

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.09.011

引用格式:王昭婷,赵晓燕,刀懿心,等.四种外源植物生长调节剂对藨草盐涝胁迫的缓解作用研究[J].草地学报,2026,34(9):3260—3275

WANG Zhao-ting, ZHAO Xiao-yan, DAO Yi-xin, et al. Study on the Effects of Four Exogenous Plant Growth Regulators on the Alleviation of Salt and Waterlogging Stress on Reed Canarygrass[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(9): 3260—3275

四种外源植物生长调节剂对藨草盐涝胁迫的缓解作用研究

王昭婷^{1,2}, 赵晓燕³, 刀懿心¹, 刘柏杨¹, 牟海鹏¹, 赵俊茗¹, 季晓菲², 李达旭²,
闫利军², 李子谦², 周靖文⁴, 马 啸^{1*}, 张建波^{2*}

(1. 四川农业大学, 四川 成都 610000; 2. 四川省草原科学研究院, 四川 成都 611731; 3. 阿坝州林业和草原局, 四川 马尔康 624000; 4. 布拖县林业和草原局, 四川 布拖 616300)

摘要:为探究外源植物生长调节剂(PGRs)对盐、涝及盐涝复合胁迫下藨草生长的缓解效应,以分蘖期‘川西’藨草品种(*Phalaris arundinacea* L.)为材料,在3种胁迫下分别施加不同浓度的乙烯利(ETH)、吲哚乙酸(IAA)、亚精胺(Spd)和 γ -氨基丁酸(GABA),测定其相关生理指标。结果表明:3种胁迫均显著抑制藨草生长,施加PGRs可有效缓解胁迫伤害。其中,盐胁迫下施加 $80\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ ETH缓解效果最优,Pro含量较胁迫组显著增加20.36%,MDA含量下降34.52%;水淹胁迫下 $60\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ ETH最优,SOD和CAT活性分别显著提高105.83%和40.07%;复合胁迫下 $10\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ GABA效果最佳,叶绿素含量增加30.30%,MDA下降43.75%,CAT提高23.31% ($P<0.05$)。综上,施加PGRs可通过增强渗透调节与抗氧化能力、减轻膜脂过氧化来缓解胁迫损伤,且最优调节剂种类及浓度因胁迫类型而异。

关键词:植物生长调节剂(PGRs);藨草;盐胁迫;水淹胁迫;盐涝复合胁迫

中图分类号:S813.2

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)09-3260-16

Study on the Effects of Four Exogenous Plant Growth Regulators on the Alleviation of Salt and Waterlogging Stress on Reed Canarygrass

WANG Zhao-ting^{1,2}, ZHAO Xiao-yan³, DAO Yi-xin¹, LIU Bo-yang¹, MOU Hai-peng¹, ZHAO Jun-ming¹,
JI Xiao-fei², LI Da-xu², YAN Li-jun², LI Zi-qian², ZHOU Jing-wen⁴, MA Xiao^{1*}, ZHANG Jian-bo^{2*}

(1. Sichuan Agricultural University, Chengdu, Sichuan Province 610000, China; 2. Sichuan Academy of Grassland Sciences, Chengdu, Sichuan Province 611731, China; 3. Aba Prefecture Forestry and Grassland Bureau, Maerkang, Sichuan Province 624000, China;

4. Butuo County Forestry and Grassland Bureau, Butuo, Sichuan Province 616300, China)

Abstract: In order to explore the alleviation effect of exogenous plant growth regulators (PGRs) on the growth of reed canarygrass (*Phalaris arundinacea* L.) under salt, waterlogging and salt-waterlogging combined stress, reed canarygrass at tillering stage was used as material, and different concentrations of ethephon (ETH), indole-3-acetic acid (IAA), spermidine (Spd) and γ -aminobutyric acid (GABA) were applied under three stresses, and the related physiological indexes were determined. The results showed that all three stresses sig-

收稿日期:2025-12-24;修回日期:2026-03-26

基金项目:四川饲草创新团队建设项目(SCCXTD-2026-16);农业农村部作物种质资源阿坝野外科学观测研究站(MARA-ORS178-GR104);四川省基本科研业务费(2025JDKY0033-1);国家牧草产业技术体系阿坝综合试验站(CARS-34);农作物及畜禽育种攻关计划项目(2026YFYZ0004);国家重点研发计划项目(2024YFD1301200);四川省肉牛创新团队建设项目(SCCXTD-2026-13)资助

作者简介:王昭婷(2001-),女,汉族,河北保定人,硕士研究生,主要从事饲草种质创新与育种研究,E-mail:3335776538@qq.com;*通信作者 Author for correspondence, E-mail:maroar@126.com; 303206208@qq.com

nificantly inhibited the growth of reed canarygrass, and the application of PGRs could effectively alleviate the stress damage. Among them, the application of $80 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ETH under salt stress had the best mitigation effect, the Pro content was significantly increased by 20.36% and the MDA content was decreased by 34.52% compared with the stress group. Under flooding stress, $60 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ETH was the best, and the activities of SOD and CAT were significantly increased by 105.83% and 40.07%, respectively. Under combined stress, $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ GABA had the best effect, chlorophyll content increased by 30.30%, MDA decreased by 43.75%, and CAT increased by 23.31% ($P < 0.05$). In summary, the application of PGRs can alleviate stress damage by enhancing osmotic adjustment and antioxidant capacity and reducing membrane lipid peroxidation, and the type and concentration of optimal regulators vary depending on the type of stress.

Key words: Plant growth regulators (PGRs); *Phalaris arundinacea* L.; Salt stress; Waterlogging stress; Salt-waterlogging combined stress

土壤盐渍化和涝胁迫是制约牧草生长发育及生产性能提升的两大非生物胁迫因子,一方面,我国土壤盐碱化问题正日趋严重,据相关数据显示,盐碱地面积已达约 $9.91 \times 10^7 \text{ hm}^2$ ^[1],对植物生长构成显著威胁;另一方面,受全球气候持续变化的影响,未来各地区涝渍事件的发生强度与频率预计将持续上升^[2-3],涝胁迫危害将进一步加剧。藨草(*Phalaris arundinacea* L.)作为禾本科藨草属多年生草本植物,是一种环境适应性强、分布广的草种,分布在我国西南、西北、华东、华中等多个地区^[4]。该物种不仅是优质高产的牧草资源,更因其突出的耐涝、耐盐碱特性^[5-7],被广泛应用于湿地生态系统的退化修复,同时在川西北高原及若尔盖湿地的植被重建中发挥着核心作用^[5,8-9]。研究表明,藨草在一定程度的盐胁迫或不同水淹条件下可维持基本生长^[10-11]。然而,当面临盐涝复合胁迫时,藨草的生长速率显著下降,叶片黄化、生物量积累受阻等现象明显,因此亟需通过人工调控手段提升其在复合胁迫下的适应能力。

植物生长调节剂(PGRs)是一类人工合成或从生物中提取的外源活性物质,通过调控植物内源激素水平或信号传导途径影响植物生长发育^[12-13]。根据作用机制的差异,这类物质可分为植物激素类,如乙烯(Ethephon, ETH)、吲哚乙酸(Indole-3-acetic acid, IAA);渗透调节物质,如亚精胺(spermidine, Spd);以及抗氧化剂 γ -氨基丁酸(γ -amino butyric acid, GABA)等。大量研究证实,外源施加适宜浓度的PGRs可显著提升植物的抗逆能力:盐胁迫下施加不同浓度的GABA可显著提高垂穗披碱草(*Elymus nutans* Griseb.)幼苗可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸含量和抗氧化酶活性,降低丙二醛含量,增强植株抗盐能力^[14]。水淹胁迫下施加 $1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 亚精胺(Spd)可通过提高玉米幼苗根系

无氧呼吸关键酶PDC和ADH的活性,增加乙醇与Spd含量,减轻乙醛对细胞的伤害;同时降低LDH活性以抑制乳酸过量积累,进而缓解水淹胁迫危害,促进幼苗干物质积累与生长^[15]。盐胁迫下以不同浓度乙烯利(ETH)浸泡水稻后促进水稻幼苗根系生长,并增加根系抗氧化酶活性,提高渗透调节物质含量,降低丙二醛含量。缓解盐胁迫带来的氧化伤害,促进根系生长发育^[16]。玉米在盐涝胁迫下施加 $0.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的吲哚乙酸(IAA)后,叶片中的丙二醛含量下降,抗氧化酶活性上升,光合代谢稳定进行,从而延缓叶片衰老进程^[17]。

目前,关于PGRs调控植物抗逆性多聚焦于单一胁迫场景,针对盐涝复合胁迫下不同类型PGRs的调控效应及作用机制的比较研究相对匮乏,藨草在川西高原退化湿地生态修复中面临季节性积水和土壤盐碱化的立地环境,因此研究PGRs对藨草缓解盐涝复合胁迫的意义重大。本研究采用ETH, GABA, IAA和Spd对盐涝胁迫下的藨草进行处理,探究不同外源PGRs对盐涝胁迫下藨草抗逆生理指标的影响,明确其响应盐涝复合胁迫的生理调控机制,为藨草抗逆栽培提供理论支持。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料为‘川西’藨草品种,由四川省草原科学研究院提供,试验所用外源PGRs包括乙烯利(ETH)、吲哚乙酸(IAA)、 γ -氨基丁酸(γ -GABA)、亚精胺(Spd),上海麦克林生化科技股份有限公司提供,均为分析纯级别。

1.1.1 材料处理 将‘川西’藨草种子萌发的幼苗移栽至装满河沙的培养钵($5 \text{ cm} \times 5 \text{ cm} \times 10 \text{ cm}$)中,保证藨草正常生长,待藨草进入分蘖期后,取生

长状态相对一致的植株,转移到聚氯乙烯管(5 cm×30 cm)中,便于后续胁迫的进行。

1.2 试验设计

1.2.1 胁迫处理设置 本试验全程在四川农业大学草业科技学院日光温室内部进行,培养条件严格控制,设置4种生长条件处理:

(1) 空白对照组 CK(等量清水浇灌);

(2) 盐胁迫 S(300 mmol·L⁻¹的 NaCl 处理液,每两天浇一次);

(3) 水淹胁迫 W(淹水深度为整个植株的高度);

(4) 盐涝复合胁迫 SW(同步开展盐胁迫与水淹胁迫,淹水深度与植株株高一致,且淹水溶液中 NaCl 浓度恒定 300 mmol·L⁻¹)。

1.2.2 外源 PGRs 处理设置 供试外源 PGRs 共 4 种,每种设置 3 个浓度梯度,分别为:(1)乙烯利(40, 60, 80 mg·L⁻¹), (2)γ-氨基丁酸(5, 10, 15 mmol·L⁻¹), (3)吡啶乙酸(50, 100, 150 mg·L⁻¹), (4)亚精胺(50, 100, 150 mg·L⁻¹)。

试验材料分为两组同步处理,取样时间统一为胁迫处理第 14 天(预试验验证:300 mmol·L⁻¹ NaCl 胁迫下,藜草在第 14 天已出现显著且稳定的胁迫伤害,可清晰区分不同处理的抗逆性差异):

(a) 无 PGRs 对照组:胁迫处理全程不施加 PGRs,于胁迫第 14 天取样;

(b) PGRs 处理组:于胁迫处理第 8 天开始,向对应胁迫组浇灌相应浓度的 PGRs 溶液,每 2 天浇灌 1 次,与胁迫处理同步进行,于胁迫第 14 天取样。

1.3 指标测定及方法

试验第 14 天,采集各处理组新鲜叶片,每个处理设置 3 次生物学重复;取样后迅速将样品置于液氮中速冻,随后转移至-80℃冰箱中保存备用。所测指标叶绿素采用 DMSO 提取法进行测定^[18]。Pro 采用 Pro 含量测定试剂盒(G0111W),基于茚三酮比色法测定。MDA 含量采用 MDA 含量测定试剂盒(G0109W),基于硫代巴比妥酸比色法测定。超氧化物歧化酶(SOD)活性测定采用 SOD 活性测定试剂盒(G0101W),基于 WST-8 比色法测定。过氧化氢酶(CAT)活性测定采用 CAT 活性测定试剂盒(G0105W),基于紫外吸收法测定。试剂盒全部购于苏州科铭生物技术有限公司。

1.4 数据处理

采用 Microsoft Excel 2021 进行数据统计和隶属函数综合分析,Prism10 绘制图表,IBM SPSS Statistics 27.0 软件进行单因素方差分析(ANOVA),以分析处理间差异显著性。隶属函数评价指标包括 CAT 活性、MDA 含量、Pro 含量、SOD 活性、叶绿素含量、株高。运用模糊数学中隶属函数法对四种外源植物生长调节物质对盐涝胁迫藜草的生理指标进行综合分析,算出不同处理的隶属值。计算公式如下:

$$U(x) = (X - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min})$$

$$U(x) = (X_{\max} - X) / (X_{\max} - X_{\min})$$

X 为每个特征数值, $X_{\max}$ 为最大特征数值, $X_{\min}$ 为最小特征数值,当测定指标为负向指标时,应采用反隶属函数^[19]。

2 结果与分析

2.1 PGRs 对盐胁迫下藜草生长的影响

2.1.1 PGRs 对盐胁迫下藜草株高的影响 对照组加入 PGRs 后,在 IAA 组中,呈现出“低促高抑”的现象,50 mg·L⁻¹ IAA 处理的株高显著提高 10.60% ($P < 0.05$) (图 1)。与对照组相比,盐胁迫显著降低藜草的株高,达 30.39% ($P < 0.05$),而适宜浓度的 PGRs 可缩小这一株高差距,增强其抗盐能力。与盐胁迫处理相比,80 mg·L⁻¹ ETH 处理的株高提高 18.64% ($P < 0.05$); 15 mmol·L⁻¹ GABA 处理的株高提升 16.44% ($P < 0.05$); 150 mg·L⁻¹ IAA 及 Spd 处理的株高增加 13.59% 和 5.79% ($P < 0.05$)。

2.1.2 PGRs 对盐胁迫下藜草叶绿素含量的影响 对照组加入 PGRs 后呈现出“低促高抑”的现象,与对照组相比,80 mg·L⁻¹ ETH 处理的叶绿素含量显著下降 23.88% ($P < 0.05$); 10 mmol·L⁻¹ GABA 提高 4.10% ($P < 0.05$); 100 mg·L⁻¹ IAA 提高 8.01% ($P < 0.05$); 50 mg·L⁻¹ Spd 提高 29.27% ($P < 0.05$),与对照组相比,盐胁迫处理下藜草叶绿素含量显著下降,达 76.71% ($P < 0.05$) (图 2)。与盐胁迫组相比,60 mg·L⁻¹ ETH 处理时,叶绿素含量显著增加 77.14% ($P < 0.05$); 10 mmol·L⁻¹ GABA 处理时,叶绿素含量增加 43.94% ($P < 0.05$), 100 mg·L⁻¹ IAA 和 Spd 处理下,叶绿素含量增加 38.06% 和 72.21% ($P < 0.05$)。

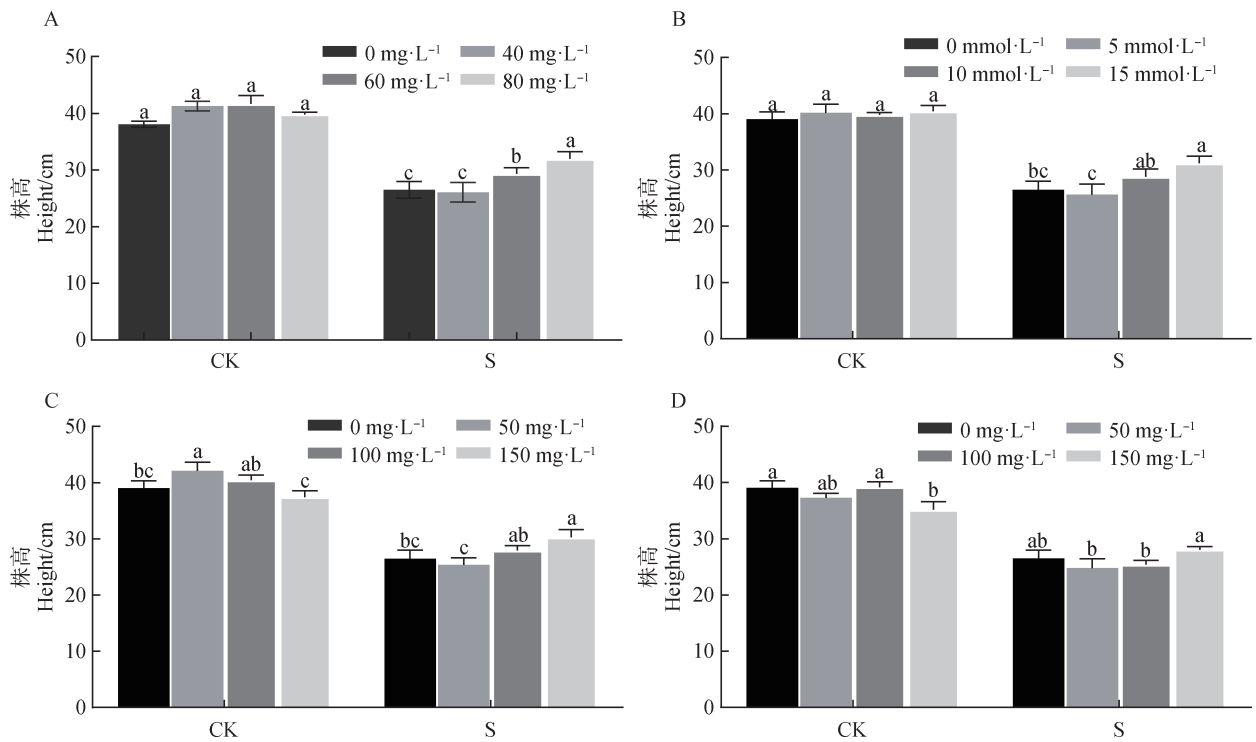


图1 ETH(A)、GABA(B)、IAA(C)、Spd(D)对正常条件和盐胁迫下藦草株高的影响

Fig. 1 Effects of ETH(A), GABA(B), IAA(C), and Spd(D) on the height of reed canarygrass

注:CK代表无胁迫(对照组),S代表盐胁迫(Salt stress)。不同小写字母代表各组处理下存在显著差异($P<0.05$),下同
Note: under normal conditions and salt stress CK represents no stress (normal condition), S represents Salt stress. Different lowercase letters indicate significant differences in different treatments ($P<0.05$), the same applies below

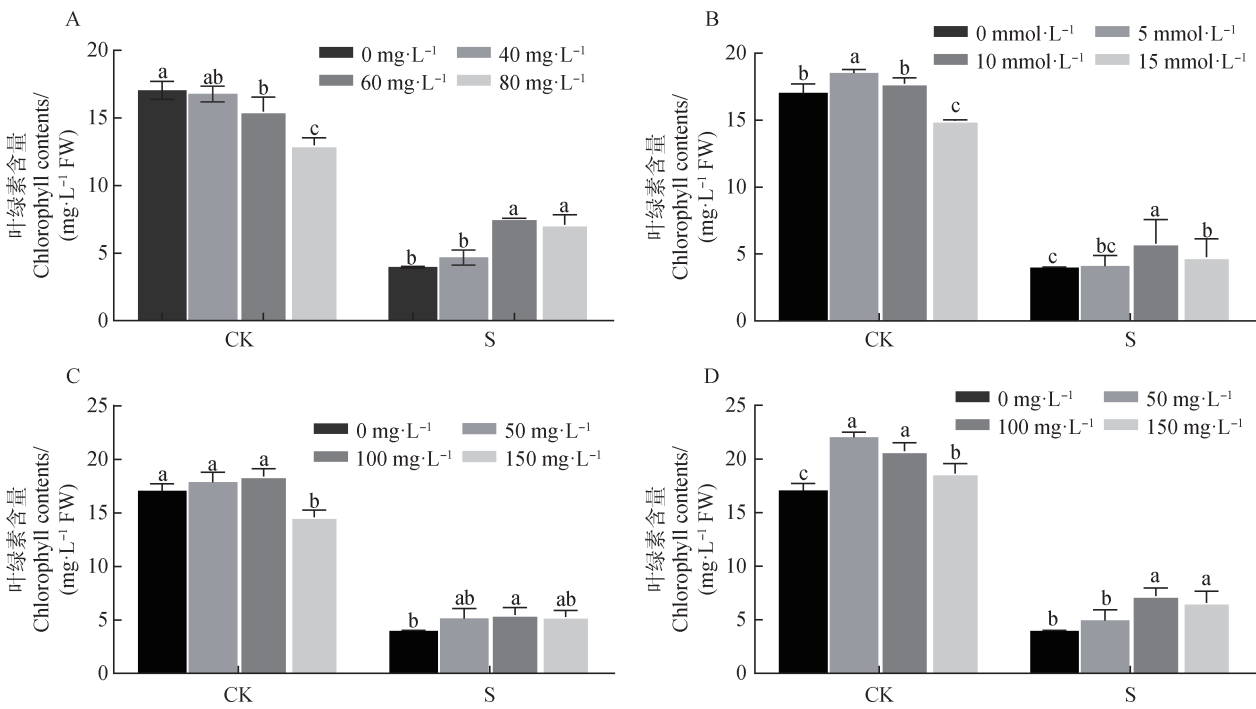


图2 ETH(A)、GABA(B)、IAA(C)、Spd(D)对正常条件和盐胁迫下藦草叶绿素含量的影响

Fig. 2 Effects of different concentrations of ETH(A), GABA(B), IAA(C), Spd(D) on chlorophyll content of reed canarygrass under normal conditions and salt stress

2.1.3 PGRs对盐胁迫下藦草脯氨酸的影响 对照组加入PGRs后,Pro含量随PGRs浓度升高而增

加,以80 mg·L⁻¹ ETH,15 mmol·L⁻¹ GABA,150 mg·L⁻¹ IAA和Spd效果较好,分别提高了

22.04%, 35.65%, 37.88和57.44% ($P<0.05$) (图3)。盐胁迫下藨草的Pro含量显著高于对照组,而适宜浓度的PGRs可进一步提升盐胁迫后的Pro含量,增强其抗盐性。与盐胁迫相比,80 mg·L⁻¹

ETH处理下Pro含量增加20.36% ($P<0.05$); 10 mmol·L⁻¹ GABA增加13.45% ($P<0.05$); 150 mg·L⁻¹ IAA和Spd处理下增加14.85%和5.62% ($P<0.05$)。

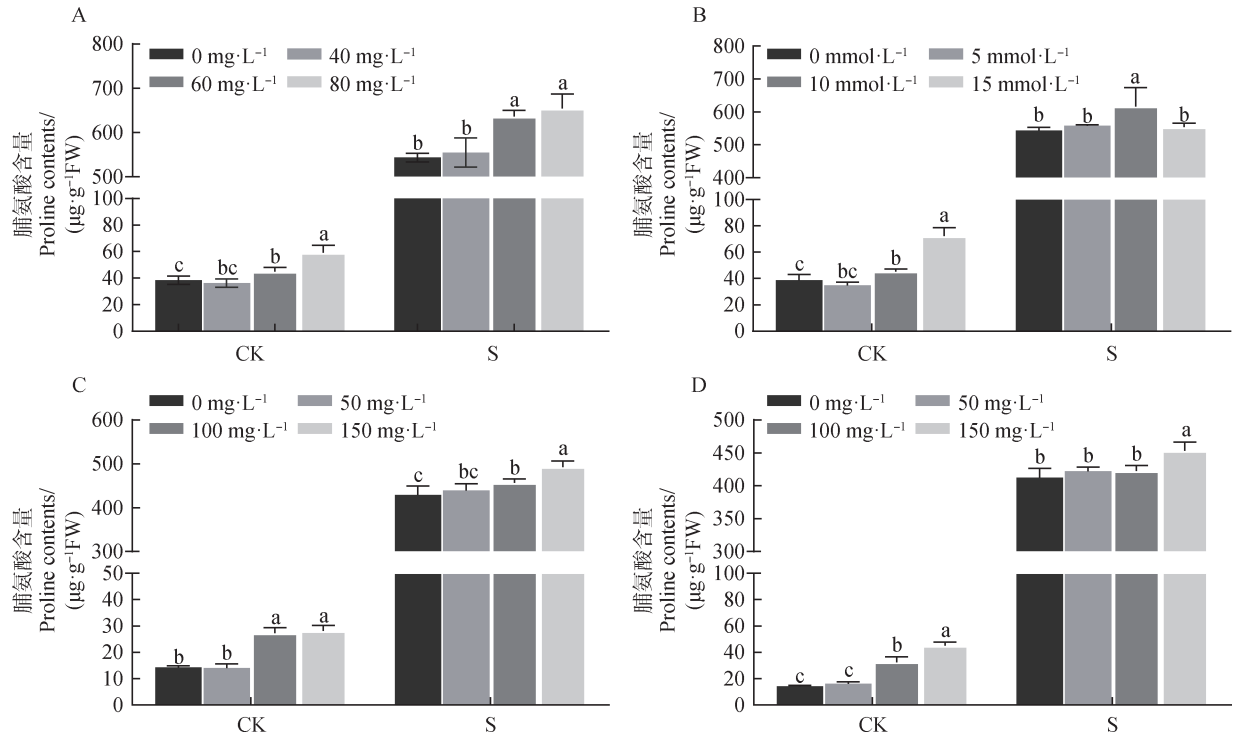


图3 ETH(A)、GABA(B)、IAA(C)、Spd(D)对正常条件和盐胁迫下藨草Pro含量的影响

Fig. 3 Effects of different concentrations of ETH(A), GABA(B), IAA(C), Spd (D) on Pro content of reed canarygrass under normal conditions and salt stress

2.1.4 PGRs对盐胁迫下藨草丙二醛含量的影响 对照组的藨草MDA含量维持在低水平,加入PGRs后,藨草MDA含量随PGRs的浓度变化而改变,在低浓度时无显著影响,高浓度时含量显著升高(图4)。与对照组相比,在80 mg·L⁻¹ ETH处理下MDA含量升高205.27% ($P<0.05$); 15 mmol·L⁻¹ GABA处理下,MDA含量升高116.29%。盐胁迫也使其MDA含量显著升高,达89.65% ($P<0.05$),而施加PGRs可降低盐胁迫下的MDA含量:与盐胁迫相比,80 mg·L⁻¹ ETH处理的MDA显著减少34.52% ($P<0.05$); 10 mmol·L⁻¹ GABA处理后MDA显著减少20.28% ($P<0.05$); 100 mg·L⁻¹ IAA和Spd处理也使MDA显著减少20.68%和24.65% ($P<0.05$)。

2.1.5 PGRs对盐胁迫下藨草抗氧化酶活性的影响 与对照组相比,高浓度的PGRs促使藨草抗氧化酶活性增强,盐胁迫激活了藨草抗氧化酶活性(图5, 6)。与盐胁迫组相比,60 mg·L⁻¹ ETH处理使CAT活性显著提高19.30% ($P<0.05$); 10 mmol·L⁻¹ GABA处理让SOD和CAT活性分别显著提升37.38%和

20.80% ($P<0.05$); 100 mg·L⁻¹ IAA处理使SOD和CAT活性分别显著提高112.17%和39.55% ($P<0.05$); 100 mg·L⁻¹ Spd处理则让SOD和CAT活性分别显著提升151.33%和25.11% ($P<0.05$)。

2.2 PGRs对水淹胁迫下藨草生长的影响

2.2.1 PGRs对水淹胁迫下藨草株高的影响 水淹胁迫下,株高随ETH浓度增加呈逐步上升趋势,其中80 mg·L⁻¹ ETH处理后,株高较单独水淹胁迫组提高5.31% ($P<0.05$) (图7)。在GABA处理组中,水淹胁迫下的株高随GABA浓度升高呈“先降后升”的趋势,15 mmol·L⁻¹处理时,较单独水淹胁迫组,株高显著提升4.94% ($P<0.05$)。在Spd处理组中,100 mg·L⁻¹处理可使水淹胁迫下的株高显著增加,较单独水淹胁迫组提高8.61% ($P<0.05$)。

2.2.2 PGRs对水淹胁迫下藨草叶绿素含量的影响 水淹胁迫下,施加不同的PGRs均可不同程度提升藨草的叶绿素含量,与水淹胁迫相比,60 mg·L⁻¹ ETH处理后,叶绿素含量显著增加8.84% ($P<0.05$);

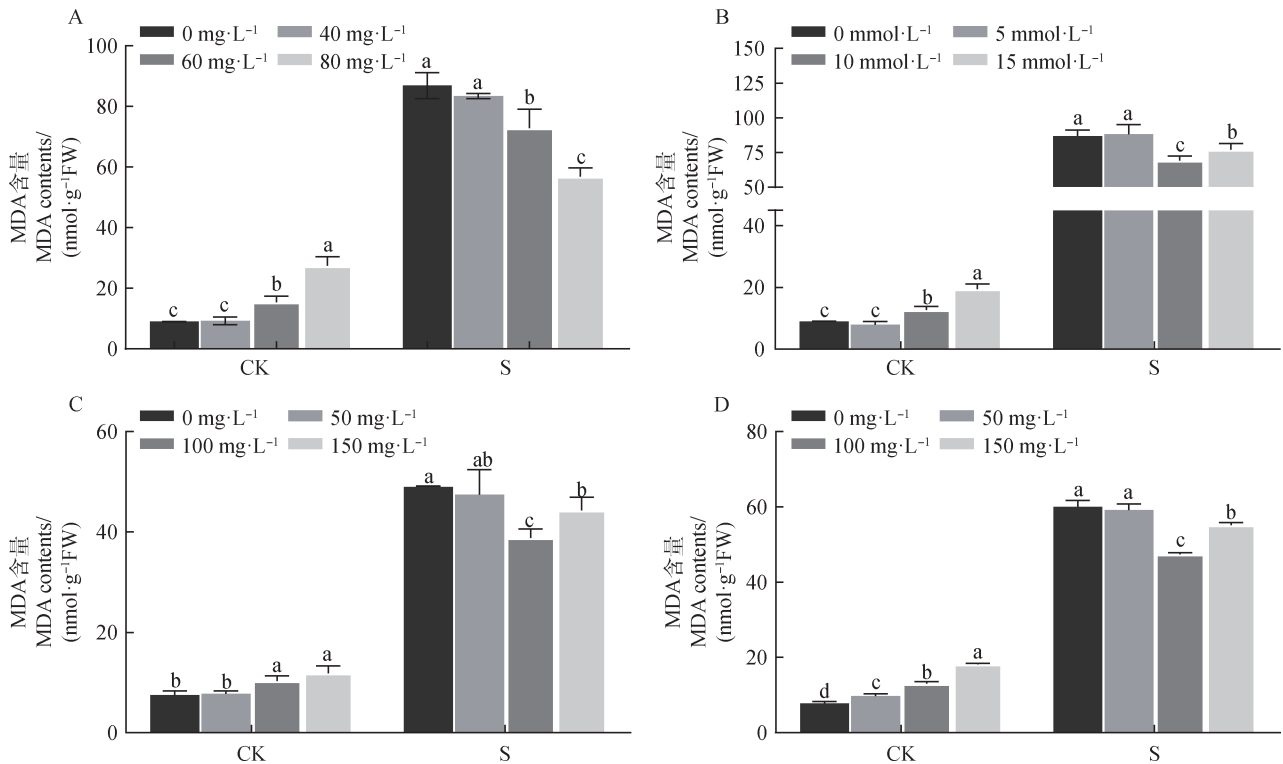


图4 ETH(A), GABA(B), IAA(C), Spd(D)对正常条件和盐胁迫下藦草MDA含量的影响

Fig. 4 Effects of different concentrations of ETH(A), GABA(B), IAA(C) and Spd(D) on MDA content in reed canarygrass under normal and salt stress conditions

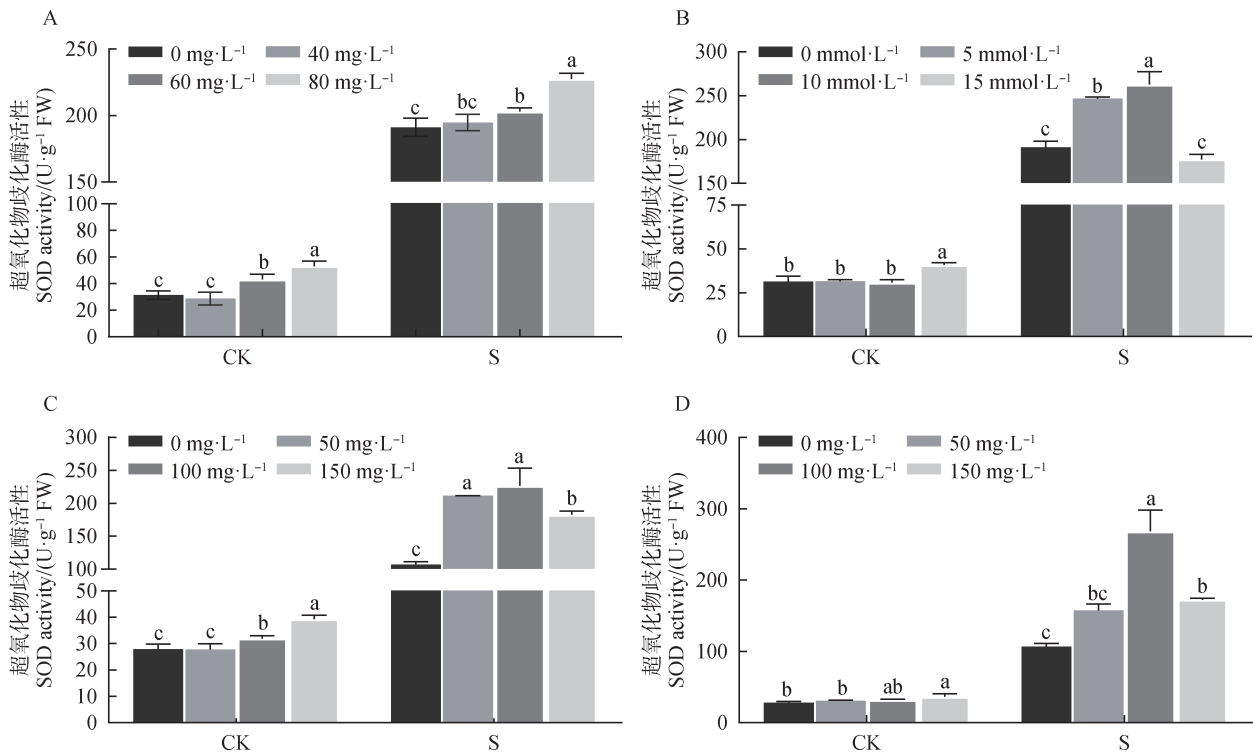


图5 ETH(A), GABA(B), IAA(C), Spd(D)对正常条件和盐胁迫下藦草SOD活性的影响

Fig. 5 Effects of different concentrations of ETH(A), GABA(B), IAA(C), Spd(D) on the SOD activity in reed canarygrass under normal conditions and salt stress

50 mg·L⁻¹ IAA 处理下叶绿素含量显著增加 7.33% ($P < 0.05$); 100 mg·L⁻¹ Spd 处理下叶绿素含量显著提高 16.26% ($P < 0.05$) (图 8)。

2.2.3 PGRs 对水淹胁迫下藦草脯氨酸的影响
水淹胁迫下藦草体内 Pro 含量随施加外源 PGRs 的浓度的增加呈现升高后降低的趋势 (图 9)。与水淹

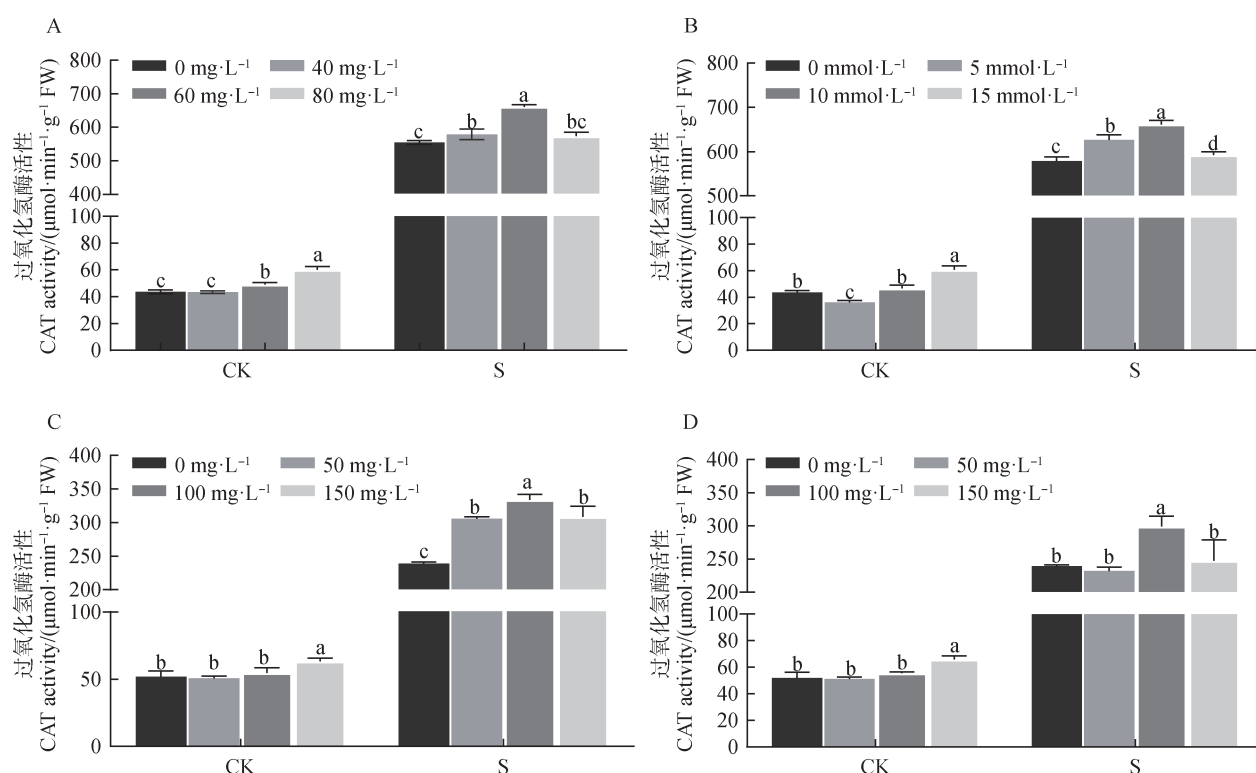


图 6 ETH (A), GABA (B), IAA (C), Spd (D) 对正常条件和盐胁迫下藨草 CAT 活性的影响

Fig. 6 Effects of different concentrations of ETH (A), GABA (B), IAA (C) and Spd (D) on CAT activity in reed canarygrass under normal and salt stress conditions

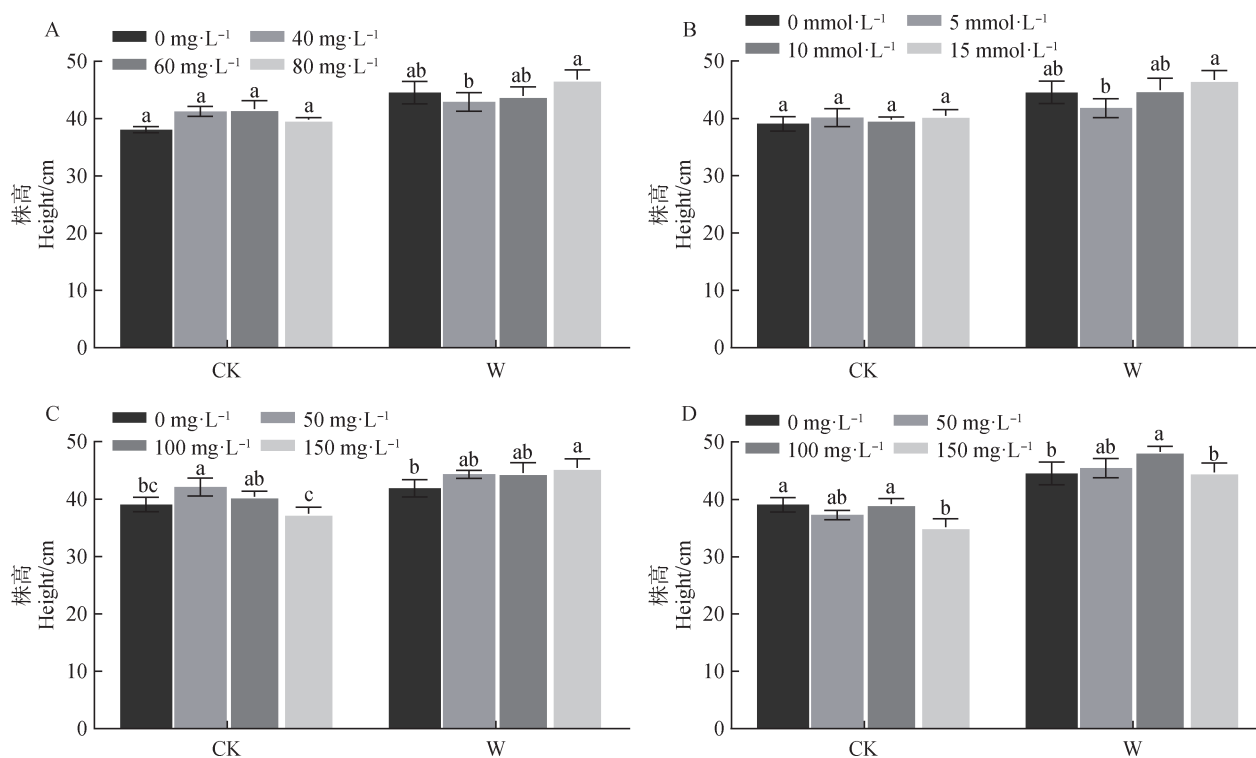


图 7 ETH(A), GABA(B), IAA(C), Spd(D) 对正常条件和水淹胁迫下藨草株高的影响

Fig. 7 Effects of different concentrations of ETH(A), GABA(B), IAA(C), and Spd(D) on height of reed canarygrass under normal and waterlogging stress conditions

注: CK 代表无胁迫 (对照组), W 代表水淹胁迫 (Waterlogging stress); 不同小写字母代表各组处理存在显著差异 ($P < 0.05$)

Note: CK represents no stress (normal condition), W represents waterlogging stress; Different lowercase letters indicate significant differences among different treatments ($P < 0.05$)

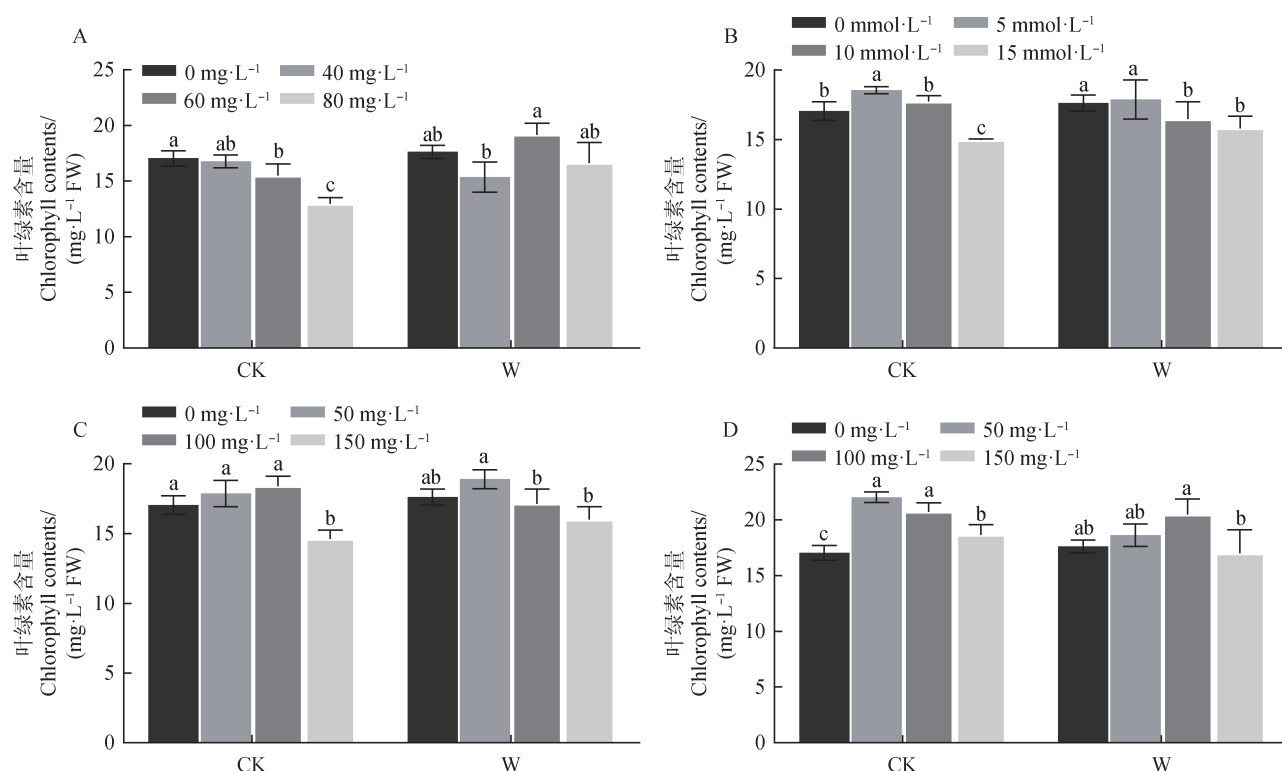


图8 ETH(A), GABA(B), IAA(C), Spd(D)对正常条件和水淹胁迫下藨草叶绿素含量的影响

Fig. 8 Effects of different concentrations of ETH(A), GABA(B), IAA(C), and Spd(D) on Chlorophyll content of reed canarygrass under normal and waterlogging stress conditions

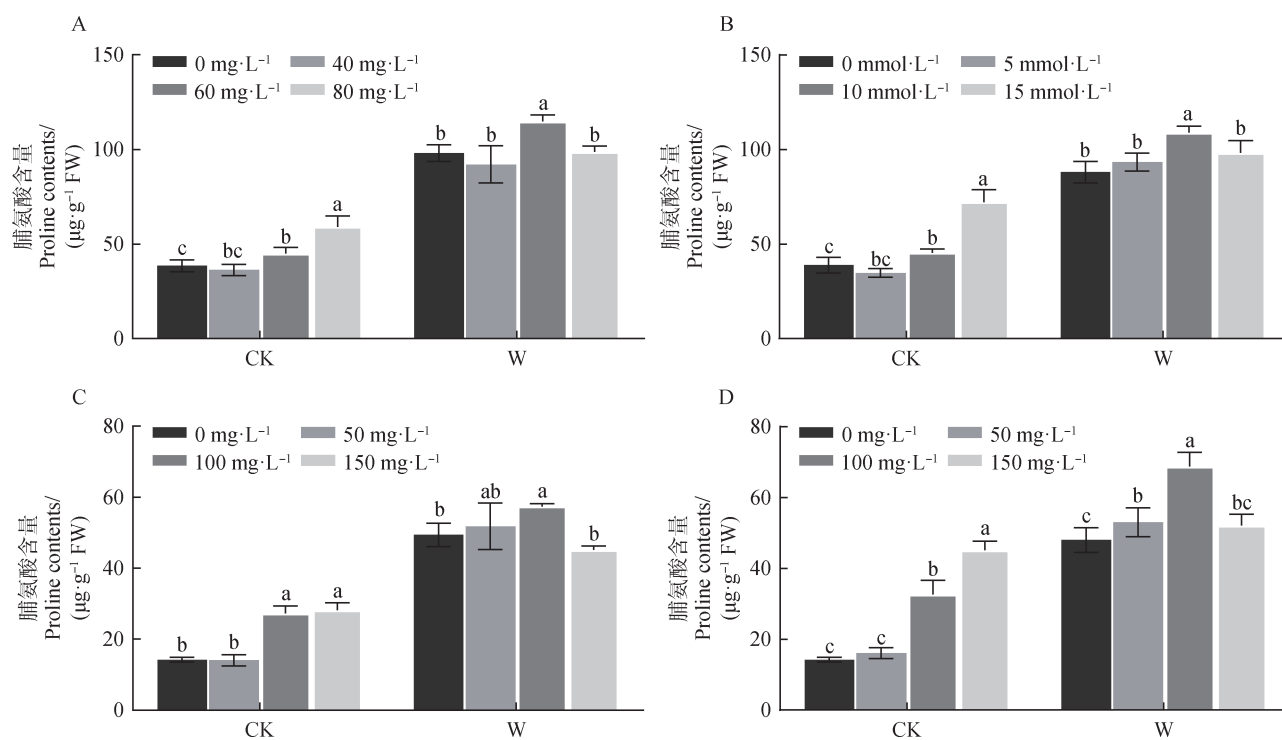


图9 ETH(A), GABA(B), IAA(C), Spd(D)对正常条件和水淹胁迫下藨草Pro含量的影响

Fig. 9 Effects of different concentrations of ETH(A), GABA(B), IAA(C), and Spd(D) on Pro Content of reed canarygrass under normal and waterlogging stress conditions

胁迫相比, $60 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ETH处理的藨草Pro含量显著增加 17.08% ($P < 0.05$); 在GABA处理组中, 藨草体内Pro含量随施加浓度的变化呈现出低浓度促进, 高浓度抑制的趋势, 尤其当GABA浓度达到 $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 其Pro含量增加 11.03% ($P < 0.05$); 在IAA和Spd处理组中, 当浓度达到 $100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 处理后的藨草Pro含量较单独水淹胁迫处理下增加 16.22% 和 39.28% ($P < 0.05$)。

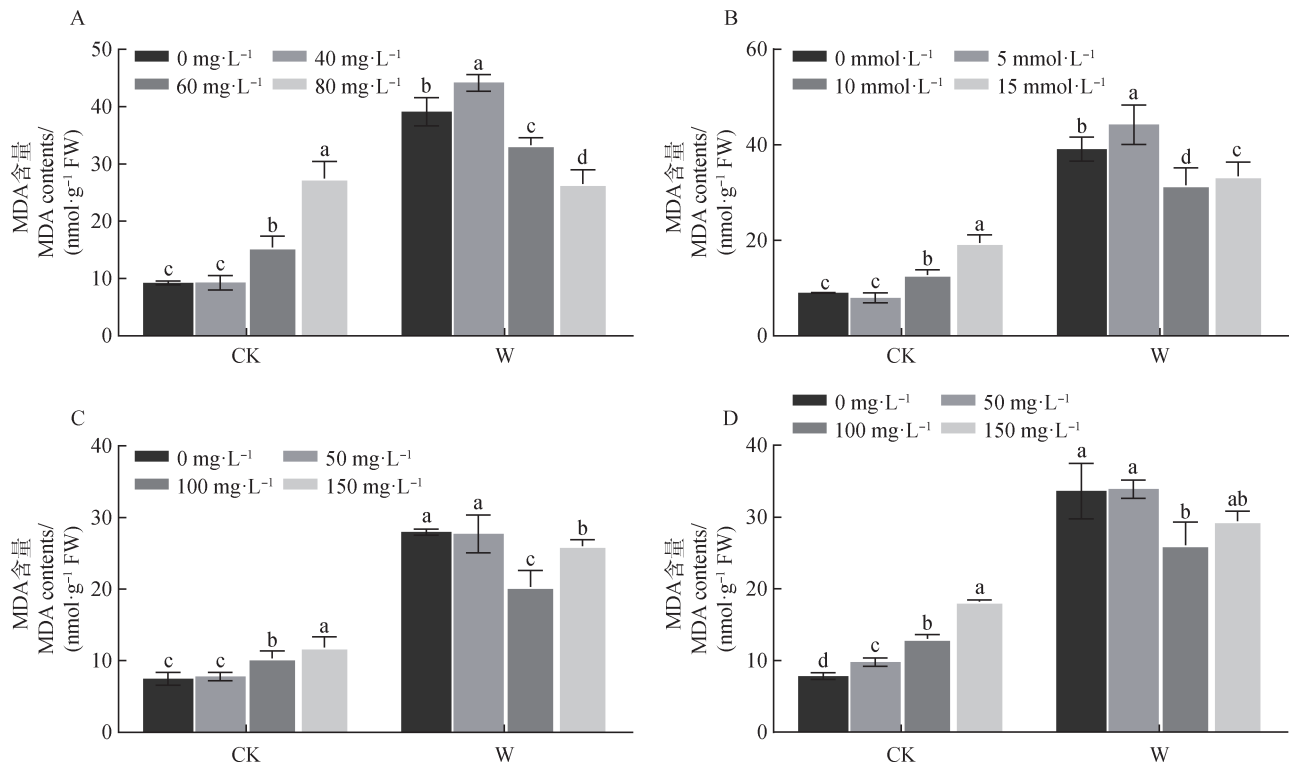


图10 ETH(A), GABA(B), IAA(C), Spd(D)对正常条件和水淹胁迫下藨草MDA含量的影响

Fig. 10 Effects of different concentrations of ETH(A), GABA(B), IAA(C), and Spd(D) on MDA Content of reed canarygrass under normal and waterlogging stress conditions

2.2.5 PGRs对水淹胁迫下藨草抗氧化酶活性的影响 与对照组相比, 水淹胁迫下藨草的SOD和CAT酶活性会急剧增加, 以缓解胁迫下引起的氧化损害(图11, 12)。与水淹胁迫相比, $60 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ETH处理时, SOD活性显著增加 105.83% ($P < 0.05$), CAT活性显著提高 40.07% ($P < 0.05$); $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ GABA处理时, SOD和CAT活性显著提高 92.75% 和 48.90% ($P < 0.05$); 在IAA处理组中, 当施加浓度为 $100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, SOD显著提高了 45.58% ($P < 0.05$), 施加浓度为 $150 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时CAT活性提高 97.16% ($P < 0.05$); 在Spd处理组中, 当施加浓度为 $100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, SOD显著提高了 85.98% , 施加浓度为 $150 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时CAT活性提高 36.65% ($P < 0.05$)。

2.2.4 PGRs对水淹胁迫下藨草丙二醛含量的影响 与对照组相比, 水淹胁迫下藨草MDA含量增加, 施加不同外源PGRs后MDA含量均有所降低(图10)。与水淹胁迫相比, $80 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的ETH处理下MDA含量显著降低 32.25% ($P < 0.05$); $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ GABA处理下MDA含量显著下降了 14.64% ($P < 0.05$); $100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ IAA和Spd处理时, MDA含量显著下降了 27.36% 和 6.64% ($P < 0.05$)。

2.3 PGRs对盐涝复合胁迫下藨草生长的影响

2.3.1 PGRs对盐涝复合胁迫下藨草株高的影响 与对照组相比, 盐涝胁迫处理后的藨草株高显著降低(图13)。盐涝胁迫处理加入PGRs后, 藨草株高随施加PGRs的浓度的增加呈现逐渐升高的趋势, 与盐涝胁迫相比, 当ETH浓度为 $80 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 处理后的藨草株高提高 15.21% ($P < 0.05$); 在 $15 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ GABA处理下, 藨草株高显著提高 16.26% ($P < 0.05$); $150 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ IAA和Spd处理下, 藨草高度提高 14.04% 和 23.73% ($P < 0.05$)。

2.3.2 PGRs对盐涝复合胁迫下藨草叶绿素含量的影响 与对照组相比, 盐涝胁迫处理下藨草叶绿素含量显著下降(图14)。在加入PGRs后得到缓解, 与盐涝胁迫相比, 施加 $60 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ETH时, 叶绿

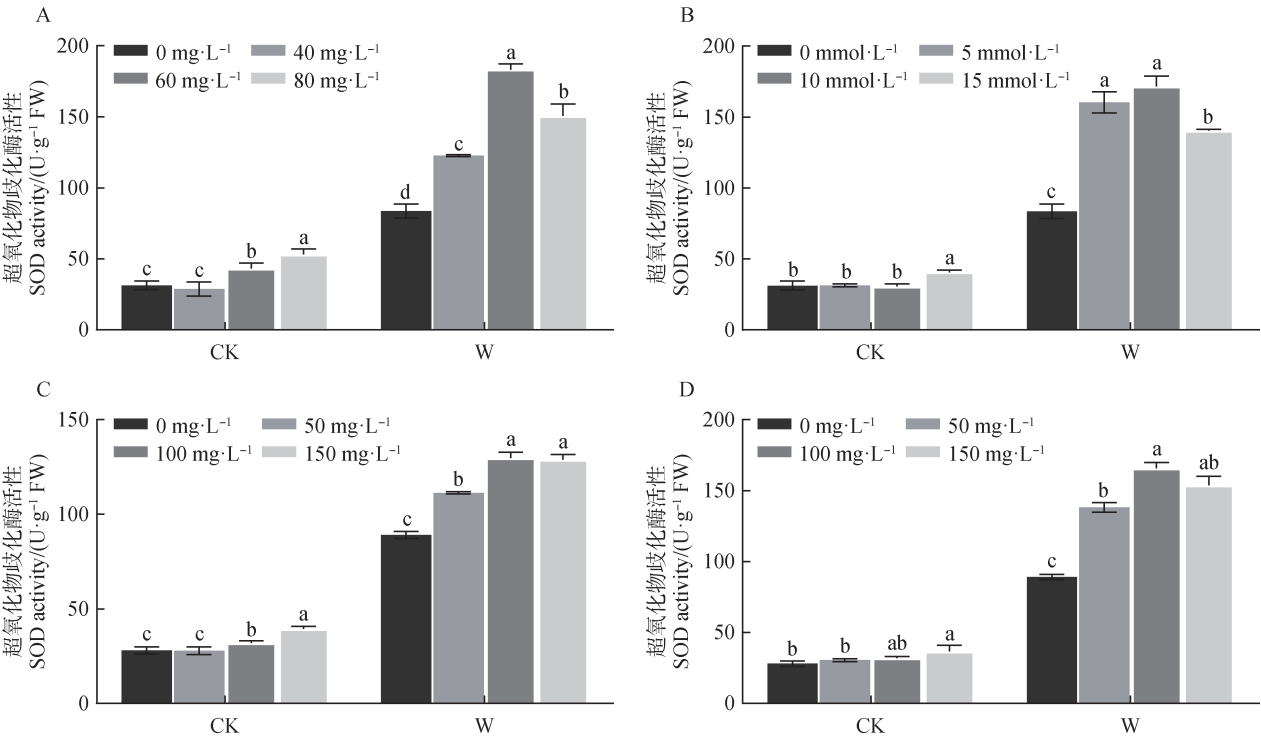


图 11 ETH(A), GABA(B), IAA(C), Spd(D)对正常条件和水淹胁迫下藦草 SOD 活性的影响

Fig. 11 Effects of different concentrations of ETH(A), GABA(B), IAA(C), and Spd(D) on SOD activity of reed canarygrass under normal and waterlogging stress conditions

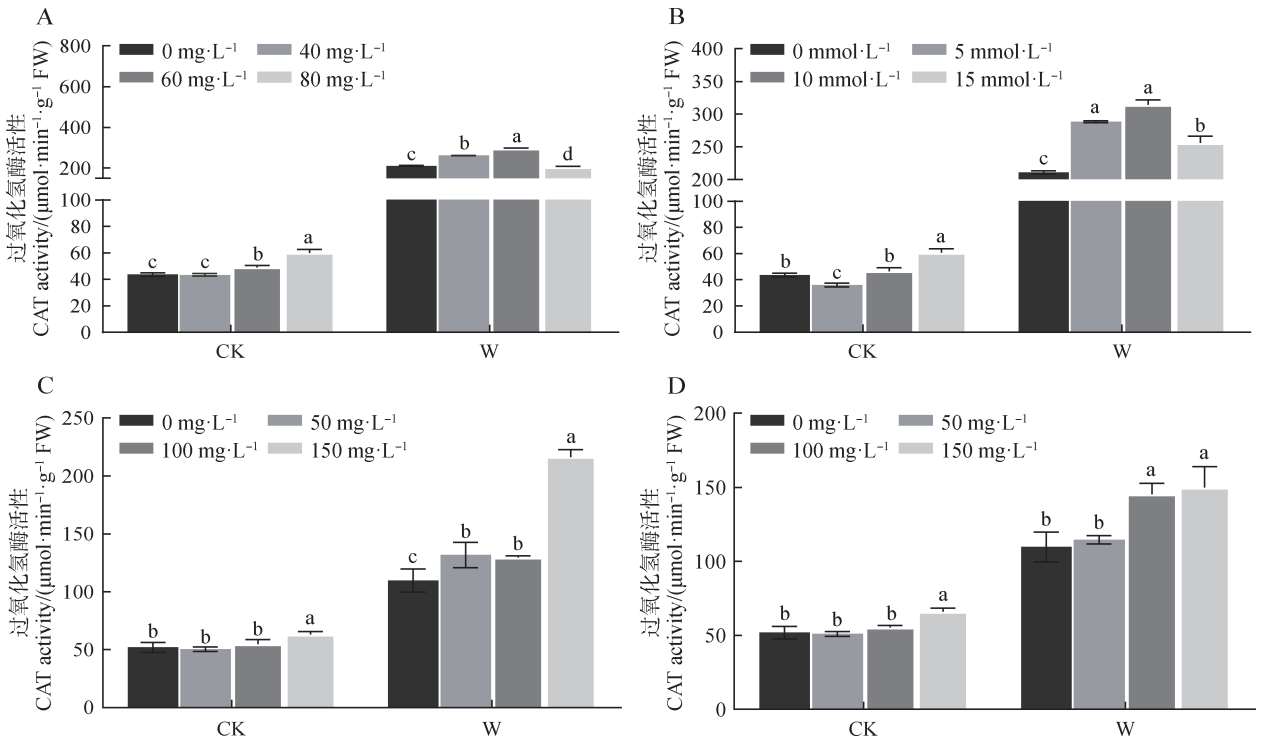


图 12 ETH(A), GABA(B), IAA(C), Spd(D)对正常条件和水淹胁迫下藦草 CAT 活性的影响

Fig. 12 Effects of different concentrations of ETH(A), GABA(B), IAA(C), and Spd(D) on CAT activity of reed canarygrass under normal and waterlogging stress conditions

素含量显著增加 24.87% ($P < 0.05$); 在 GABA 处理组中, 浓度为 10 mmol·L⁻¹ 时效果最为显著, 叶绿素含量显著增加 30.30% ($P < 0.05$); 在 IAA

和 Spd 处理组中, 当施加浓度为 100 mg·L⁻¹ 时, 叶绿素含量分别提高了 35.20% 和 29.68% ($P < 0.05$)。

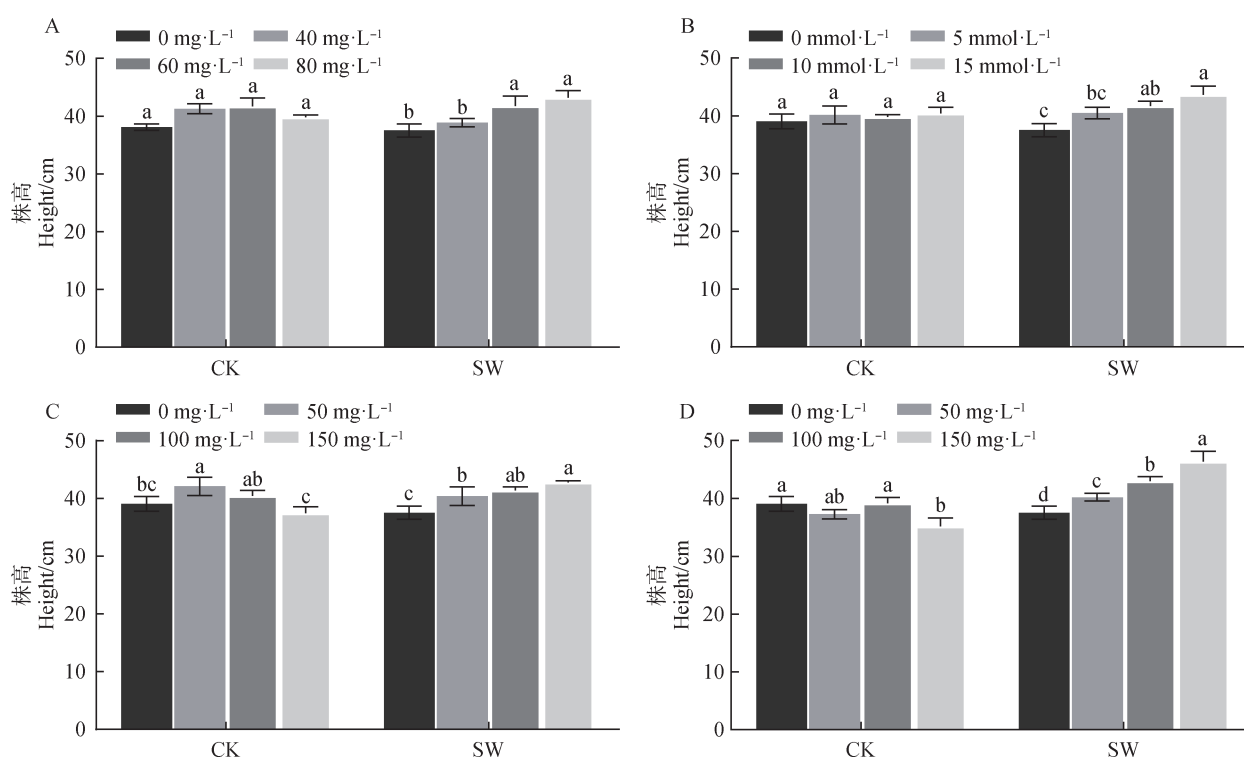


图13 ETH(A), GABA(B), IAA(C), Spd(D)对正常条件和盐涝复合胁迫下藜草株高的影响

Fig. 13 Effects of different concentrations of ETH(A), GABA(B), IAA(C), and Spd(D) on height of reed canarygrass under Normal and Salt-Waterlogging Combined Stress Conditions

注: CK代表无胁迫(对照组), SW代表盐涝复合胁迫;不同小写字母代表各组处理存在显著差异($P < 0.05$)

Note: CK, no stress (normal condition); SW, Salt-Waterlogging Combined Stress. Values followed by different lowercase letters indicate significant differences among different treatments ($P < 0.05$)

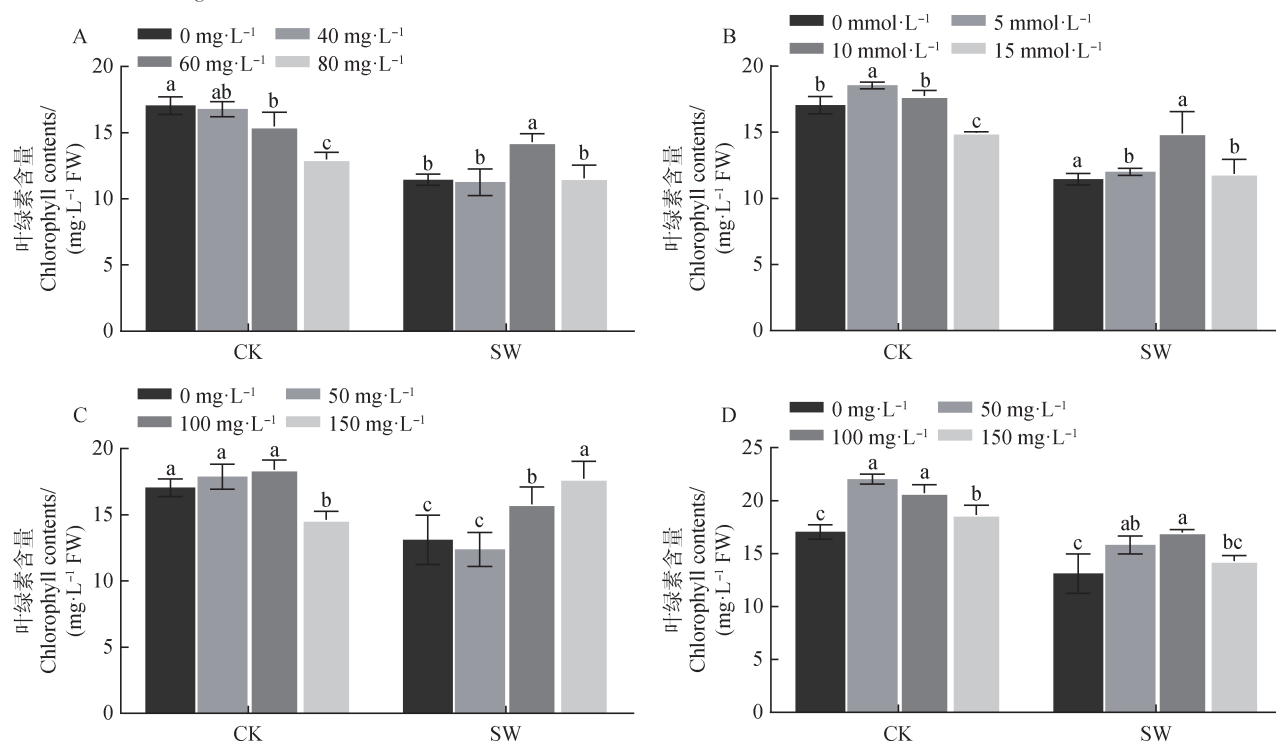


图14 ETH(A), GABA(B), IAA(C), Spd(D)对正常条件和盐涝复合胁迫下藜草叶绿素含量的影响

Fig. 14 Effects of different concentrations of ETH(A), GABA(B), IAA(C), and Spd(D) on Chlorophyll content of reed canarygrass under normal and salt-waterlogging combined stress conditions

2.3.3 PGRs对盐涝复合胁迫下藜草脯氨酸含量的影响 与对照组相比,盐涝胁迫处理下藜草Pro

含量显著增加(图15)。与盐涝胁迫相比,施加40 mg·L⁻¹ ETH后的Pro含量增加了4.18% ($P <$

0.05); 10 mmol·L⁻¹ GABA 处理下, 其 Pro 含量增加 7.57% ($P < 0.05$); 在 IAA 和 Spd 处理组中, 当浓

度达到 100 mg·L⁻¹ 时, 处理后的藨草 Pro 含量增加 9.04% 和 13.03% ($P < 0.05$)。

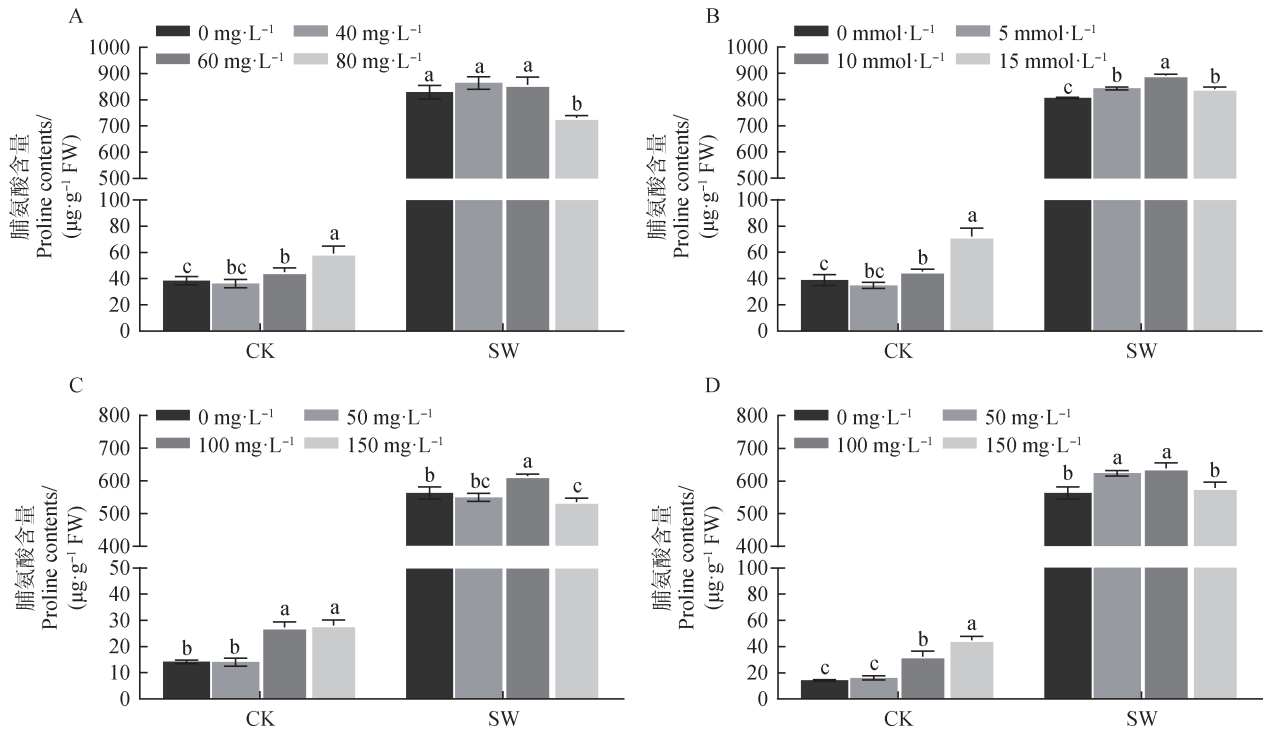


图 15 ETH(A), GABA(B), IAA(C), Spd(D) 对正常条件和盐涝复合胁迫下藨草 Pro 含量的影响

Fig. 15 Effects of different concentrations of ETH(A), GABA(B), IAA(C), and Spd(D) on Pro Content of reed canarygrass under normal and salt-waterlogging combined stress conditions

2.3.4 PGRs 对盐涝复合胁迫下藨草丙二醛含量的影响 与对照组相比, 盐涝胁迫下 MDA 含量

显著增加, 在施加外源 PGRs 后相对缓解 (图 16)。与盐涝胁迫相比, 80 mg·L⁻¹ ETH 处理下,

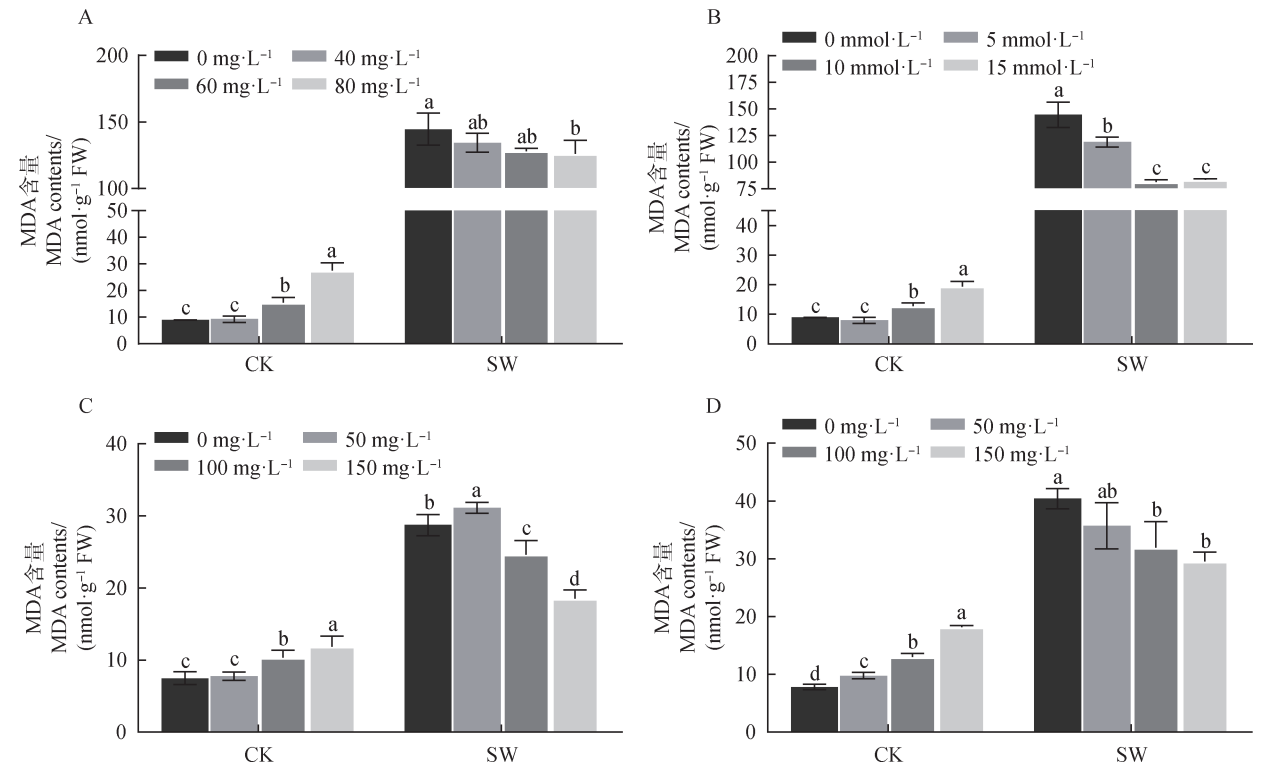


图 16 ETH(A), GABA(B), IAA(C), Spd(D) 对正常条件和盐涝复合胁迫下藨草 MDA 含量的影响

Fig. 16 Effects of different concentrations of ETH(A), GABA(B), IAA(C), and Spd(D) on MDA Content of reed canarygrass under normal and salt-waterlogging combined stress conditions

MDA 含量显著下降 12.71% ($P < 0.05$); 施加 10 mmol·L⁻¹ GABA 时, 其 MDA 含量显著下降了 43.75% ($P < 0.05$); 在 IAA 处理组中, 当浓度达到 150 mg·L⁻¹ 时, MDA 含量显著下降了 35.60% ($P < 0.05$)。

2.3.5 PGRs 对盐涝复合胁迫下藨草抗氧化酶活性的影响 相比于对照组, 盐涝胁迫会导致藨草体内活性氧自由基积累过剩, 从而引起 SOD 和 CAT 酶活性急剧增加, 以缓解盐涝胁迫下引起的氧化损伤(图 17, 18)。其中, 在 ETH 处理组

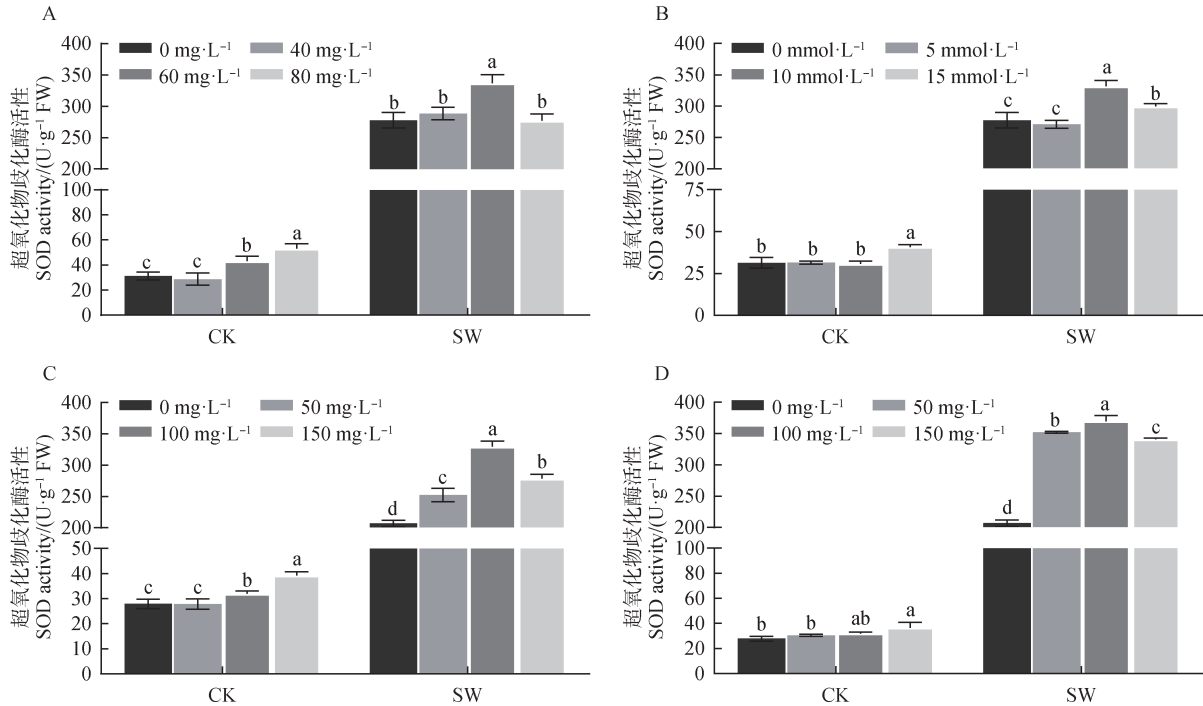


图 17 ETH(A), GABA(B), IAA(C), Spd(D) 对正常条件和盐涝复合胁迫下 SOD 活性的影响

Fig. 17 Effects of different concentrations of ETH(A), GABA(B), IAA(C), and Spd(D) on SOD activity of reed canarygrass under Normal and Salt-Waterlogging Combined Stress Conditions

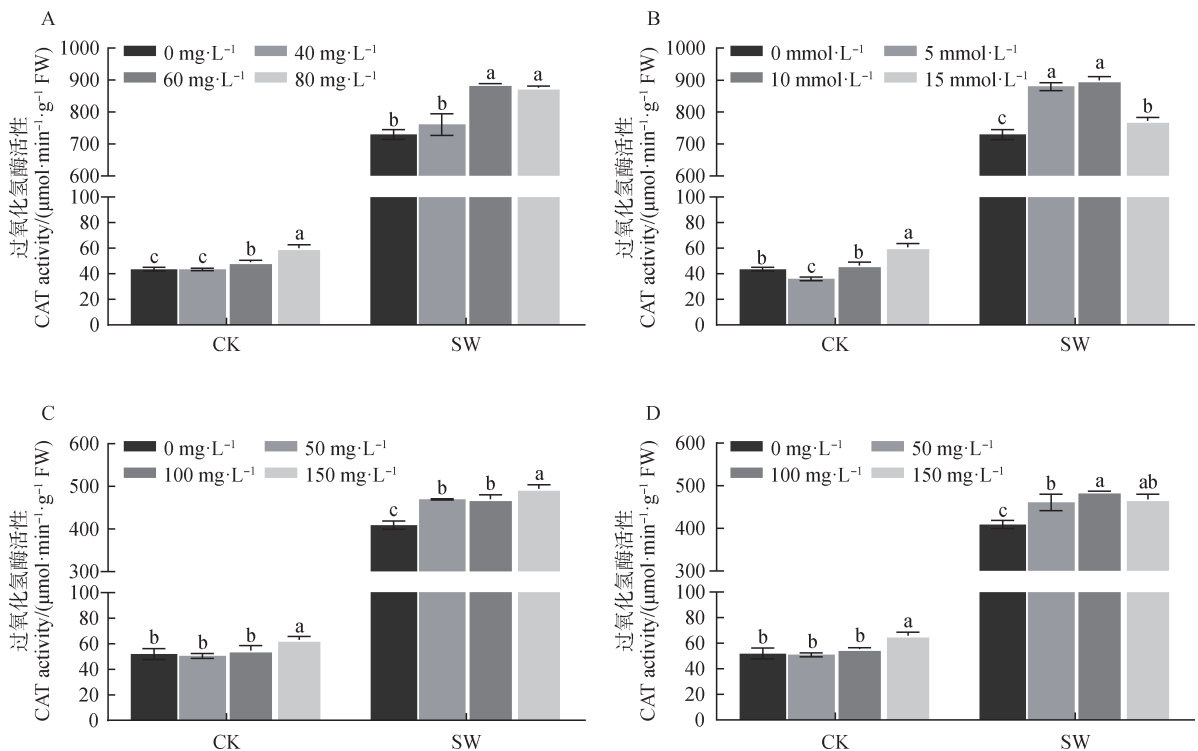


图 18 ETH(A), GABA(B), IAA(C), Spd(D) 对正常条件和盐涝复合胁迫下藨草 CAT 活性的影响

Fig. 18 Effects of different concentrations of ETH(A), GABA(B), IAA(C), and Spd(D) on CAT activity of reed canarygrass under normal and salt-waterlogging combined stress conditions

中,施加浓度达到 $60\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, SOD 和 CAT 活性较单独盐涝胁迫显著增加 21.32% 和 17.20% ($P<0.05$); 在 GABA 处理组中,浓度为 $10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, SOD 和 CAT 活性显著提高,分别提高了 19.42% 和 23.31% ($P<0.05$); 在 IAA 处理组中,当施加浓度为 $150\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, CAT 活性显著提高了 20.93% ($P<0.05$); 在 Spd 处理组中,当施加浓度为 $100\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, SOD 和 CAT 活性显著提高,分别提高了 33.13% 和 18.91% ($P<0.05$)。

表 1 盐、水淹和盐涝复合胁迫下四种外源植物生长调节物质生理指标隶属函数评价

Table 1 Membership function evaluation of physiological indices for four exogenous plant growth regulators under salt, waterlogging, and salt-waterlogging combined stresses

PGRs 种类及浓度 Types and concentrations of PGRs	盐胁迫 Salt stress		涝胁迫 Waterlogging stress		盐涝复合胁迫 Salt-Waterlogging stress	
	平均值 Average Value	排序 Ranking	平均值 Average Value	排序 Ranking	平均值 Average Value	排序 Ranking
ETH ($40\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$)	0.37	9	0.33	12	0.33	11
ETH ($60\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$)	0.68	3	0.76	1	0.59	3
ETH ($80\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$)	0.78	1	0.60	4	0.41	10
GABA ($5\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)	0.41	8	0.49	6	0.42	9
GABA ($10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)	0.68	2	0.70	2	0.68	1
GABA ($15\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)	0.47	6	0.55	5	0.53	5
IAA ($50\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$)	0.33	11	0.35	11	0.22	12
IAA ($100\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$)	0.47	5	0.39	8	0.49	6
IAA ($150\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$)	0.44	7	0.39	9	0.47	8
Spd ($50\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$)	0.17	12	0.37	10	0.48	7
Spd ($100\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$)	0.49	4	0.67	3	0.62	2
Spd ($150\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$)	0.35	10	0.40	7	0.55	4

3 讨论

3.1 盐胁迫下外源植物生长调节剂的缓解效应及机制

盐胁迫对植物的核心伤害为渗透失衡、离子毒害及活性氧(ROS)爆发,具体表现为细胞失水、叶绿素降解、MDA 含量升高,而 Pro 含量显著升高是植物的自我保护机制,通过积累渗透调节物质维持细胞渗透压^[20-21]。本研究中,盐胁迫下藨草 Pro 含量较对照显著增加,这是植物通过积累渗透调节物质维持细胞渗透压的自我保护机制,类似现象在垂穗披碱草中也有报道^[14]。外源 PGRs 通过调控藨草抗逆生理代谢实现盐胁迫缓解,且不同调节剂的生理调控路径存在显著特异性。 $80\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ ETH 处理可使 Pro 含量较单一盐胁迫增加 20.36%,同时降低 MDA 含量 34.52%,可能是通过调控根系生长增强水分吸收、减少盐分对细胞的损伤; $10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ GABA 则聚焦于强化 ROS 清除系统,使 SOD、CAT

2.4 PGRs 对三种胁迫下藨草的生理指标隶属函数综合评价

为综合评估四种外源植物生长调节剂对胁迫的缓解效果,本研究选取 CAT 活性、MDA 含量、Pro 含量、SOD 活性、叶绿素含量及株高为指标,采用隶属函数法进行综合评价(表 1),发现不同胁迫类型下具有最优缓解效应的调节剂及浓度存在差异。其中盐胁迫条件下 $80\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ ETH 的缓解效应相对最优,水淹胁迫条件下 $60\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ ETH 的缓解效果更为突出,而盐涝复合胁迫条件下则以 $10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ GABA 的缓解表现相对最佳。

活性较盐胁迫组分别提高 37.38% 和 20.80% ($P<0.05$),通过激活三羧酸循环、优化氮素代谢,减轻对光合系统和生物膜的破坏^[22-23]。

3.2 水淹胁迫下外源植物生长调节剂的缓解效应及机制

水淹胁迫对藨草的伤害为根系缺氧,引发无氧呼吸有毒产物积累、膜脂过氧化加剧^[24-25]。本研究发现,水淹胁迫下藨草株高反而略高于对照,可能是藨草作为耐涝植物的适应性响应—通过迅速生长接触空气,但通常伴随生理机能损耗,与章泉等^[26]观察到的鄱阳湖湿地藨草生态适应性特征一致。外源 PGRs 通过优化呼吸代谢与强化抗氧化系统实现缓解效应: $60\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ ETH 处理下水淹胁迫的藨草 SOD 和 CAT 活性分别提高 105.83% 和 40.07% ($P<0.05$),有效减轻膜脂过氧化; $10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ GABA 处理也表现出显著的抗氧化提升效应,这与贾璐婷等^[27]发现 GABA 可缓解东北山樱

根系氧化损伤的结论相呼应;进一步证实GABA在植物涝胁迫响应中的保守调控作用;100 mg·L⁻¹ Spd处理则使Pro含量增幅达39.28%($P<0.05$),这可能与Spd稳定生物膜结构、减少无氧呼吸产物毒害有关^[28],三者通过不同路径缓解水淹伤害。

3.3 盐涝复合胁迫下外源植物生长调节剂的缓解效应及机制比较

盐涝复合胁迫对植物的影响并非单一盐胁迫与水淹胁迫的简单叠加,可能是通过胁迫因子间的协同或拮抗作用形成更为复杂的伤害机制^[29-31]。研究表明,盐胁迫对棉苗的影响程度小于水淹胁迫,而水淹胁迫又小于盐涝复合胁迫,盐涝双重胁迫对棉苗生长和干物质积累的抑制表现出累加效应^[32];而对于盐涝胁迫下的杂交新美柳,低盐胁迫可促进苗木生长,高浓度盐胁迫抑制苗木生长^[33]。本研究中盐涝复合胁迫对藨草伤害程度介于单一盐胁迫与单一涝胁迫之间,这种中间型伤害效应源于盐、涝胁迫因子的交互缓冲作用:一方面,涝渍环境的水分稀释效应可降低土壤溶液盐浓度,从而缓解盐胁迫介导的离子毒害与渗透胁迫;另一方面,土壤盐分可通过调控土壤胶体特性及水分运动规律,抑制根系周围厌氧区域扩展,进而减轻涝胁迫引发的缺氧伤害^[34-35],丰富了藨草对于复合逆境的适应机制。在复合胁迫缓解方面,10 mmol·L⁻¹ GABA表现最优,可使叶绿素含量增加30.30%、MDA含量下降43.75%($P<0.05$),其核心优势在于“多靶点调控”特征;同时在渗透调节、抗氧化防御、光合系统保护等多个层面发挥作用,这也是其在三种胁迫下均保持较好缓解效果的关键原因。此外,60 mg·L⁻¹ ETH和100 mg·L⁻¹ IAA也能通过提升抗氧化酶活性、稳定叶绿素含量增强藨草的复合胁迫适应性,表明不同调节剂的调控路径存在物种特异性与胁迫依赖性。

4 结论

本研究揭示了盐涝复合胁迫对藨草的伤害并非单一逆境的简单叠加,二者在藨草体内存在水稀释盐和盐抑制缺氧的交互缓冲效应。同时,外源植物生长调节剂(PGRs)对藨草的抗逆调控表现出显著的胁迫特异性:乙烯利(ETH)对单一盐胁迫和水淹胁迫具有更强的专一缓解优势,能精准激发相关抗氧化酶活性;而在盐涝复合的复杂逆境中, γ -氨基

丁酸(GABA)展现出卓越的“多靶点调控”特征,能更全面地统筹渗透调节、抗氧化防御与光合系统保护。因此,在季节性积水与盐碱化交织的退化湿地生态修复中,应依据生境的主导胁迫类型靶向精准施加PGRs(复合逆境首选GABA),从而为藨草的高效抗逆栽培提供科学策略。

参考文献

- [1] 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
- [2] 张建云,王银堂,贺瑞敏,等. 中国城市洪涝问题及成因分析[J]. 水科学进展,2016,27(4):485-491
ZHANG J Y, WANG Y T, HE R M, et al. Discussion on the urban flood and waterlogging and causes analysis in China[J]. Advances in Water Science, 2016, 27(4):485-491
- [3] GARCÍA J, GALLEGO M C, SERRANO A, et al. Trends in block-seasonal extreme rainfall over the Iberian Peninsula in the second half of the twentieth century[J]. Journal of Climate, 2007, 20(1):113-130
- [4] 张永亮,骆秀梅. 藨草的研究进展[J]. 草地学报,2008,16(6):659-666
ZHANG Y L, LUO X M. Research progress of reed canarygrass[J]. Acta Agrestis Sinica, 2008, 16(6):659-666
- [5] 李晓菲,闫利军,陈莉敏,等. ‘川西’藨草栽培驯化选育报告[J]. 草学,2024(2):8-12
JI X F, YAN L J, CHEN L M, et al. Report on domestication and breeding of *Phalaris arundinacea* ‘Chuanxi’[J]. Journal of Grassland and Forage Science, 2024(2):8-12
- [6] 李欣瑞,张建波,周磊昊,等. 藨草属草种质资源研究进展[J]. 草学,2019(1):9-22,32
LI X R, ZHANG J B, ZHOU L H, et al. Research progress on *Phalaris* Linn. germplasm resources[J]. Journal of Grassland and Forage Science, 2019(1):9-22,32
- [7] TAHIR M H N, CASLER M D, MOORE K J, et al. Biomass yield and quality of reed canarygrass under five harvest management systems for bioenergy production[J]. BioEnergy Research, 2011, 4(2):111-119
- [8] 曹昀,王佳艺,国志昌,等. 鄱阳湖湿地藨草种群自然分布及影响因素研究[J]. 人民长江,2019,50(5):59-64
CAO Y, WANG J Y, GUO Z C, et al. Study on natural distribution and influential factors of *Phalaris Arundinacea* in Poyang Lake National Wetland Park[J]. People's Yangtze River, 2019, 50(5):59-64
- [9] 李宏玉. 藨草的生物生态学特性及其利用[J]. 云南农业科技,2015(3):27-30
LI H Y. Bio-ecological characteristics and utilization of *Zizania latifolia* [J]. Yunnan Agricultural Science and Technology, 2015(3):27-30
- [10] 王学恩,张永亮. 藨草幼苗对盐胁迫的生理与生长响应[J]. 内蒙古民族大学学报(自然科学版),2013,28(6):669-673
WANG X Y, ZHANG Y L. Physiological and growth response of *Phalaris arundinacea* seedling to salt stress[J]. Journal of Inner Mongolia Minzu University (Natural Sciences Edition), 2013, 28(6):669-673
- [11] 吴海英,曹昀,国志昌,等. 淹水胁迫对藨草幼苗生长和生理的影响[J]. 广西植物,2017,37(9):1161-1167
WU H Y, CAO Y, GUO Z C, et al. Effects of waterlogging

- stress on growth and physiological characteristics of *Phalaris arundinacea* seedlings[J]. Guihaia, 2017, 37(9): 1161-1167
- [12] AVENDAÑO V A, SAMPEDRO-GUERRERO J, GÓMEZ-CADENAS A, et al. Modern approaches to enhancing abiotic stress tolerance using phytoprotectants: A focus on encapsulated proline[J]. Journal of Plant Physiology, 2025, 315: 154602
- [13] JIANG S Q, LAN Z W, ZHANG Y K, et al. Mechanisms by which exogenous substances enhance plant salt tolerance through the modulation of ion membrane transport and reactive oxygen species metabolism[J]. Antioxidants, 2024, 13(9): 10-50
- [14] 宋建超, 杨航, 景媛媛, 等. 外源 GABA 对 NaCl 胁迫下垂穗披碱草种子萌发及幼苗生理特性的影响[J]. 草地学报, 2022, 30(2): 403-411
- SONG J C, YANG H, JING Y Y, et al. Effects of exogenous GABA on seed germination and physiological characteristics of *Elymus nutans* under NaCl stress[J]. Acta Agrestia Sinica, 2022, 30(2): 403-411
- [15] 杜红阳, 程明明, 杨青华, 等. 外源亚精胺对涝胁迫下玉米幼苗根系无氧呼吸代谢的调控效应[J]. 华北农学报, 2015, 30(4): 110-116
- DU H Y, CHENG M M, YANG Q H, et al. Regulating effects of exogenous spermidine on anaerobic respiratory metabolism in the roots of maize seedling under water-logging stress[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2015, 30(4): 110-116
- [16] 母德伟, 冯乃杰, 郑殿峰, 等. 乙烯利缓解盐胁迫对水稻幼苗根系的伤害[J]. 分子植物育种, 2024, 22(7): 2271-2280
- MU D W, FENG N J, ZHENG D F, et al. Ethephon alleviates the damage of salt stress to rice seedling roots[J]. Molecular Plant Breeding, 2024, 22(7): 2271-2280
- [17] 刘洪展, 郑风荣, 唐学玺. 外源生长素对半海水胁迫下玉米幼苗叶片衰老特性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2010, 28(2): 104-108
- LIU H Z, ZHENG F R, TANG X X. Effects of exogenous auxin on the senescent characteristics of leaves of maize seedlings during half seawater stresses[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2010, 28(2): 104-108
- [18] 苏正淑, 张宪政. 几种测定植物叶绿素含量的方法比较[J]. 植物生理学通讯, 1989, 25(5): 77-78
- SU Z S, ZHANG X Z. Comparison of several methods for determining chlorophyll content in plants[J]. Plant Physiology Communications, 1989, 25(5): 77-78
- [19] 柳茜, 郝虎, 唐斌, 等. 10个燕麦品种在攀西地区生产性能综合评价[J]. 饲料研究, 2023, 46(18): 124-128
- LIU Q, HAO H, TANG B, et al. Comprehensive evaluation of production performance of 10 oat varieties in Panxi region[J]. Feed Research, 2023, 46(18): 124-128
- [20] 张晓婷, 王雪松, 贾文飞, 等. 植物在盐处理下的研究进展[J]. 北方园艺, 2021(6): 137-143
- ZHANG X T, WANG X S, JIA W F, et al. Research progress of plants under salt treatment[J]. Northern Horticulture, 2021(6): 137-143
- [21] CHATURVEDI S, MEENA A. Salinity stress effects on plants and use of rhizobacteria: a review[J]. Journal of Global Agriculture and Ecology, 2022: 87-96
- [22] AL-KHAYRI J M, ABDEL-HALEEM M, KHEDR E H. Harnessing GABA pathways to improve plant resilience against salt stress[J]. Horticulturae, 2024, 10(12): 1296
- [23] YU X R, WANG X R, ZHANG P F, et al. Exogenous γ -aminobutyric acid (GABA) regulates the response of sugar beet seedlings to salt stress through GABA branched metabolism[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2025, 44(6): 2977-2994
- [24] MANGHWAR H, HUSSAIN A, ALAM I, et al. Waterlogging stress in plants: unraveling the mechanisms and impacts on growth, development, and productivity[J]. Environmental and Experimental Botany, 2024, 224: 105824
- [25] 李继军, 陈雅慧, 周志华, 等. 植物对涝渍胁迫的适应机制研究进展[J]. 植物科学学报, 2023, 41(6): 835-846
- LI J J, CHEN Y H, ZHOU Z H, et al. Research progress on mechanisms of plant adaptation to flooding stress[J]. Plant Science Journal, 2023, 41(6): 835-846
- [26] 章泉. 鄱阳湖湿地藨草的生态适应性研究[D]. 南昌: 南昌大学, 2012: 11-12
- ZHANG Q. Ecological adaptation of *Phalaris arundinacea* in Poyang lake wetland [D]. Nanchang: Nanchang University, 2012: 11-12
- [27] 贾璐婷. 水涝胁迫下东北山樱根系 GABA 代谢特征及其生理效应研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2018: 2
- JIA L T. The metabolic characteristics and physiological regulation of GABA in *Cerasus sachalinensis* roots under waterlogging stress [D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2018: 2
- [28] 尤东玲. 外源 Spd 对渍涝胁迫下玉米幼苗生理及多胺代谢的影响[D]. 郑州: 河南农业大学, 2016: 23
- YOU D L. Effect of exogenous spermidine on physiology and polyamine metabolism of maize (*Zea mays* L.) seedlings under waterlogging stress [D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2016: 23
- [29] 郝彦博. 小花碱茅适应盐涝交互逆境的结构基础和生理机制研究[D]. 成都: 西南民族大学, 2023: 6-7
- HAO Y B. Study on the morphological structure and physiological mechanism of *Puccinellia tenuiflora* due to the combined effect of salt and water stress [D]. Chengdu: Southwest University for Nationalities, 2023: 6-7
- [30] DUHAN S, SHEOKAND S, KUMARI A. Waterlogging, salinity and combined stress a major problem in pigeonpea (*Cajanus cajan* L. mill sp.) [J]. International Journal of Bio-Resource and Stress Management, 2017, 8(1): 145-152
- [31] 贾雪杰. 基于转录组的藨草响应盐涝复合胁迫的分子机制研究[D]. 雅安: 四川农业大学, 2024: 9-10
- JIA X J. Transcriptome-based molecular mechanisms of reed canary grass in response to salt-waterlogging combined stresses [D]. Yaan: Sichuan Agricultural University, 2024: 9-10
- [32] 刘迪. 盐涝胁迫影响棉花 (*Gossypium hirsutum* L.) 苗期生长发育的研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2015: 61-63
- LIU D. Effects of waterlogging and salinity on seedling growth of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2015: 61-63
- [33] 任佳辉, 高捍东, 陈哲楠, 等. 杂交新美柳苗对盐涝胁迫的生长和生理响应[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2025, 49(2): 57-66
- REN J H, GAO H D, CHEN Z N, et al. Growth and physiological response of *Salix matsudana* $\times$ *alba* to salt-flooding stress[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2025, 49(2): 57-66
- [34] TAHJIB-UL-ARIF M, HASAN M T, RAHMAN M A, et al. Plant response to combined salinity and waterlogging stress: current research progress and future prospects[J]. Plant Stress, 2023, 7: 100137
- [35] 刘晓娟. 盐涝互作对大果沙枣生理特性的影响[D]. 济南: 山东师范大学, 2016: 21-22
- LIU X J. The effects of salinity and waterlogging interaction on physiological characteristics of *Elaeagnus moorcroftii* Wall. Ex schlech seedlings [D]. Jinan: Shandong Normal University, 2016: 21-22