±0.13 ^a
HCKN	10.67±0.52 ^d	4.01±0.26 ^f	15.97±1.61 ^f	0.64±0.05 ^e
Q_1+N	12.33±1.03 ^c	5.20±0.18 ^d	21.36±1.12 ^e	1.11±0.08 ^d
Q_2+N	13.33±0.52 ^b	5.68±0.09 ^c	24.64±1.42 ^d	1.40±0.08 ^c
Q_3+N	14.67±0.82 ^a	6.85±0.21 ^b	39.35±1.87 ^a	2.70±0.19 ^a
Q_4+N	11.67±0.52 ^c	5.44±0.12 ^{cd}	28.19±1.37 ^c	1.53±0.09 ^b
Q_5+N	10.67±0.52 ^d	4.30±0.08 ^e	24.51±0.94 ^d	1.05±0.05 ^d
Q_6+N	9.67±0.82 ^e	3.96±0.53 ^f	17.58±1.20 ^f	0.70±0.14 ^e

注: 同列不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。下同

Note: Different letters indicate significant difference at the 0.05 level. The same as below

有一定提高, 但恢复效果较弱, 仅能轻度缓解盐胁迫对幼苗生长的抑制。中浓度槲皮素 (Q_3+N , Q_4+N) 的缓解作用显著, 其中以 Q_3+N 组效果最佳: 该组株高最高 (约 13 cm), 较 HCKN 组提升 97.2% (图 3a), 且与正常对照无显著差异; 鲜重 (约 0.17g) 和干重 (约 0.03g) 也最高 (图 3b), 接近正常对照水平, 有效缓解了盐胁迫对生物量积累的抑制; 叶片数、叶宽、叶长和叶面积较 HCKN 组分别提升 37.4%, 70.8%, 146% 和 321%, 均恢复至与正常对照无显著差异的水平 (表 1)。高浓度槲皮素 (Q_5+N , Q_6+N) 处理下, Q_5+N 组株高与 HCKN 组无显著差异, Q_6+N 组株高最低 (约 5 cm), 均低于其他处理组; 鲜重与干重与 HCKN 组无显著差异; 叶片数、叶宽、叶长和叶面积也与 HCKN 组无显著差异或受到抑制, 未能有效缓解盐胁迫。



2.3 不同浓度槲皮素对盐胁迫下罗布红麻幼苗根系的影响

根系是植物感知盐胁迫的首要器官, 高盐环境会通过渗透胁迫和离子毒害抑制根系伸长、减少根系分支, 最终削弱其水分与养分吸收能力。本研究中, HCKN 组处理对罗布红麻幼苗根系造成了显著损伤, 根系扫描结果 (图 4) 显示, HCKN 组根系纤细短小、分支少, 生长受到明显抑制。与正常对照 (HCK) 相比, 根长、根表面积、根体积和根尖数分别下降了 49.4%, 46.3%, 64.9% 和 54.8% ($P < 0.05$), 施加不同浓度的槲皮素后, 盐胁迫下罗布红麻幼苗根系的形态与生长得到了显著缓解, 其中, 低浓度处理组 (Q_1+N 和 Q_2+N) 和中浓度处理组

(Q_4+N)的根系指标仅略优于HCKN组,缓解作用有限;高浓度处理组(Q_5+N 和 Q_6+N)的根表面积和根体积与HCKN组相比无显著差异,但是 Q_5+N 和 Q_6+N 处理组的根尖数却比HCKN组分别提高98%和62.3%,可见高浓度槲皮素虽无法全面恢复根系生长,但仍能在一定程度上刺激根尖分生组织活性,促进根尖发生。而 Q_3+N 处理组展现出最突出的修复效果,其根长 $[(90.1\pm0.32)\text{ mm}]$ 、根表面积 $[(15.03\pm1.54)\text{ cm}^2]$ 、根体积 $[(0.41\pm0.03)\text{ cm}^3]$ 和根尖数 $[(274.52\pm18.03)\text{ 个}]$ 在各处理组中均最高,较HCKN组分别提升了37.2%,51.3%,105.0%和135.6% ($P<0.05$),且该组根系繁茂、分支丰富,根尖数甚至超过了正常对照组(图4),说明此浓度的槲皮素不仅能有效缓解盐胁迫对根系的抑制,还能显著激发根系的分支活力,增强其吸收潜力。

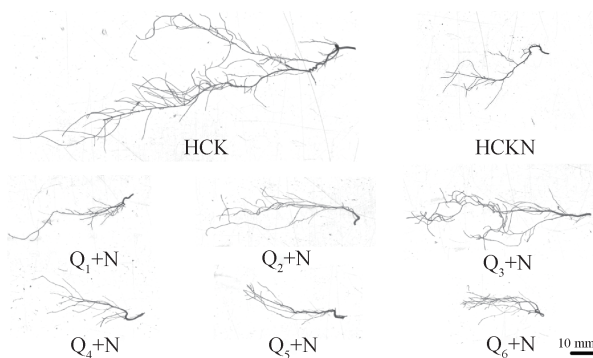


图4 不同浓度槲皮素对盐胁迫下罗布红麻幼苗根系生长的影响

Fig. 4 Effects of different concentrations of quercetin on root growth of *A. venetum* seedlings under salt stress

2.4 不同浓度槲皮素对盐胁迫下罗布红麻幼苗光合生理特性的影响

光合作用是植物物质与能量代谢的核心过程,

对盐胁迫极为敏感。盐胁迫会破坏光合色素合成与光合机构完整性,抑制光合电子传递与碳同化效率,从而限制植株生长。通过测定光合色素含量与叶绿素荧光参数发现,不同浓度槲皮素对盐胁迫下罗布红麻幼苗光合生理特性的缓解效应不同。如图5a和5b所示,盐胁迫(HCKN组)显著破坏罗布红麻幼苗光合色素系统:与正常对照(HCK)相比,叶绿素总含量下降42.1%,类胡萝卜素含量下降45.9%,表明盐胁迫不仅降解光合色素,还削弱了植物光保护能力。施加不同浓度槲皮素后,光合色素含量呈现明显的浓度依赖性变化:低中浓度处理组(Q_2+N , Q_3+N)色素含量显著高于HCKN组,其中 Q_3+N 组的叶绿素总含量和类胡萝卜素含量较HCKN组分别提升17.1%和34.9%,缓解效果最佳;而高浓度处理组(Q_5+N , Q_6+N)色素含量显著低于HCKN组,说明高浓度槲皮素无法有效缓解盐胁迫对光合色素的损伤。

叶绿素荧光成像分析显示(图5c),盐胁迫下HCKN组叶片呈绿色,Fv/Fm(最大光化学效率)显著下降,表明PS II反应中心受损严重。施加槲皮素后,叶片逐渐恢复为深蓝色,说明槲皮素能有效保护PS II反应中心完整性。Y(II)(实际光化学效率)分析显示,HCKN组叶片呈橙色,表明盐胁迫下幼苗实际光合电子传递效率显著降低;随着槲皮素浓度增加,Y(II)损伤逐渐得到缓解, Q_3+N 组叶片呈现亮绿色,Y(II)恢复至接近正常对照水平,说明该浓度槲皮素能有效提升盐胁迫下的实际光合效率。其他处理组中, Q_1+N , Q_2+N , Q_4+N 组的Y(II)参数略优于HCKN组,但恢复效果有限; Q_5+N , Q_6+N 组的Y(II)与HCKN组无显著差异,表明高浓度槲皮素未能有效缓解盐胁迫对光合系统的损伤,甚至可能产生抑制作用。

表2 不同浓度槲皮素对盐胁迫下罗布红麻幼苗根系生长参数的影响

Table 2 Effects of different concentrations of quercetin on root growth parameters of *A. venetum* seedlings under salt stress

处理组 Treatments	根长 Root length/mm	根表面积 Root surface area/cm ²	根体积 Root volume /cm ³	根尖数 Number of root tips/个
HCK	130.03±0.80 ^a	18.50±1.43 ^a	0.57±0.03 ^a	258.30±2.58 ^b
HCKN	65.67±2.00 ^e	9.93±0.57 ^d	0.20±0.01 ^e	116.55±1.97 ^e
Q_1+N	75.47±3.76 ^d	11.76±1.11 ^{cd}	0.22±0.01 ^{de}	124.78±1.92 ^e
Q_2+N	83.52±1.03 ^c	12.66±2.07 ^c	0.24±0.01 ^d	177.01±11.46 ^d
Q_3+N	90.10±0.32 ^b	15.03±1.54 ^b	0.41±0.03 ^b	274.52±18.03 ^a
Q_4+N	65.21±0.89 ^e	11.39±1.23 ^{cd}	0.35±0.03 ^c	262.44±7.71 ^{ab}
Q_5+N	61.09±5.24 ^e	10.37±0.16 ^{cd}	0.22±0.01 ^{de}	231.56±1.78 ^c
Q_6+N	55.08±1.80 ^f	9.83±0.79 ^d	0.21±0.01 ^{de}	189.26±6.31 ^d

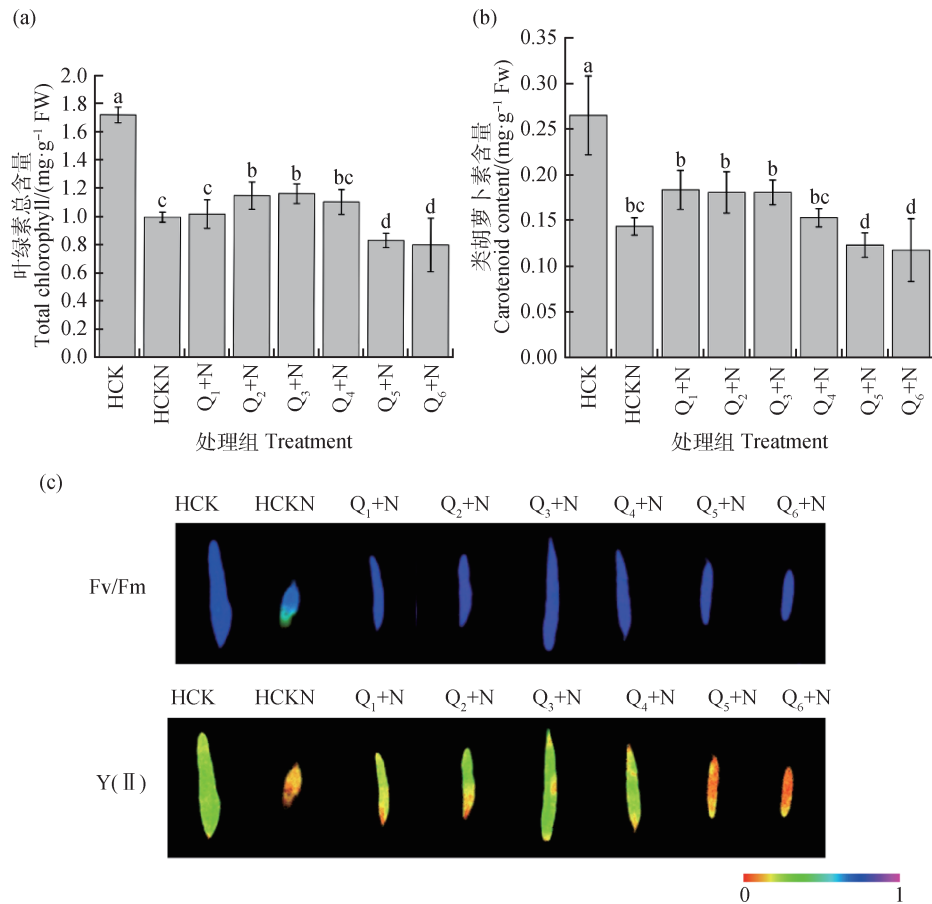


图5 不同浓度槲皮素对盐胁迫下罗布红麻幼苗光合生理特性的影响

Fig. 5 Effects of different concentrations of quercetin on photosynthetic characteristics of *A. venetum* seedlings under salt stress

注: a, 叶绿素总含量; b, 类胡萝卜素含量; c, 叶绿素荧光参数

Note: a, Total chlorophyll content; b, Carotenoid content; c, Chlorophyll fluorescence parameters

2.5 不同浓度槲皮素对盐胁迫下罗布红麻幼苗抗氧化系统与渗透调节的影响

通过测定过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)活性、丙二醛(MDA)含量及游离脯氨酸含量,系统分析了不同浓度槲皮素对盐胁迫下罗布红麻幼苗抗逆响应的机制,发现随着槲皮素浓度的不断增加,盐胁迫下罗布红麻幼苗各指标间存在显著的差异响应,共同反映了植物的氧化还原平衡与渗透调节能力。

盐胁迫处理下(HCKN组), POD活性从正常对照(HCK组)约 $58 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1} \text{ FW} \cdot \text{min}^{-1}$ 升至约 $64 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1} \text{ FW} \cdot \text{min}^{-1}$, SOD活性从正常对照(HCK组)约 $83 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1} \text{ FW} \cdot \text{h}^{-1}$ 显著上升至约 $150 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1} \text{ FW} \cdot \text{h}^{-1}$, 表明盐胁迫诱导了罗布红麻幼苗内源抗氧化系统的激活,通过清除活性氧(ROS)缓解氧化损伤(图6a和6b)。而MDA含量从 $20.6 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \text{ FW}$ 升至约 $23.0 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \text{ FW}$, 游离脯氨酸含量从约 $46.0 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ 上升至约 $63.1 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ (图6c),反映了盐胁迫引发罗布红麻幼苗脂质过氧化并且通过积累脯氨酸以维

持渗透压的平衡。施加槲皮素后发现,随着槲皮素浓度的增加,这些指标发生了显著的变化。其中,低中浓度槲皮素(Q₁+N, Q₂+N, Q₃+N)处理组下, POD活性下降至 $53 \sim 55 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1} \text{ FW} \cdot \text{min}^{-1}$, 显著低于HCKN组,而SOD活性虽然略有下降,仍维持在 $135 \sim 158 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1} \text{ FW} \cdot \text{h}^{-1}$ 的较高水平,与HCKN组差异不明显,这表明低中浓度槲皮素优先与SOD酶协同清除超氧阴离子,减少了幼苗对POD活性的依赖。而Q₁+N组中MDA含量骤降至约 $9.2 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \text{ FW}$, 为所有处理中的最低值,表明低浓度槲皮素可直接清除ROS,从源头抑制脂质过氧化,最大程度缓解氧化损伤。游离脯氨酸含量升至 $69 \sim 76 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$, 显著高于HCKN组,表明低浓度槲皮素在缓解氧化损伤的同时,进一步增强了渗透调节能力。

高浓度槲皮素处理下(Q₅+N, Q₆+N), POD活性开始上升, SOD活性逐渐下降,反映了抗氧化酶系统的动态调整。MDA含量在Q₁+N组中下降至

13.0~13.7 $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$,随着槲皮素浓度的升高呈现先升高后降低的趋势,但仍比HCKN组低(图6c)。游离脯氨酸含量下降至64~65 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$,与

HCKN组无显著差异(图6d),表明高浓度槲皮素下渗透调节需求降低,幼苗可能将更多资源分配到其他代谢过程。

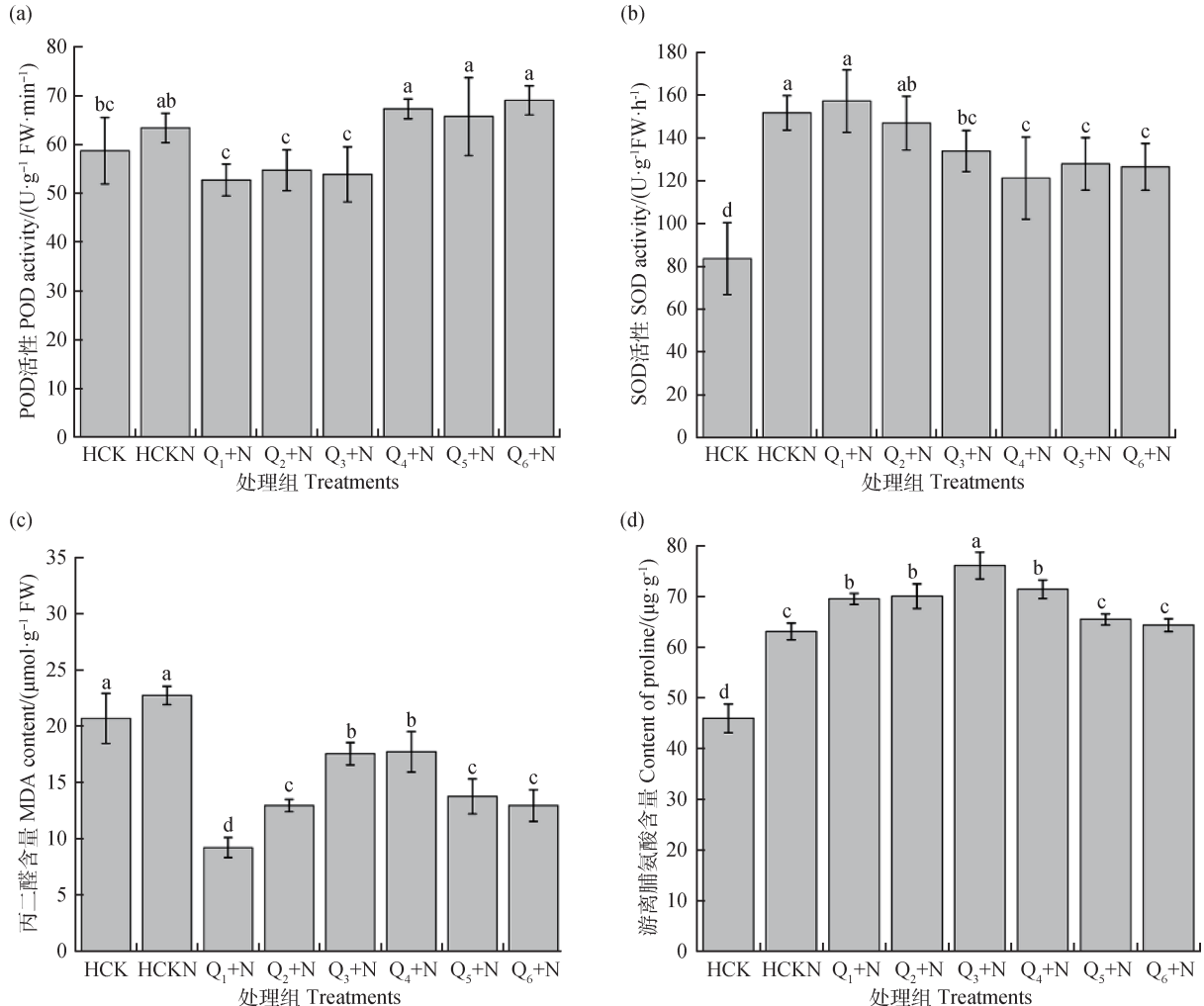


图6 不同浓度槲皮素对盐胁迫下罗布红麻幼苗抗氧化系统和渗透调节的影响

Fig. 6 Effects of different concentrations of quercetin on the antioxidant system and osmotic adjustment of *A. venetum* seedlings under salt stress

2.6 隶属函数综合评价

将各项生长与生理指标进行隶属函数加权平均,对不同浓度槲皮素处理下罗布红麻种子萌发和幼苗在盐胁迫下的生长表现进行综合评价,以比较各处理组对罗布红麻耐盐性的缓解效应。由表3可知,不同浓度槲皮素对罗布红麻耐盐性的缓解效果由大到小排序为HCK(0.81)>Q3+N(0.69)>Q4+N(0.48)>Q2+N(0.45)>Q1+N(0.35)>Q5+N(0.25)>HCKN(0.20)>Q6+N(0.18)。相较于HCK组,Q3+N处理组的综合隶属函数值最高,表明该浓度是缓解罗布红麻盐胁迫损伤的最适浓度。这一结果说明,外源施加适宜浓度的槲皮素可有效提升罗布红麻幼苗的耐盐性。

3 讨论

黄酮类化合物对植物非生物胁迫的响应具有明显的浓度依赖性。槲皮素作为一种典型的黄酮类化合物,其不同浓度处理对盐胁迫下罗布红麻种子萌发及幼苗生长的影响也存在显著差异。研究发现,200 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl胁迫对罗布红麻种子最终发芽率的影响较小(从92%降至87%),但对发芽势和发芽指数具有显著抑制作用。该结果与石秋梅等^[16]的研究相符,即小于或等于200 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl浓度对罗布麻种子累积发芽率影响不大,但会显著降低发芽势并推迟发芽时间。这可能源于罗布麻种子的固有耐盐特性,其厚种皮可减少盐分进

表 3 不同槲皮素浓度对盐胁迫下罗布红麻 20 个生长和生理指标的隶属函数值分析

Table 3 Analysis of membership function value for 20 growth and physiological parameters of *A. venetum* under different quercetin concentrations of salt stress

处理组 Treatments	HCK	HCKN	Q ₁ +N	Q ₂ +N	Q ₃ +N	Q ₄ +N	Q ₅ +N	Q ₆ +N
发芽率 Germination rate	1.00	0.24	0.41	0.35	0.82	0.47	0.00	0.12
发芽势 Germination energy	1.00	0.51	0.58	0.62	0.58	0.30	0.11	0.00
发芽指数 Germination index	1.00	0.09	0.10	0.12	0.14	0.07	0.00	0.00
株高 Plant height	1.00	0.16	0.19	0.56	0.91	0.74	0.20	0.00
干重 Dry weight	0.94	0.05	0.13	0.51	1.00	0.83	0.08	0.00
鲜重 Fresh weight	1.00	0.00	0.08	0.38	0.86	0.53	0.10	0.00
叶长 Leaf length	0.86	0.00	0.23	0.37	1.00	0.52	0.37	0.07
叶宽 Leaf width	1.00	0.01	0.35	0.49	0.82	0.42	0.10	0.00
叶片数 Number of leaves	0.97	0.20	0.53	0.73	1.00	0.40	0.20	0.00
叶面积 Leaf area	1.00	0.00	0.23	0.37	1.00	0.43	0.20	0.03
根长 Root length	1.00	0.17	0.27	0.38	0.47	0.14	0.08	0.00
根表面积 Root surface area	1.00	0.01	0.22	0.33	0.60	0.18	0.06	0.00
根体积 Root volume	1.00	0.00	0.05	0.11	0.57	0.41	0.05	0.03
根尖数 Number of root tips	0.90	0.00	0.05	0.38	1.00	0.92	0.73	0.46
叶绿素总含量 Total chlorophyll content	1.00	0.21	0.23	0.38	0.39	0.33	0.03	0.00
类胡萝卜素含量 Carotenoid content	1.00	0.17	0.45	0.43	0.43	0.24	0.04	0.00
POD 活性 POD activity	0.37	0.65	0.00	0.12	0.07	0.89	0.80	1.00
SOD 活性 SOD activity	0.00	0.92	1.00	0.86	0.68	0.51	0.60	0.58
丙二醛含量 MDA content	0.15	0.00	1.00	0.72	0.38	0.37	0.66	0.72
游离脯氨酸含量 Free proline content	0.00	0.57	0.78	0.80	1.00	0.84	0.65	0.61
综合得分 Comprehensive score	0.81	0.20	0.35	0.45	0.69	0.48	0.25	0.18
排名 Order	1	7	5	4	2	3	6	8

入胚部,胚细胞内积累的可溶性糖、脯氨酸等渗透调节物质能维持细胞渗透压,从而减轻盐胁迫的直接损伤^[21]。对种子进行不同浓度的槲皮素浸种后,低中浓度处理组(Q₁+N~Q₄+N)发芽率仍维持在较高水平,与HCK无显著差异;而高浓度处理组(Q₅+N,Q₆+N)发芽率较HCK显著降低,说明槲皮素无法在盐胁迫基础上显著改变种子最终萌发比例,这一发现与Zhang等^[22]关于槲皮素显著促进番茄种子萌发的结果存在差异,推测这一现象可能是由于不同植物种子的种皮结构、胚的耐盐性存在物种特异性差异所致。低中浓度槲皮素(Q₁+N~Q₄+N)可使发芽势回升至80%左右,其中Q₃+N处理组中发芽指数是所有处理组中最高的,表明低中浓度槲皮素可轻度缓解盐胁迫对萌发速度和整齐度的抑制,而高浓度槲皮素(Q₅+N,Q₆+N)处理组发芽势和发芽指数进一步下降,这与BAIS等^[23]发现高浓度类黄酮[(±)-儿茶素]强烈抑制本地植物种子萌发的结果一致,可能是由于高浓度槲皮素自身氧化产生过量ROS,或干扰了种子内部激素平衡,反而加剧了盐胁迫损伤。

盐胁迫通过渗透胁迫和离子毒害双重作用抑制植物幼苗生长,常表现为株高降低、生物量积累

减少、器官发育受阻^[24]。本研究发现,施加槲皮素后,幼苗生长指标呈现明显的浓度依赖性变化,其中,Q₃+N处理组缓解效果最佳,其株高较盐胁迫组提升97.2%,生物量恢复至接近正常对照水平,叶片数、叶宽、叶长和叶面积均恢复至正常水平。槲皮素缓解盐胁迫生长抑制的作用在番茄^[25]、乌拉尔图小麦(*Triticum urartu*)^[13]等植物中均有体现。根系作为植物感知盐胁迫的首要器官,其形态结构直接影响水分和养分吸收效率,本研究中,Q₃+N组根长、根表面积、根体积和根尖数是所有槲皮素处理组中最高的,而高浓度槲皮素处理组根系生长缓解效果有限,仅根尖数有所提高。这一结果与Maloney等^[26]关于类黄酮可有效促进番茄根系生长的研究结果一致,表明适宜浓度槲皮素不仅能缓解盐胁迫对根系的抑制,还能激发根系分支活力。

光合作用是植物物质与能量代谢的核心,盐胁迫通过破坏光合色素合成、损伤光合机构完整性、抑制光合电子传递等途径降低光合效率^[27-28]。本研究显示,适宜浓度槲皮素可显著缓解盐胁迫对光合生理的抑制作用,槲皮素作为一种强抗氧化剂,可直接清除盐胁迫下产生的过量活性氧(ROS),减少ROS对叶绿素、类胡萝卜素等光合色素的氧化降

解,从而维持较高的色素含量。本研究中, Q_3+N 组叶绿素总含量和类胡萝卜素含量较盐胁迫组分别提升17.1%和34.9%,同时槲皮素能够稳定类囊体膜结构,保护PS II反应中心完整性,减少光抑制损伤,维持电子传递效率,使Y(II)恢复至接近正常对照水平,这与Parvin等^[25]发现的槲皮素可通过提高光合色素含量缓解番茄幼苗盐胁迫损伤的机制相同,进一步支持了槲皮素在光合保护方面的积极作用。

盐胁迫下植物体内ROS大量积累,引发脂质过氧化,而抗氧化系统(SOD,POD等)和渗透调节物质(脯氨酸等)的协同作用是植物抵御盐胁迫的重要机制。盐胁迫下槲皮素可直接参与抗氧化活动,通过自身酚羟基清除ROS,降低膜脂过氧化产物MDA的含量,从而减轻对细胞膜的损伤。同时,它还可诱导SOD,POD等抗氧化酶的表达,增强酶活性来更高效地清除ROS。而在渗透调节物质中,槲皮素可通过促进脯氨酸、可溶性糖等渗透调节物质的积累来提高细胞渗透势,维持水分平衡。本研究发现,盐胁迫下施加低中浓度槲皮素后,幼苗POD活性显著下降,而SOD活性维持在较高水平;高浓度槲皮素处理下POD活性回升,SOD活性下降。Procházková等^[29]发现,类黄酮的氧化性质与浓度有关,类黄酮物质不仅有直接抗氧化作用,还有促氧化作用,高浓度类黄酮可与细胞内 Fe^{2+} , Cu^{2+} 等金属离子结合形成复合物,进而通过“芬顿反应”等途径催化生成羟自由基等活性氧,触发促氧化效应,因此推测,本研究中抗氧化酶活性的这一动态变化可能跟槲皮素的浓度高低有关-低中浓度槲皮素可通过直接清除ROS减少植物对POD的依赖^[15],高浓度槲皮素可能通过自身氧化产生少量ROS,诱导POD活性提升以补偿SOD活性的下降,确保ROS清除效率^[30]。同样,随着槲皮素浓度的增加,盐胁迫下幼苗的MDA含量均低于HCKN组,但却呈现先上升后下降的趋势,这一结果与葛笋^[31]、玉米^[32]等研究中常见的外源物质引起MDA“先下降后上升”的报道有所不同。结合本研究低浓度(Q_1+N , Q_2+N)处理下根长、根表面积显著回升,中浓度(Q_4+N)处理下根系生长指标回落,以及高浓度处理下POD活性显著上升的结果,推测本研究这一变化趋势是低浓度槲皮素通过抗氧化显著降低MDA,中浓度因促氧化导致MDA回升,高浓度则通过诱导POD抗氧化酶活性补偿上升以清除过量的ROS,使MDA再次降低。综上,不同浓度槲皮

素对盐胁迫下罗布红麻种子萌发和幼苗生长的影响不仅有助于深入理解槲皮素在植物盐胁迫响应中的复杂角色,也可作为盐碱地中罗布红麻的规模种植与外源槲皮素的合理施用浓度提供理论依据与实践参考。

4 结论

外源槲皮素处理对盐胁迫下罗布红麻种子萌发与幼苗生长的抑制效应具有缓解作用,且缓解效果存在浓度依赖性差异。其中,低浓度槲皮素缓解作用有限,高浓度槲皮素则无法有效改善甚至加剧抑制。综合各项生长生理指标,发现 Q_3+N 处理组槲皮素的缓解效果最优:在种子萌发阶段,该处理可轻度缓解盐胁迫对发芽势和发芽指数的抑制,改善萌发整齐度与速度;在幼苗生长阶段,可显著改善罗布红麻幼苗的株高、生物量、光合及根系生长,同时通过抗氧化和渗透调节协同作用减轻盐胁迫损伤,研究结果为罗布红麻在盐碱区的规模化种植提供了理论依据和技术支撑。

参考文献

- [1] VAN Z E, ZHANG Y X, TESTERINK C. Salt tolerance mechanisms of plants [J]. Annual Review of Plant Biology, 2020, 71: 403-433
- [2] 国家发展改革委,自然资源. 国家发展改革委自然资源部关于印发《全国重要生态系统保护和修复重大工程总体规划(2021-2035年)》的通知(发改农经[2020]837号[EB/OL]. https://www.gov.cn/zhengce/zhengceku/2020-06/12/content_5518982.htm, 2020-06-03
- [3] 李茹玉,柴薇薇,郭晓农,等. 盐处理对罗布麻(*Apocynum venetum*)幼苗渗透调节的影响[J]. 分子植物育种, 2020, 18(12): 4105-4110
- [4] LI R Y, CHAI W W, GUO X N, et al. Effect of salt treatment on osmotic adjustment of *Apocynum venetum* seedlings [J]. Molecular Plant Breeding, 2020, 18(12): 4105-4110
- [5] LI L L, WANG J Y, QIAN C, et al. Physiological and molecular responses of *Apocynum venetum* L. (Apocynaceae) on salt stress [J]. Horticulturae, 2023, 9(9): 1010
- [6] 舒开林,赵亚楠,王建鑫,等. 盐胁迫下对植物生长影响的研究进展[C]// 华北五省市(区)环境科学学会第二十二届学术年会论文集. 大同: 2021: 1-7
- [7] 王鹏山,贾林,张金龙,等. 不同盐胁迫下罗布麻种子耐盐性的比较研究[J]. 中国农学通报, 2021, 37(12): 39-44
- [8] WANG P S, JIA L, ZHANG J L, et al. Comparative study on salt tolerance of *Apocynum venetum* under different salt stresses [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2021, 37(12): 39-44
- [9] 王珊,李静,吴玉洁,等. 盐胁迫对罗布麻生长和生理的影响[J]. 草业科学, 2022, 39(9): 1832-1841
- [10] WANG S, LI J, WU Y J, et al. Effects of salt stress on the growth and physiology of *Apocynum venetum* [J]. Pratacultural Science, 2022, 39(9): 1832-1841

- [8] 陈红,许凌欣,王梦琦,等. 外源赤霉素和褪黑素对三种胁迫下白三叶种子萌发、幼苗生长及生理的影响[J]. 草地学报, 2024,32(3):781-792
CHEN H, XU L X, WANG M Q, et al. Effects of exogenous gibberellin and melatonin on seed germination, seedling growth and physiology of *Trifolium repens* under three stresses [J]. Acta Agrestia Sinica, 2024,32(3):781-792
- [9] 朱菲菲,陆楚盛,张玉芬,等. 外源水杨酸喷施对低温胁迫下水稻幼苗生长的影响[J]. 中国农学通报, 2025,41(33):6-13
ZHU F F, LU C S, ZHANG Y F, et al. Effects of spraying exogenous salicylic acid on growth of rice seedlings under low temperature stress [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2025,41(33):6-13
- [10] 董向向,缪百灵,王燕娜,等. 外源甜菜碱对盐碱胁迫下草莓生长的影响[J]. 江苏农业科学, 2025,53(13):197-203
DONG X X, MIU B L, WANG Y N, et al. Effects of exogenous betaine on strawberry growth under saline-alkali stress [J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2025,53(13):197-203
- [11] JANCZAK-PIENIAZEK M., MIGUT D., PIECHOWIAK T. Enhancement of photosynthetic efficiency and antioxidant response in wheat under drought stress by quercetin-copper complex[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2025, 26(21):10365
- [12] LIU G C, ZHANG Z, TIAN Y, et al. VvbZIP22 regulates quercetin synthesis to enhance cold resistance in grape [J]. Plant Science, 2025,350:112293
- [13] HAN L, WU X H, GUO J J, et al. Exogenous quercetin treatment provides insights into transcriptional regulatory network for salt tolerance of *Triticum urartu* [J]. Physiologia Plantarum, 2025,177(3):e70310
- [14] 杨佳乐. 槲皮素促进干旱下罗布麻种子萌发和幼苗生长的抗氧化初步研究[D]. 哈尔滨:黑龙江大学, 2021:1-75
YANG J L. Preliminary study on antioxidation of quercetin promoting seed germination and seedling growth of *Apocynum venetum* under drought [D]. Harbin: Heilongjiang University, 2021:1-75
- [15] 季雨辰,赵雪情,赵冰,等. 槲皮素和山奈酚对盐胁迫下白麻种子萌发和幼苗生长的影响[J]. 干旱区研究, 2025,42(8):1425-1432
JI Y C, ZHAO X Q, ZHAO B, et al. Effects of quercetin and kaempferol on seed germination and seedling growth in *Apocynum pictum* Schrenk under salt stress [J]. Arid Zone Research, 2025,42(8):1425-1432
- [16] 石秋梅,邓翻云,吴敏言,等. 罗布麻和大叶白麻种子萌发及幼苗生长耐盐性研究[J]. 北方园艺, 2014(12):128-133
SHI Q M, DENG F Y, WU M Y, et al. Study on salt tolerance of *Apocynum venetum* Linn. and *Poacynum hendersonii* (Hook. f.) Woodson at stages of seed germination and seedlings growth [J]. Northern Horticulture, 2014(12):128-133
- [17] JANCZAK-PIENIAZEK M., MIGUT D., PIECHOWIAK T, et al. Assessment of the impact of the application of a quercetin-copper complex on the course of physiological and biochemical processes in wheat plants (*Triticum aestivum* L.) growing under saline conditions [J]. Cells, 2022,11(7):1141
- [18] 童玉花,王晓彤,马永龙,等. 壳聚糖浸种对盐碱胁迫下紫花苜蓿种子萌发的影响[J]. 草业学报, 2026,35(3):245-256
TONG Y H, WANG X T, MA Y L, et al. Effects of a chitosan seed soaking treatment on seed germination and growth of alfalfa under saline alkali stress [J]. Acta Prataculturae Sinica, 2026,35(3):245-256
- [19] 韩占江,王海珍. 植物生理学实验指导[M]. 北京:中国农业科学技术出版社, 2023:98-107
- HAN Z J, WANG H Z. Guidance for plant physiology experiments [M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2002:98-107
- [20] 王世尧,张果,杨书才,等. 基于隶属函数法的蝴蝶兰栽培基质综合评价[J]. 北方园艺, 2025(8):72-81
WANG S Y, ZHANG G, YANG S C, et al. Comprehensive evaluation on substrates for *Phalaenopsis* culture by membership function method [J]. Northern Horticulture, 2025(08):72-81
- [21] 方婧雯,邹燕,刘志华. 盐胁迫对罗布麻种子萌发及生理特性的影响[J]. 作物杂志, 2018(4):167-174
FANG J W, WU Y, LIU Z H. Effects of salt stress on seed germination and physiological characteristics of *Apocynum venetum* [J]. Crops, 2018(4):167-174
- [22] ZHANG Y, XIA Y X. Quercetin enhances tomato seed germination via phenylpropanoid-dependent regulation of ROS, hormone signaling, and starch hydrolysis [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2026,230:110590
- [23] BAIS H P, VEPACHEDU R, GILROY S, et al. Allelopathy and exotic plant invasion: From molecules and genes to species interactions [J]. Science, 2003,301(5638):1377-1380
- [24] LIU C Y, JIANG X B, YUAN Z H. Plant responses and adaptations to salt stress: a review [J]. Horticulturae, 2024,10(11):1221
- [25] PARVIN K, HASAUZZAMAN M, BHUYAN MHMB, et al. Quercetin mediated salt tolerance in tomato through the enhancement of plant antioxidant defense and glyoxalase systems [J]. Plants, 2019,8(8):247
- [26] MALONEY G S, DINAPOLI K T, MUDAY G K. The anthocyanin reduced tomato mutant demonstrates the role of flavonols in tomato lateral root and root hair development [J]. Plant Physiology, 2014,166(2):614-631
- [27] LIU C X, LIU L Y, LIU X L, et al. Salt stress inhibits photosynthesis and destroys chloroplast structure by downregulating chloroplast development-related genes in *Robinia pseudoacacia* seedlings [J]. Plants, 2023,12(6):1283
- [28] 王宝强,赵颖,朱晓林,等. 盐碱胁迫对藜麦幼苗叶片光合特性及抗氧化系统的影响[J]. 草地学报, 2021,29(8):1690-1696
WANG B Q, ZHAO Y, ZHU X L, et al. Effects of saline-alkali stress on photosynthesis characteristics and antioxidant system in quinoa seedlings leaf [J]. Acta Agrestia Sinica, 2021, 29(8):1832-1841
- [29] PROCHÁZKOVÁ D, BOUSOVÁ I, WILHELOVÁ N. Antioxidant and prooxidant properties of flavonoids [J]. Fitoterapia, 2011,82(4):513-523
- [30] ZHAO Q H, ZHENG X L, WANG C, et al. Exogenous melatonin improves drought tolerance by regulating the antioxidant defense system and photosynthetic efficiency in fodder soybean seedlings [J]. Plants, 2025,14(3): 460
- [31] 李凤,张婧,颜建明,等. 外源水杨酸对盐胁迫下莴笋幼苗生长及生理特性的影响[J]. 甘肃农业大学学报, 2024,59(6):160-168
LI F, ZHANG J, XIE J M, et al. Effects of exogenous salicylic acid on growth and physiological characteristics of lettuce seedlings under salt stress [J]. Journal of Gansu Agricultural University, 2024, 59(6):160-168
- [32] 孙玉珺,秦东玲,伊凡,等. 外源水杨酸对低温胁迫下玉米幼苗生长及生理特性的影响[J]. 江苏农业学报, 2018,34(4):726-734
SUN Y J, QIN D L, YI F, et al. Effects of salicylic acid on growth and physiological property of maize seedling under low temperature stress [J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2018,34(4):726-734