网络出版时间:2026-04-08 DOI:10.13207/j.jnwafu.2026.10.011

外源富氢水对盐胁迫下辣椒幼苗生长的影响及生理机制

郭浩[1,2],常斌川[1],刘梦瑶[1,2],吴雪[2],石玉[1],叶林[3],曹凯[2],张毅[1]

(1 山西农业大学 园艺学院,山西 晋中 030801;2 江苏省农业科学院 农业设施与装备研究所/农业农村部 长江中下游设施农业工程重点实验室,江苏 南京 210014;3 宁夏大学 葡萄酒与园艺学院,宁夏 银川 750021)

[摘 要] 【目的】探究富氢水(HRW)对盐胁迫下辣椒幼苗生长和生理指标的影响,为辣椒的设施高效栽培提供理论依据。【方法】以'杭椒1号'辣椒幼苗为材料,采用盆栽试验,设置对照(CK)、HRW、NaCl和NaCl+HRW 4个处理,探究HRW对盐胁迫下辣椒幼苗生长、光合荧光特性、抗氧化酶活性、活性氧(ROS)、细胞膜稳定性及渗透调节物质含量的影响。采用偏最小二乘回归模型(PLS)-变量重要性投影(VIP)分析HRW影响盐胁迫辣椒幼苗生理的关键调控因子。【结果】HRW可以有效缓解盐胁迫对辣椒幼苗的生长抑制,促进幼苗叶片叶绿素积累,提高光合作用能力,同时HRW可以提高辣椒幼苗叶片和根系的超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性,并降低叶片和根系的丙二醛(MDA)含量、电解质外渗率(EL)、超氧阴离子(O_2^-)和过氧化氢(H_2O_2)含量。此外,HRW处理可促进盐胁迫下辣椒幼苗叶片和根系的可溶性蛋白(SP)、脯氨酸(Pro)和可溶性糖(SS)的积累,恢复细胞渗透势。PLS-VIP结果表明,叶片SP是HRW缓解盐胁迫下辣椒幼苗生长的最关键调控因子。【结论】HRW对盐胁迫下辣椒幼苗的生长和生理指标有明显影响,HRW主要通过提高盐胁迫下辣椒幼苗的渗透调节能力和抗氧化能力,改善光合作用,从而有效缓解盐胁迫对辣椒幼苗的损伤。

[关键词] 辣椒幼苗;富氢水;盐胁迫;偏最小二乘回归模型

[中图分类号] S641.3 [文献标志码] A [文章编号] 1671-9387(2026)10-0102-11

Effects of exogenous hydrogen-rich water on growth and physiological mechanisms in pepper seedlings under salt stress

GUO Hao[1,2], CHANG Binchuan[1], LIU Mengyao[1,2], WU Xue[2], SHI Yu[1], YE Lin[3], CAO Kai[2], ZHANG Yi[1]

(1 *College of Horticulture, Shanxi Agricultural University, Jinzhong, Shanxi* 030801, *China*; 2 *Institute of Agricultural Facilities and Equipment, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Facility Agriculture Engineering in the Middle and Lower Reaches of the Yangtze River, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Nanjing, Jiangsu* 210014, *China*; 3 *College of Wine and Horticulture, Ningxia University, Yinchuan, Ningxia* 750021, *China*)

Abstract: 【Objective】 The study aimed to investigate the effects of hydrogen-rich water (HRW) on growth and physiological indicators of pepper seedlings under salt stress, providing a theoretical basis for effi-

[收稿日期] 2025-07-04 [修回日期] 2025-09-05

[基金项目] 山西省现代农业产业技术体系建设专项资金资助项目(2025CYJSTX08);宁夏回族自治区重点研发计划项目(2023BCF-01042)

[作者简介] 郭浩(1999—),男,河南南阳人,在读硕士,主要从事设施蔬菜栽培生理研究。E-mail:g486426h@163.com

[通信作者] 曹凯(1987—),男,陕西富县人,副研究员,硕士生导师,主要从事温室环境精准化调控、设施园艺逆境生理研究。E-mail:kcao@jaas.ac.cn

张毅(1986—),男,河南洛阳人,教授,博士生导师,主要从事设施园艺、蔬菜栽培生理与品质调控研究。E-mail:harmony1228@163.com

cient protected cultivation.【Method】Using pot-grown seedlings of pepper cultivar 'Hangjiao No. 1', we established four treatments: control (CK), HRW, NaCl (salt stress), and NaCl+HRW. We examined the effects of HRW on the growth, photosynthetic fluorescence characteristics, antioxidant enzyme activities, reactive oxygen species (ROS), cell membrane stability, and osmotic regulatory substance contents of pepper seedlings under salt stress. The partial least squares (PLS) model with variable importance for projection (VIP) analysis was applied to identify key regulatory factors in the physiological responses of hydrogen-rich water (HRW)-treated pepper seedlings under salt stress.【Result】HRW significantly alleviated salt-induced growth inhibition in pepper seedlings, enhancing chlorophyll accumulation and photosynthetic efficiency. It could increase the activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), catalase (CAT), and ascorbate peroxidase (APX) in the leaves and roots of pepper seedlings, while reducing the contents of malondialdehyde (MDA), electrolyte leakage rate (EL), superoxide anion ($O_2^{\cdot-}$), and hydrogen peroxide (H_2O_2) in the leaves and roots. In addition, HRW treatment could promote the accumulation of soluble protein (SP), proline (Pro) and soluble sugar (SS) in the leaves and roots of pepper seedling under salt stress, and restore cell osmotic potential. PLS-VIP analysis identified leaf soluble protein (SP) as the most critical regulatory factor for hydrogen-rich water (HRW) in alleviating the growth inhibition of pepper seedlings under salt stress.【Conclusion】HRW significantly enhanced growth and physiological attributes in salt-stressed pepper seedlings. It effectively alleviated salt stress damage mainly by improving the osmotic adjustment ability and antioxidant capacity, thereby boosting photosynthetic efficiency of pepper seedlings.

Key words: pepper seedlings; hydrogen-rich water; salt stress; partial least squares regression model

辣椒(*Capsicum annuum* L.)是茄科辣椒属一年或多年生植物，因其味道鲜美、营养价值较高深受广大消费者喜爱[1]。然而，辣椒在生长发育过程中，盐胁迫对其影响尤为显著[2]，不仅会抑制辣椒叶片的光合速率，也会导致细胞产生过量活性氧(ROS)，造成植物中Na^+过度积累，使植物细胞因氧化而受损及发生渗透失调等，进而阻碍植物的正常生长[3]。

富氢水(hydrogen-rich water，HRW)是通过将氢气溶解于纯水中制成的一种稳定氢载体，具有安全无毒以及选择性中和毒性自由基的功能。日本学者报道了HRW中的H_2能够清除过量ROS，并可以选择性中和羟自由基(·OH)与强氧化性的过氧亚硝酸根($ONOO^-$)[4]。近年研究发现，HRW还可以通过调节植物体内内源激素和次生代谢物的水平，增强植物对逆境的耐受性，减轻逆境胁迫损伤[5-6]。HRW可以通过调节多种生理过程来提高作物抵抗非生物胁迫的能力，例如外源HRW可以通过减少高盐胁迫下樱桃番茄(*Solanum lycopersicum*)叶片中MDA在细胞内的积累来降低细胞膜损伤程度，同时提高叶片脯氨酸(Pro)含量和过氧化物酶(POD)活性，进而促进植株生物量的积累，最终提高樱桃番茄果实的品质[7]。也有研究发现，HRW通过促进玉米幼苗叶绿素合成或增大气孔开度显著提高光合效率，进而增强其对盐胁迫适应能力[8]。XU等[9]的研究证实，HRW处理可以增强水稻种子酶活性及其相关基因的表达，从而减轻了盐胁迫对种子萌发的抑制作用。但是目前有关HRW处理对盐胁迫下辣椒幼苗生长缓解作用的研究还鲜有报道。为此，本研究以辣椒'杭椒1号'为试验品种，先选用150 mmol/L NaCl溶液模拟盐胁迫，之后采用HRW进行处理，旨在明确：(1)通过观测不同处理辣椒幼苗的形态及生长指标，评估外源HRW对盐胁迫下辣椒生长抑制的缓解效应；(2)结合光合荧光特性、生理生化指标，分析HRW缓解辣椒幼苗盐胁迫的生理机制；(3)采用偏最小二乘回归模型(PLS)-变量重要性投影(VIP)分析和相关性分析，进一步明确HRW缓解辣椒盐胁迫的关键因子，以期为辣椒的设施高效栽培提供理论依据。

1　材料与方法

1.1　试验材料

试验辣椒品种为'杭椒1号'，种子购于杭州三江种业有限公司。NaCl(分析纯)购自西陇科学股份有限公司，HRW由制氢机(QPH-500H)以100 mL/min向5 L自来水中通入氢气30 min，将HRW质量浓度在延长通气时间后趋于稳定时的值定义为100%饱和HRW质量浓度(本研究测定为(1.4±

0.1) mg/L)。以自来水为溶剂,将上述100%饱和HRW稀释至50%,获得50% HRW。所有HRW溶液中的氢气质量浓度均使用便携式溶解氢检测仪(科迪达CT-8023)进行测量。

1.2 试验设计

挑选颗粒饱满、大小一致的辣椒种子,于50 ℃温汤中浸种20 min后放入人工气候室催芽,萌发后播种于72孔穴盘育苗。标准水肥管理,当幼苗达到2叶1心期,从中挑选形态、大小高度一致的健壮单株,小心定植于10 cm×10 cm×10 cm的营养钵中。定植后,将所有幼苗移入人工气候室恢复生长(缓苗)3 d后进行试验。试验设置CK、HRW、NaCl和NaCl+HRW 4个处理,其中在盐胁迫阶段(1~7 d):于第1,4天各浇灌1次,CK和HRW组浇灌100 mL自来水,NaCl和NaCl+HRW组浇灌100 mL 150 mmol/L NaCl溶液;HRW干预阶段(8~14 d):于第8,10,12,14天各浇灌1次,CK和NaCl组浇灌100 mL自来水,HRW和NaCl+HRW组浇灌100 mL 50% HRW溶液。所有处理辣椒幼苗均置于冠层光量子通量密度(PPFD)为200 μmol/(m^2·s)环境下。光周期为12 h光照/12 h黑暗,昼、夜温度分别设置为(26±1)和(24±1) ℃,相对湿度为(65±5)%。每处理设置3个重复,每重复包含20株辣椒,试验共进行14 d。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 植株表型指标 试验结束后,使用直尺测量株高和根长,用游标卡尺测量茎粗。采取1 cm^2网格法测定最大叶片的叶长、叶宽和叶面积。参考徐达等[10]的方法测定叶片相对含水量(RWC)。将植株分离为根、茎、叶,用电子天平分别称取各部分鲜质量,将鲜样于65 ℃烘箱中烘干至质量恒定(>72 h)后测定各部位干质量。根冠比=根干质量/(叶干质量+茎干质量),壮苗指数=(茎粗/株高+根干质量/(叶干质量+茎干质量))/(叶干质量+茎干质量+根干质量)。

1.3.2 光合荧光特性 试验结束后,选取辣椒植株从上至下第3至第4片完全展开的功能叶(每处理选取3株,共进行3次生物学重复)进行光合荧光特性的测定。采用体积分数96%乙醇溶液法测定叶片叶绿素a、叶绿素b、总叶绿素及类胡萝卜素含量,并计算叶绿素a/b[3]。参考王芽芽等[11]的方法,采用LI-6800便携式光合-荧光测量系统(LI-COR Biosciences,USA)测定叶片光合气体交换参数:净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间CO_2浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r)。叶绿素荧光参数测定:对叶片进行30 min暗适应处理后,使用仪器内置荧光模块测定并计算暗适应最大光化学效率(F_v/F_m)、PSⅡ实际光化学效率(ΦPSⅡ)、光化学淬灭系数(qP)、非光化学淬灭系数(NPQ)、有效光化学量子产量(F_v'/F_m')和电子传递效率(ETR)。

1.3.3 生理指标 参照潘媛媛等[12]的方法,测定根系活力(RV)以及叶片、根系的超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性和超氧阴离子($O_2^{\cdot-}$)含量。采用硫代巴比妥酸(TBA)法[3]测定叶片和根系的丙二醛(MDA)含量;采用Solarbio公司的过氧化氢(H_2O_2)含量检测试剂盒(BC3590,50T/48S)测定叶片和根系的过氧化氢含量。参考张韦钰等[13]的方法,采用电导率法测定叶片和根系的电解质外渗率(EL)。参考周凡博等[14]的方法,采用蒽酮-硫酸法测定叶片和根系的可溶性糖(SS)含量,采用考马斯亮蓝G-250法测定叶片和根系的可溶性蛋白(SP)含量,采用磺基水杨酸法-茚三酮显色法测定叶片和根系的脯氨酸(Pro)含量。每个处理3次生物学重复。

1.3.4 PLS-VIP分析 首先对测定的辣椒幼苗15个生长指标进行主成分分析(PCA),提取累计方差贡献率>85%的主成分,通过加权计算辣椒幼苗的生长指标综合得分(composite synthetic growth index,CSGI),将其作为后续分析的因变量(Y)。基于SIMCA 14.1分析平台,参考周凡博等[14]的方法建立PLS模型中的变量重要性投影(variable importance for projection,VIP),分析不同理化指标的VIP值与辣椒幼苗CSGI的关系,以决定系数(R^2)、累计预测率(Q^2)来评估PLS模型的性能,其中R^2_X和R^2_Y分别表示对X和Y矩阵的解释率,Q^2表示交叉模型的预测能力,理论上R^2和Q^2高于0.5较好,高于0.4即可接受,且两者差值需<0.2以避免过拟合。根据PLS模型中的VIP值以及CSGI与生理生化指标之间的关系,筛选VIP>1.0的指标作为外源HRW缓解辣椒幼苗生长的关键因子[15]。对VIP>1.0的生理指标与辣椒幼苗CSGI进行皮尔逊相关性分析(Pearson's correlation),对关键因子进行验证。

1.4 数据处理

用Microsoft Excel 2019对数据进行处理,数据均以"平均值±标准差"表示。通过SPSS 26.0进行

单因素方差分析（One-way ANOVA），采用 Duncan's 多重比较检验判定组间差异显著性（$P<0.05$）；使用 Origin 2022 绘制图表。

2　结果与分析

2.1　HRW 处理对盐胁迫下辣椒幼苗生长及根系活力的影响

如图 1 所示，处理 14 d 后，与 CK 相比，150 mmol/L NaCl 胁迫处理辣椒幼苗的生长受到了明显抑制；与 NaCl 相比，NaCl＋HRW 处理辣椒幼苗生长更优，可知 HRW 在一定程度上缓解了因 NaCl 造成的辣椒幼苗植株矮小的问题。

表 1 和表 2 及图 2 显示，与 CK 相比，NaCl 处理辣椒幼苗的株高、茎粗和根长分别显著降低了 15.99%，15.72%，25.94%，叶片鲜质量和干质量分别降低 20.50% 和 19.23%，根系鲜质量和干质量分别显著降低 17.67% 和 17.39%，叶长、叶宽、叶面积分别减少 23.89%，20.12%，35.47%，RWC 下降 9.78%，根冠比、壮苗指数和 RV 分别降低 10.33%，17.86%，35.50%。与 NaCl 处理相比，NaCl＋HRW 处理辣椒幼苗的根长显著提高了 10.16%，茎鲜质量显著提高了 18.50%，叶宽、叶面积和 RWC 分别显著提升了 10.65%，17.74%，10.58%，壮苗指数提高了 16.08%，根系活力显著提高了 19.35%。与 CK 相比，HRW 处理辣椒幼苗的株高、叶长、叶宽和叶面积分别显著提高了 12.41%，13.08%，11.60% 和 24.46%。可知，HRW 不仅能促进辣椒幼苗的生长，也可以缓解因 NaCl 胁迫而造成辣椒幼苗的生长抑制作用。

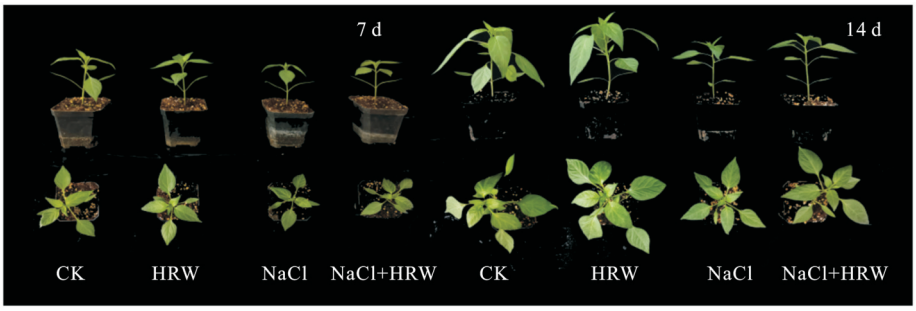


图 1　不同处理辣椒 7 和 14 d 表型的变化

Fig. 1　Phenotypic changes in pepper seedlings under different treatments at 7 and 14 d

表 1　HRW 对盐胁迫下辣椒幼苗生长的影响

Table 1　Effects of HRW treatment on growth of salt-stressed pepper seedlings

处理 Treatment	株高/cm Plant height	茎粗/mm Plant diameter	根长/cm Root length	叶长/cm Leaf length	叶宽/cm Leaf width	叶面积/cm² Leaf area	相对含水量/% Leaf relative water content
CK	15.63±1.36 b	3.18±0.04 ab	23.13±1.00 a	11.47±0.60 b	5.17±0.12 b	36.42±1.26 b	86.40±1.16 a
HRW	17.57±0.47 a	3.28±0.16 a	23.77±0.47 a	12.97±0.59 a	5.77±0.06 a	45.33±2.67 a	87.22±0.77 a
NaCl	13.13±1.00 c	2.68±0.18 c	17.13±0.45 c	8.73±0.57 c	4.13±0.12 d	23.50±1.00 d	77.95±2.28 b
NaCl＋HRW	14.57±0.50 bc	2.86±0.28 bc	18.87±0.67 b	9.27±0.68 c	4.57±0.12 c	27.67±2.18 c	86.20±4.12 a

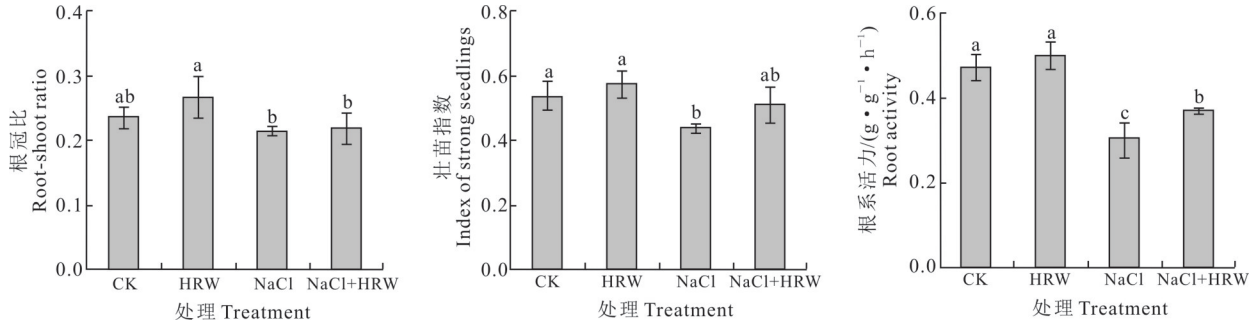
注：同列数据后标不同小写字母表示不同处理间存在显著差异（$P<0.05$）。下同。

Note: Different lowercase letters following values in the same column indicate significant differences among treatments ($P<0.05$). The same below.

表 2　HRW 对盐胁迫下辣椒幼苗生物量的影响

Table 2　Effects of HRW treatment on biomass of salt-stressed pepper seedlings　　g/株

处理 Treatment	鲜质量 Fresh weight			干质量 Dry weight		
	叶片 Leaf	茎部 Stem	根系 Root	叶片 Leaf	茎部 Stem	根系 Root
CK	8.34±0.79 ab	2.38±0.08 ab	3.00±0.20 ab	0.78±0.11 a	0.20±0.03 b	0.23±0.02 ab
HRW	8.97±0.65 a	2.31±0.12 b	3.29±0.19 a	0.79±0.08 a	0.22±0.04 ab	0.27±0.02 a
NaCl	6.63±0.57 c	2.27±0.28 b	2.47±0.09 c	0.63±0.02 b	0.24±0.04 ab	0.19±0.01 c
NaCl＋HRW	7.32±0.23 bc	2.69±0.11 a	2.72±0.14 bc	0.74±0.05 ab	0.27±0.13 a	0.22±0.03 bc



图柱上标不同小写字母表示不同处理间存在显著差异($P<0.05$)。下图同。

Different lowercase letters above bars indicate significant differences among treatments ($P<0.05$). The same below.

图2 HRW对盐胁迫下辣椒幼苗的根冠比、壮苗指数和根系活力的影响

Fig. 2 Effects of HRW treatment on root-shoot ratio, index of strong seedlings and root activity of pepper seedlings under salt stress

2.2 HRW处理对盐胁迫下辣椒幼苗叶片光合荧光特性的影响

HRW处理对盐胁迫下辣椒幼苗叶片光合荧光特性的影响如表3和表4所示。从表3和表4可以看出,与CK相比,NaCl处理辣椒幼苗叶片的叶绿素a、总叶绿素含量及叶绿素a/b分别显著下降16.34%,15.15%和11.28%,叶片P_n、T_r、C_i、G_s分别显著降低41.97%,72.35%,24.63%,78.01%。可知,盐胁迫会使植物的光合色素含量及光合速率降低。与NaCl处理相比,NaCl+HRW处理辣椒幼苗的叶绿素a、b和总叶绿素含量分别显著提高了18.75%,8.93%和17.86%,叶片的P_n、T_r、C_i、G_s分别增加了26.14%,35.35%,7.32%,41.06%。与CK相比,HRW处理辣椒幼苗叶片叶绿素a和总叶绿素含量分别显著提高了10.46%,9.96%,叶片T_r和G_s分别显著增加了8.38%和9.06%。可知盐胁迫条件下,外源施用HRW可以提高辣椒幼苗的叶绿素含量,对叶片光合气体交换参数的促进效果显著。

表3 HRW对盐胁迫下辣椒幼苗叶片叶绿素含量的影响

Table 3 Effects of HRW treatment on leaf chlorophyll content in salt-stressed pepper seedlings

处理 Treatment	叶绿素a含量/(mg·g⁻¹) Chlorophyll a content	叶绿素b含量/(mg·g⁻¹) Chlorophyll b content	类胡萝卜素含量/(mg·g⁻¹) Carotenoids content	总叶绿素含量/(mg·g⁻¹) Total chlorophyll content	叶绿素a/b Chlorophyll a/b
CK	1.53±0.06 b	0.60±0.01 ab	0.18±0.06 ab	2.31±0.04 b	2.57±0.10 a
HRW	1.69±0.01 a	0.64±0.00 a	0.21±0.01 a	2.54±0.01 a	2.66±0.01 a
NaCl	1.28±0.02 c	0.56±0.02 b	0.12±0.03 b	1.96±0.02 c	2.28±0.10 b
NaCl+HRW	1.52±0.03 b	0.61±0.04 a	0.17±0.03 ab	2.31±0.07 b	2.49±0.20 ab

表4 HRW对盐胁迫下辣椒幼苗光合气体交换参数的影响

Table 4 Effects of HRW treatment on photosynthetic gas exchange parameters in salt-stressed pepper seedlings

处理 Treatment	净光合速率/(μmol·m⁻²·s⁻¹) Net photosynthetic rate	蒸腾速率/(mmol·m⁻²·s⁻¹) Transpiration rate	胞间CO_2浓度/(μmol·mmol⁻¹) Intercellular CO_2 concentration	气孔导度/(mmol·m⁻²·s⁻¹) Stomatal conductance
CK	6.07±0.05 a	3.58±0.09 b	308.43±0.66 a	177.07±3.32 b
HRW	6.25±0.24 a	3.88±0.15 a	309.87±4.67 a	193.12±10.11 a
NaCl	3.52±0.16 c	0.99±0.16 d	232.46±1.94 a	38.94±6.92 d
NaCl+HRW	4.44±0.30 b	1.34±0.09 c	216.61±18.86 b	54.93±3.35 c

HRW对盐胁迫下辣椒幼苗叶绿素荧光参数的影响如表5所示。从表5可以看出,与CK相比,NaCl处理辣椒幼苗各叶绿素荧光参数差异显著,整体光合效率下降,其中F_v/F_m、ΦPSⅡ、qP、F_v'/F_m'、ETR分别降低了1.22%,21.43%,18.18%,4.92%,20.60%,而NPQ显著升高了13.13%。与NaCl处理相比,NaCl+HRW处理辣椒幼苗F_v/F_m、ΦPSⅡ、qP、F_v'/F_m'、ETR分别升高了1.23%,18.18%,16.67%,5.17%,12.93%,而NPQ显著降低了12.50%。与CK相比,HRW处理辣椒幼苗叶片的qP、ETR升高了9.09%和6.26%,而NPQ降低了7.58%。可知在盐胁迫条件下,施用HRW对辣椒幼苗叶绿素荧光参数的影响显著。

表 5　HRW 对盐胁迫下辣椒幼苗叶绿素荧光参数的影响

Table 5　Effects of HRW treatment on chlorophyll fluorescence parameters in salt-stressed pepper seedlings

处理 Treatment	最大光化学效率（F_v/F_m） Maximum photochemical efficiency	PSⅡ实际光化学效率（ΦPSⅡ） Actual photochemical efficiency	光化学猝灭系数（qP） Photochemical quenching coefficient	非光化学猝灭系数（NPQ） Non-photochemical quenching coefficient	有效光化学量子产量（F_v'/F_m'） Quantum yield of PSⅡ photochemistry	电子传递速率（ETR） Electron transport rate
CK	0.82±0.00 b	0.14±0.01 a	0.22±0.01 ab	1.98±0.06 b	0.61±0.01 a	58.94±3.08 ab
HRW	0.82±0.00 ab	0.14±0.01 a	0.24±0.03 a	1.83±0.03 c	0.62±0.00 a	62.63±4.05 a
NaCl	0.81±0.00 c	0.11±0.01 b	0.18±0.01 b	2.24±0.07 a	0.58±0.02 b	46.80±3.18 c
NaCl＋HRW	0.82±0.00 a	0.13±0.01 a	0.21±0.02 ab	1.96±0.06 b	0.61±0.01 a	52.85±3.68 bc

2.3　HRW 处理对盐胁迫下辣椒幼苗抗氧化酶系统与活性氧（ROS）的影响

如表 6 所示，与 CK 相比，NaCl 处理辣椒幼苗叶片的 SOD、POD、CAT 活性分别降低 21.70%，14.20%，14.25%，APX 活性升高 28.61%，根系 SOD、POD、CAT、APX 活性升高 32.06%，19.22%，32.77%，31.11%。与 NaCl 处理相比，NaCl＋HRW 处理辣椒幼苗叶片的 SOD、POD、CAT、APX 活性分别升高 8.60%，4.75%，9.00%，8.64%，根系 SOD、POD、CAT、APX 活性分别升高 7.16%，10.70%，14.60%，6.21%。与 CK 相比，HRW 处理辣椒幼苗根系的 POD 活性显著提高了 9.62%。

表 6　HRW 对盐胁迫下辣椒幼苗抗氧化酶活性的影响

Table 6　Effects of HRW treatment on antioxidant enzyme activities in salt-stressed pepper seedlings

处理 Treatment	超氧化物歧化酶活性/（U·g^{-1}·h^{-1}） SOD activity		过氧化物酶活性/（U·g^{-1}·min^{-1}） POD activity		过氧化氢酶活性/（U·g^{-1}·min^{-1}） CAT activity		抗坏血酸过氧化物酶活性/（U·g^{-1}·min^{-1}） APX activity	
	叶片 Leaf	根系 Root	叶片 Leaf	根系 Root	叶片 Leaf	根系 Root	叶片 Leaf	根系 Root
CK	1 118.21±10.81 a	212.90±3.85 c	508.23±14.68 a	2 833.97±62.85 d	275.15±5.13 a	52.45±2.34 c	3.60±0.23 c	4.79±0.27 c
HRW	1 131.00±51.95 a	227.59±9.43 c	518.44±12.32 a	3 106.57±56.56 c	277.88±8.88 a	54.10±1.65 c	3.79±0.16 c	4.99±0.08 c
NaCl	875.61±7.96 c	281.17±10.26 b	436.04±2.86 c	3 378.65±36.36 b	235.94±2.97 c	69.64±1.63 b	4.63±0.14 b	6.28±0.09 b
NaCl＋HRW	950.95±25.47 b	301.30±13.79 a	456.77±3.43 b	3 739.68±37.71 a	257.18±6.76 b	79.81±2.49 a	5.03±0.11 a	6.67±0.14 a

如表 7 所示，与 CK 相比，NaCl 处理辣椒幼苗叶片及根系 H_2O_2 含量显著升高 13.37%，19.03%，$O_2^{\cdot-}$ 含量显著升高 99.60%，96.42%。与 NaCl 处理相比，NaCl＋HRW 处理辣椒幼苗叶片及根系的 H_2O_2 含量分别下降了 16.71%，18.81%，$O_2^{\cdot-}$ 含量下降了 16.40%，15.50%。与 CK 相比，HRW 处理辣椒幼苗叶片及根系 H_2O_2、$O_2^{\cdot-}$ 含量虽然有所下降，但差异均不显著。可知在盐胁迫条件下，施用 HRW 对辣椒幼苗抗氧化酶活性及活性氧（ROS）的影响显著。

表 7　HRW 对盐胁迫下辣椒幼苗活性氧（ROS）和细胞膜系统稳定性的影响

Table 7　Effects of HRW treatment on reactive oxygen species (ROS) and cell membrane stability in salt-stressed pepper seedlings

处理 Treatment	过氧化氢含量/（μg·g^{-1}） H_2O_2 content		超氧阴离子含量/（μmol·g^{-1}） Superoxide anion content		丙二醛含量/（μmol·g^{-1}） Malondialdehyde content		电解质外渗率/% Electrolyte leakage rate	
	叶片 Leaf	根系 Root	叶片 Leaf	根系 Root	叶片 Leaf	根系 Root	叶片 Leaf	根系 Root
CK	58.87±1.27 bc	34.48±1.83 b	1.25±0.19 c	0.66±0.08 c	23.91±0.96 b	4.20±0.34 bc	13.35±0.82 b	44.22±0.62 b
HRW	56.53±1.37 c	32.52±1.48 b	1.16±0.06 c	0.59±0.05 c	21.74±2.23 b	3.73±0.46 c	13.39±1.36 b	41.37±1.09 c
NaCl	66.74±3.93 a	41.05±2.53 a	2.50±0.03 a	1.29±0.05 a	31.11±2.59 a	6.21±0.51 a	18.05±1.43 a	49.09±1.98 a
NaCl＋HRW	62.26±0.62 b	33.33±2.78 b	2.09±0.24 b	1.09±0.14 b	25.22±0.42 b	4.84±0.35 b	14.90±0.20 b	42.32±1.52 bc

2.4　HRW 处理对盐胁迫下辣椒幼苗细胞膜系统稳定性的影响

如表 7 所示，与 CK 相比，NaCl 处理辣椒幼苗叶片及根系的 MDA 含量分别显著增加了 30.11%，47.98%，EL 分别显著增加 35.21%，11.01%。可知盐胁迫会使植物细胞膜膜脂过氧化，细胞电解质外渗。与 NaCl 处理相比，NaCl＋HRW 处理辣椒幼苗叶片及根系的 MDA 含量分别显著下降了 19.06%，22.06%，EL 分别显著降低了 17.45%，13.79%。与 CK 相比，HRW 处理辣椒幼苗根系的

EL显著降低了16.44%。可知施用HRW可以减少盐胁迫下辣椒幼苗细胞的电解质外渗,缓解细胞膜膜脂过氧化,减轻氧化损伤。

2.5 HRW处理对盐胁迫下辣椒幼苗渗透调节与代谢物质的影响

如图3所示,与CK相比,NaCl处理辣椒幼苗的渗透调节物质含量差异显著,其中叶片Pro含量增加了109.94%,SP、SS含量分别降低了16.45%,19.62%;根系Pro含量增加了300.37%,SP、SS含量降低了31.24%,24.18%。与NaCl处理相比,NaCl+HRW处理辣椒幼苗叶片Pro、SP、SS含量分别提高了17.05%,12.99%,16.00%,根系SS、SP、Pro含量分别提高了14.29%,23.53%,17.05%。与CK相比,HRW处理辣椒幼苗叶片SP含量显著提高了15.09%;根系Pro含量显著降低了29.86%,SP含量显著提高了18.00%。可知在盐胁迫条件下,HRW通过提高辣椒幼苗渗透调节物质含量,维持细胞渗透平衡,增强其抗逆能力。

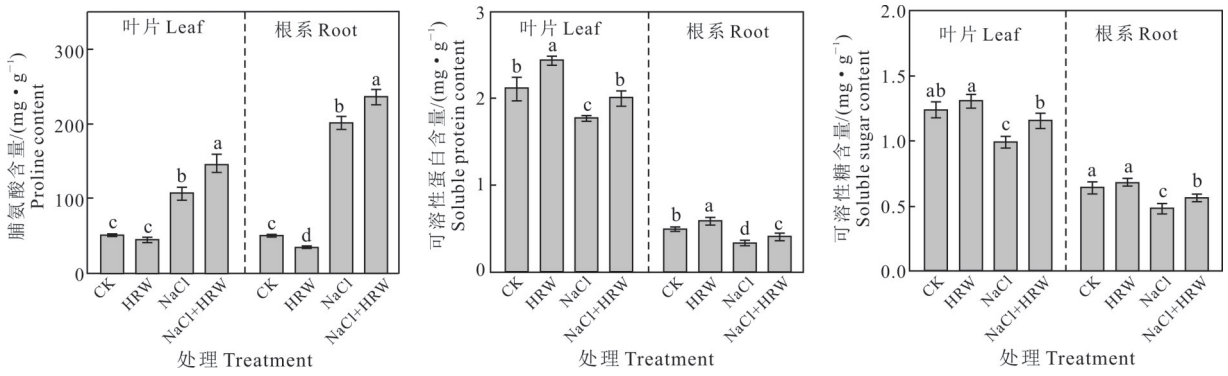


图3 HRW对盐胁迫下辣椒幼苗渗透调节与代谢物质的影响

Fig. 3 Effects of HRW treatment on osmotic adjustment and metabolic substances in salt-stressed pepper seedlings

2.6 HRW缓解盐胁迫下辣椒的关键调控因子筛选

在明确HRW对盐胁迫下辣椒幼苗的生长及生理生化影响后,对测定的15个辣椒幼苗生长指标进行主成分分析,结果如表8所示。

表8 HRW对盐胁迫辣椒幼苗生长指标影响的主成分分析及方差解释

Table 8 PCA and variance explanation of HRW's effects on growth indicators of pepper seedlings under salt stress

指标 Index	主成分1 PC1	主成分2 PC2	主成分3 PC3	指标 Index	主成分1 PC1	主成分2 PC2	主成分3 PC3
株高 Plant height	0.923	0.098	0.124	壮苗指数 Index of strong seedlings	0.886	0.285	0.293
茎粗 Stem diameter	0.879	−0.048	0.037	根冠比 Root-shoot ratio	0.735	−0.297	0.399
根长 Root length	0.922	−0.255	−0.175	叶长 Leaf length	0.932	−0.285	−0.078
叶鲜质量 Leaf fresh weight	0.915	0.131	0.035	叶宽 Leaf width	0.904	0.021	−0.346
茎鲜质量 Stem fresh weight	−0.050	0.876	−0.304	叶面积 Leaf area	0.946	−0.170	−0.162
根鲜质量 Root fresh weight	0.959	0.128	0.149	叶片相对含水量 Leaf relative water content	0.715	0.233	−0.500
叶干质量 Leaf dry weight	0.727	0.370	−0.081	特征值 Eigenvalue	10.093	2.167	1.018
茎干质量 Stem dry weight	−0.301	0.879	0.288	方差贡献率/% Variance contribution rate	67.289	14.444	6.785
根干质量 Root dry weight	0.906	0.211	0.344	累计方差贡献率/% Cumulative variance contribution rate	67.289	81.733	88.518

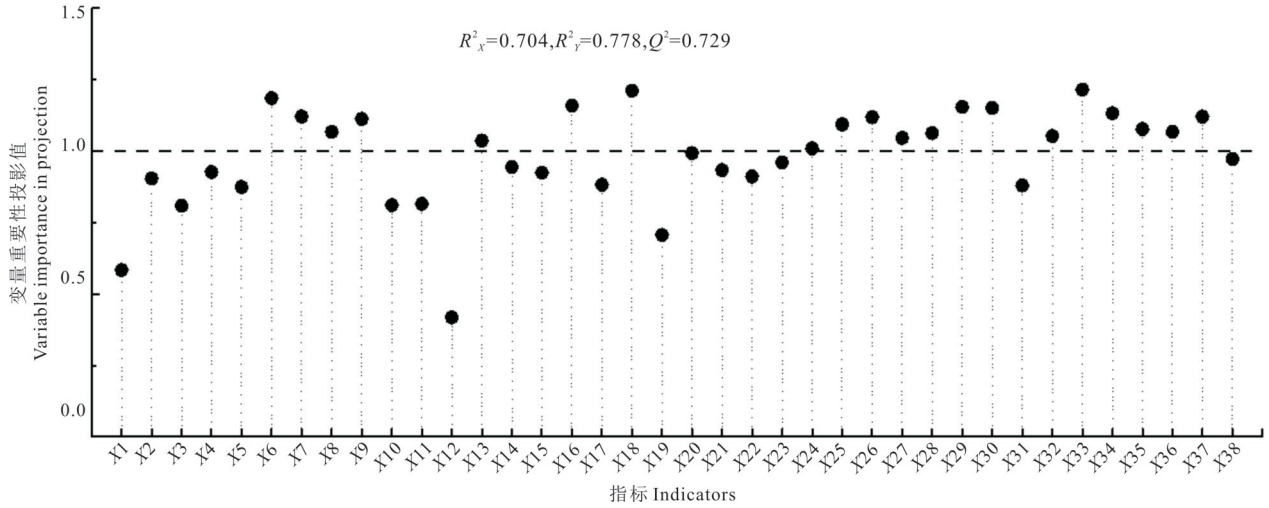
表8中,前3个主成分的累计方差贡献率达88.518%,且前3个主成分的特征值均大于1,所以前3个主成分可以代表大部分生长指标信息。在此基础上,首先根据每个主成分得分与对应的方差贡献率的乘积之和,可得到不同处理辣椒生长指标的综合得分(CSGI)(表9),以其表示辣椒整株生长状态;然后利用PLS-VIP模型分析所测定的不同理化指标(自变量X)与辣椒CSGI(因变量Y)的关系,计算各个理化指标的VIP,结果见图4。由图4可以看出,所构建的PLS模型非常稳定和准确,模型中共有20个指标VIP值大于1,其中叶片SP的VIP值最大,确定其为外源HRW缓解盐胁迫下辣椒幼苗生

长的主要调控因子。

表 9　不同处理辣椒幼苗的生长指标综合得分

Table 9　Comprehensive scores of growth indicators for pepper seedlings under different treatments

处理 Treatment	主成分得分 Principal component score			综合得分(Y) Composite score	处理 Treatment	主成分得分 Principal component score			综合得分(Y) Composite score
	Y_1	Y_2	Y_3			Y_1	Y_2	Y_3	
CK	1.398	0.125	0.405	0.645	NaCl	−4.067	−0.777	0.530	−2.489
HRW	3.890	−0.390	0.303	2.767	NaCl+HRW	−1.350	1.670	−0.370	−0.918



$X1$～$X38$分别表示叶绿素a、叶绿素b、类胡萝卜素、总叶绿素、叶绿素a/b、净光合速率、蒸腾速率、胞间二氧化碳浓度、气孔导度、最大光化学效率、PSⅡ实际光化学效率、光化学猝灭系数、非光化学猝灭系数、有效光化学量子产量、电子传递速率、叶片超氧化物歧化酶活性、根系超氧化物歧化酶活性、叶片过氧化物酶活性、根系过氧化物酶活性、叶片过氧化氢酶活性、根系过氧化氢酶活性、叶片抗坏血酸过氧化物酶活性、根系抗坏血酸过氧化物酶活性、叶片丙二醛含量、根系丙二醛含量、叶片过氧化氢含量、根系过氧化氢含量、叶片超氧阴离子含量、根系超氧阴离子含量、根系活力、叶片脯氨酸含量、根系脯氨酸含量、叶片可溶性蛋白含量、根系可溶性蛋白含量、叶片可溶性糖含量、根系可溶性糖含量、叶片电解质外渗率和根系电解质外渗率。R^2_X表示对$\boldsymbol{X}$矩阵的解释率，R^2_Y表示对$\boldsymbol{Y}$矩阵的解释率，Q^2表示交叉模型的预测能力。下同。

$X1-X38$ represent chlorophyll a, chlorophyll b, carotenoids, total chlorophyll, chlorophyll a/b, P_n, T_r, C_i, G_s, F_v/F_m, ΦPSⅡ, qP, NPQ, F_v'/F_m', ETR, leaf SOD activity, root SOD activity, leaf POD activity, root POD activity, leaf CAT activity, root CAT activity, leaf APX activity, root APX activity, leaf malondialdehyde content, root malondialdehyde content, leaf hydrogen peroxide content, root hydrogen peroxide content, leaf superoxide anion content, root superoxide anion content, root activity, leaf proline content, root proline content, leaf soluble protein content, root soluble protein content, leaf soluble sugar content, root soluble sugar content, leaf electrolyte leakage, root electrolyte leakage. R^2_X represents the explanatory rate of matrix $\boldsymbol{X}$, R^2_Y represents the explanatory rate of matrix $\boldsymbol{Y}$, and Q^2 indicates the predictive ability of the cross-validation model. The same below.

图 4　基于PLS模型的辣椒幼苗各生理指标的变量重要性投影值（VIP）

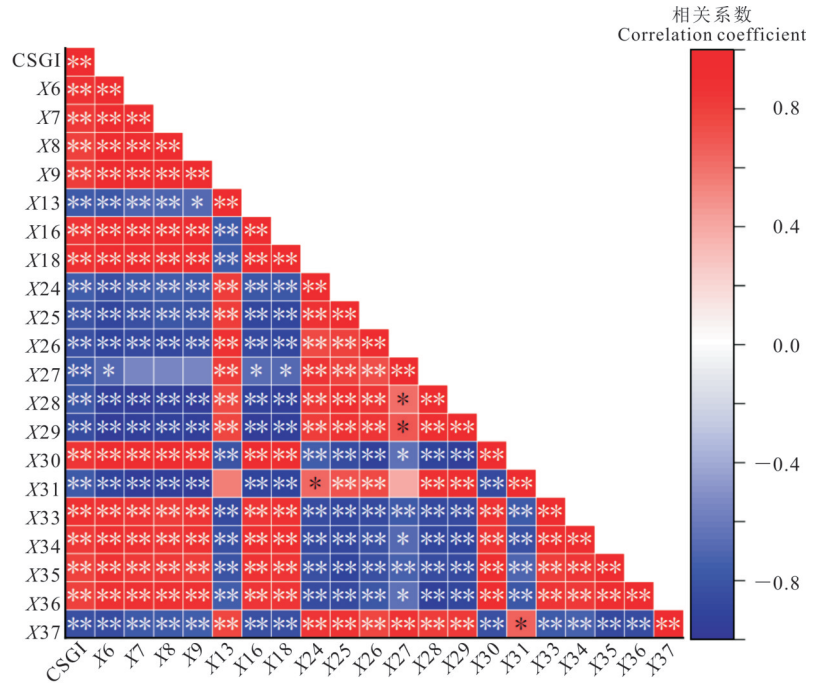
Fig. 4　VIP values for physiological indicators of pepper seedlings based on the PLS model

在PLS-VIP分析的基础上，将模型中VIP值大于1的20个指标与CSGI进行相关性分析，结果（图5）显示，CSGI与光合性能有关参数、叶片SOD和POD、RV以及叶片及根系SS和SP呈正相关，与NPQ、叶片Pro和EL以及叶片及根系MDA、H_2O_2和$O_2^{\cdot-}$呈负相关。SP是重要的渗透调节指标，也是PLS-VIP分析中最具有影响力的指标，SP与CSGI相关程度最高；SP与MDA、H_2O_2、$O_2^{\cdot-}$呈显著负相关，与光合指标和气体交换参数呈极显著正相关，说明SP等渗透调节物质可以调节辣椒幼苗细胞渗透势，有利于ROS的清除，从而稳定维持叶片的光合作用。

3　讨　论

研究发现，盐胁迫会使辣椒幼苗株高、根长显著降低[2]，叶片甚至会出现严重萎蔫、卷曲和黄化症状，并且随着盐浓度的升高，以上症状会进一步加剧[16]。本试验发现，HRW对盐胁迫条件下辣椒幼苗的株高、根长、根干鲜质量均有显著的促进作用，这与武泉栋等[17]在绿豆幼苗上的研究结果相似。HRW对盐胁迫下辣椒幼苗叶片的叶长、叶宽、叶面积及叶片的相对含水量具有显著的促进作用，这与WANG等[18]关于HRW对盐胁迫下草莓幼苗叶片相对含水量的影响结果一致。本试验发现，盐胁迫

影响了辣椒幼苗根系的正常生长,使根系活力降低,而HRW可以显著提高其根系活力,这与YE等[19]关于HRW增强盐胁迫下番茄幼苗根系活力的研究结果一致。



CSGI. 生长指数综合得分。红色表示正相关,蓝色表示负相关。*、**分别表示在$P<0.05$和$P<0.01$水平呈显著与极显著相关。

CSGI. Composite synthetic growth index. Red color indicates positive correlation and blue color indicates negative correlation. *,** denote significant correlations at $P<0.05$ and $P<0.01$ levels, respectively.

图5 VIP值大于1的辣椒幼苗各生理指标与CSGI的相关性

Fig. 5 Correlations between CSGI and all physiological indicators of pepper seedlings with VIP values >1

HRW处理可以提高叶片捕获及转化光能的作用,从而促进植物生长发育[20]。研究表明,75% HRW依赖脱落酸(ABA)信号通路,通过上调ABA合成关键酶活性和基因表达,促进内源ABA积累,进而改善光合效率,显著提高了干旱胁迫下番茄幼苗的P_n、G_s和T_r[21]。植物受到盐胁迫后,过量的Na^+和Cl^-积累会破坏叶绿体结构,干扰光合色素的合成与稳定性,抑制光系统PSⅡ活性,显著降低PSⅡ最大光化学效率(F_v/F_m),对水分、营养成分吸收不足,导致气孔关闭,降低CO_2供应,降低Rubisco酶活性,产生ROS,损害光合膜系统,破坏D1蛋白的周转与修复,致使植物的光合作用能力减弱[22]。本研究发现,盐胁迫下,辣椒幼苗的叶绿素含量会显著降低,HRW可以使盐胁迫下辣椒幼苗叶绿素含量显著升高,这可能是因为HRW激活了叶绿素合成通路,稳定光合膜系统,从而保护其体内的光合机构,提高叶绿素含量,这与武泉栋等[17]在绿豆幼苗上的研究结果一致。本研究中,HRW可以使盐胁迫下的辣椒幼苗P_n、T_r和G_s显著提高,C_i显著降低,可能是因为HRW处理促进辣椒幼苗叶片气孔打开,加速了叶片与外界CO_2交换速度,从而降低盐胁迫对辣椒幼苗的伤害,这与郑瑜玮[23]关于HRW调控番茄幼苗耐低温性时所测得的光合参数结果一致。盐胁迫通过ROS积累和离子失衡抑制叶绿素荧光特性,而HRW通过减少氧化损伤和维持离子稳态的双重作用有效缓解了盐胁迫的影响[24]。本研究结果表明,HRW提高了盐胁迫下辣椒的F_v/F_m、ΦPSⅡ、F_v'/F_m'和ETR,而降低NPQ,这与潘妮[20]分析的镉胁迫下HRW对草莓叶绿素荧光参数影响的研究结果基本一致。

盐胁迫诱导辣椒体内过量产生$O_2^{\cdot-}$和H_2O_2,导致ROS积累,使细胞膜脂过氧化,表现为MDA含量和相对电导率升高[24]。本研究中,盐胁迫下,辣椒的SOD、POD和CAT活性显著下降,削弱清除ROS能力,而HRW可以提高盐胁迫下辣椒幼苗叶片及根系的抗氧化酶(SOD、POD、CAT、APX)活性。这与YAN等[25]得到的HRW处理能够显著增加干旱胁迫下番茄幼苗抗氧化酶活性的研究结果基本一致。研究表明,盐胁迫条件下,外源施用HRW可以减少MDA、H_2O_2及$O_2^{\cdot-}$的积累[11],这与本研究结果一致,说明外源HRW降低了盐胁迫条件下辣椒幼苗细胞膜损伤及抑制ROS的积累。研究

表明，通过添加外源物质可以诱导植物幼苗产生和积累渗透调节物质，从而降低细胞渗透势，维持细胞的持水保水能力，缓解了盐胁迫带来的干旱胁迫伤害[26]。本研究也发现，HRW 可以显著提高盐胁迫下辣椒 Pro、SS 和 SP 的合成与积累，维持细胞渗透平衡。

4　结　论

本研究分析了外源 HRW 对盐胁迫下辣椒幼苗生长及生理指标的影响，结果发现，HRW 能促进盐胁迫下辣椒幼苗的生长，增加 Pro、SS 和 SP 等渗透调节物质含量，提高抗氧化酶（SOD、POD、CAT、APX）活性，缓解氧化损伤；同时通过降低 NPQ 以及提高 G_s、C_i 及 T_r，从而提高辣椒幼苗的 P_n，缓解盐胁迫对辣椒幼苗的生长抑制，其中叶片 SP 是最主要的调控因子。

[参考文献]

[1] 马康宁，高飞彪，张泽玉，等. 外源 MeJA 对温室越冬辣椒果实成熟及品质的影响[J]. 江西农业大学学报，2025，47(2)：336-348.
MA K N，GAO F B，ZHANG Z Y，et al. Effects of exogenous MeJA on fruit ripening and quality of overwintering pepper in greenhouse [J]. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis，2025，47(2)：336-348.

[2] 胡华冉，杜磊，张芮豪，等. 辣椒适应非生物胁迫的研究进展[J]. 生物技术通报，2022，38(12)：58-72.
HU H R，DU L，ZHANG R H，et al. Research progress in the adaptation of hot pepper (*Capsicum annuum* L.) to abiotic stress[J]. Biotechnology Bulletin，2022，38(12)：58-72.

[3] 高伟，席克勇，尹军良，等. 外源 SiNPs 对盐胁迫下生姜幼苗生长和生理特性的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版)，2023，51(9)：109-118.
GAO W，XI K Y，YIN J L，et al. Effects of exogenous silicon nanoparticles on growth and physiological characteristics of ginger seedlings under salt stress [J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition)，2023，51(9)：109-118.

[4] ZUO X X，WANG J，CAO S F，et al. Research progress of hydrogen rich water in preservation of postharvest horticultural products：a review[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry，2025，73(16)：9478-9488.

[5] SUN Y N，QIU W Y，FANG X Q，et al. Hydrogen-rich water treatment of fresh-cut kiwifruit with slightly acidic electrolytic water：influence on antioxidant metabolism and cell wall stability [J]. Foods，2023，12(2)：426.

[6] GUAN Q，DING X W，JIANG R，et al. Effects of hydrogen-rich water on the nutrient composition and antioxidative characteristics of sprouted black barley [J]. Food Chemistry，2019，299：125095.

[7] 李湘妮，张晶，刘诗华，等. 富氢水岩棉培对樱桃番茄耐盐性及产量品质的影响[J]. 农业科技通讯，2022(12)：154-158.
LI X N，ZHANG J，LIU S H，et al. Effects of hydrogen-rich water rock wool culture on salt tolerance，yield and quality of cherry tomato [J]. Bulletin of Agricultural Science and Technology，2022(12)：154-158.

[8] 田婧芸，杨利艳，王创云，等. 外源氢气对玉米幼苗耐盐性的影响[J]. 湖南师范大学自然科学学报，2018，41(6)：23-30.
TIAN J Y，YANG L Y，WANG C Y，et al. Impacts of exogenous H_2 on salt tolerance of maize seedlings [J]. Journal of Natural Science of Hunan Normal University，2018，41(6)：23-30.

[9] XU S，ZHU S S，JIANG Y L，et al. Hydrogen-rich water alleviates salt stress in rice during seed germination [J]. Plant and Soil，2013，370(1)：47-57.

[10] 徐达，闫航，胡佳未，等. 育苗基质配比及育苗方式对辣椒成苗的影响[J]. 江西农业大学学报，2023，45(6)：1370-1384.
XU D，YAN H，HU J W，et al. Effect of seedling substrate ratio and seedling raising method on pepper seedling [J]. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis，2023，45(6)：1370-1384.

[11] 王芽芽，张帆，石玉，等. 不同 R/FR 比值对双断根西瓜嫁接苗生理及光合荧光特性的影响[J]. 中国农业大学学报，2024，29(3)：87-98.
WANG Y Y，ZHANG F，SHI Y，et al. Effects of different R/FR ratios on physiological and photosynthetic fluorescence characteristics of double-rootcutting grafted watermelon seedlings [J]. Journal of China Agricultural University，2024，29(3)：87-98.

[12] 潘媛媛，张毅，石玉，等. 外源亚精胺对等渗盐胁迫下番茄幼苗抗氧化系统的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版)，2019，47(3)：57-66.
PAN Y Y，ZHANG Y，SHI Y，et al. Effects of exogenous spermidine on antioxidant system of tomato seedlings under isotonic salt stress [J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition)，2019，47(3)：57-66.

[13] 张韦钰，王春勇，杜红梅. 富氢水对草地早熟禾耐盐性的影响以及与抗氧化酶活性的关系[J]. 草地学报，2021，29(7)：1436-1445.
ZHANG W Y，WANG C Y，DU H M. Effects of hydrogen-rich water on salt-tolerance of Kentucky bluegrass and antioxidant enzymes activity [J]. Acta Agrestia Sinica，2021，29(7)：1436-1445.

[14] 周凡博，刘玉民，刘亚敏，等. 外源茉莉酸甲酯对红椿苗木干旱损伤的缓解作用及生理机制[J]. 林业科学，2024，60(12)：58-71.
ZHOU F B，LIU Y M，LIU Y M，et al. Alleviation effect and physiological mechanism of exogenous methyl jasmonate on drought damage of to *Toona ciliata* seedlings[J]. Scientia Silvae Sinicae，2024，60(12)：58-71.

[15] LI L T，GUO B L，FENG C C，et al. Growth，physiological，and temperature characteristics in Chinese cabbage pakchoi as

affected by Cd-stressed conditions and identifying its main controlling factors using PLS model[J]. BMC Plant Biology, 2022,22(1):571.

[16] ZHAO J, HUANG M, LIU J, et al. Pepper (*Capsicum annuum* L.) AP2/ERF transcription factor, CaERF2 enhances salt stress tolerance through ROS scavenging[J]. Theoretical and Applied Genetics,2025,138(2):44.

[17] 武泉栋,姚玲,崔健,等. 外源富氢水对盐胁迫下绿豆幼苗生长的影响[J]. 土壤通报,2024,55(4):1014-1021.
WU Q D, YAO L, CUI J, et al. Effects of exogenous hydrogen-rich water on the growth of mung bean seedlings under salt stress[J]. Chinese Journal of Soil Science, 2024, 55(4): 1014-1021.

[18] WANG R Y, YANG X J, CHI Y W, et al. Regulation of hydrogen rich water on strawberry seedlings and root endophytic bacteria under salt stress[J]. Frontiers in Plant Science, 2024, 15:1497362.

[19] YE F J, FANG H, FENG L, et al. Hydrogen-rich water enhanced salt tolerance in tomato seedlings by regulating strigolactone biosynthesis genes *SlMAX1* and *SlD27*[J]. Plant Soil, 2025,507:729-747.

[20] 潘妮. 富氢水对草莓镉胁迫下光合作用的影响[D]. 南京:南京农业大学,2022.
PAN N. Effects of hydrogen-rich water on photosynthesis of strawberry under cadmium stress[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University,2022.

[21] YAN M, YAO Y D, MOU K P, et al. The involvement of abscisic acid in hydrogen gas-enhanced drought resistance in tomato seedlings[J]. Scientia Horticulturae, 2022, 292:110631.

[22] XU J M, XU Y, WANG Y X, et al. Exogenous salicylic acid improves photosynthetic and antioxidant capacities and alleviates adverse effects of cherry rootstocks under salt stress[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2024, 43(5):1428-1446.

[23] 郑瑜玮. 富氢水调控番茄幼苗耐低温性的初步研究[D]. 沈阳:沈阳农业大学,2023.
ZHENG Y W. Preliminary study on hydrogen-rich water regulating low temperature tolerance of tomato seedlings [D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2023.

[24] WU Q, SU N N, SHABALA L, et al. Understanding the mechanistic basis of ameliorating effects of hydrogen rich water on salinity tolerance in barley[J]. Environmental and Experimental Botany, 2020, 177:104136.

[25] YAN M, YAO Y D, MOU K P, et al. Involvement of abscisic acid in hydrogen gas-enhanced drought resistance by improving antioxidant enzyme activity and gene expression in tomato seedlings[J]. Scientia Horticulturae, 2022, 292:110631.

[26] 王淑娟,李琳娜,王晓丽,等. 外源24-表油菜素内酯(EBR)对盐胁迫下枸杞幼苗生理特性的影响[J]. 华北农学报,2025,40(2):98-106.
WANG S J, LI L N, WANG X L, et al. The effect of exogenous 24-epibrassinolide(EBR)on the physiological characteristics of *Lycium barbarum* seedlings under salt stress[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2025, 40(2):98-106.

(责任编辑:李小平)

(上接第77页)

[13] 梁尧,蔡红光,袁静超,等. 深松结合不同施肥方式对春玉米根系时空分布特征的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2019,47(6):31-40.
LIANG Y, CAI H G, YUAN J C, et al. Effects of subsoiling combined with different fertilization methods on spatiotemporal distribution characteristics of spring maize roots[J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2019,47(6):31-40.

[14] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3版. 北京:中国农业大学出版社,2000.
BAO S D. Soil agrochemical analysis[M]. 3rd ed. Beijing: China Agricultural University Press, 2000.

[15] 肖继兵,孙占祥,杨久廷,等. 半干旱区中耕深松对土壤水分和作物产量的影响[J]. 土壤通报,2011,42(3):709-714.
XIAO J B, SUN Z X, YANG J T, et al. Effects of intertillage subsoiling on soil moisture and crop yield in semi-arid region [J]. Chinese Journal of Soil Science, 2011, 42(3):709-714.

[16] 李荣,闫慧芳,张龙,等. 不同耕作措施对宁夏地区土壤物理性质及作物产量的影响[J]. 中国农业科学,2023,56(18):3543-3555.
LI R, YAN H F, ZHANG L, et al. Effects of different tillage measures on soil physical properties and crop yield in Ningxia region[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2023, 56(18): 3543-3555.

[17] KUANG N K, TAN C D, HAN H F, et al. Effects of sub-soiling before winter wheat on water consumption characteristics and yield of summer maize on the North China Plain[J]. Agricultural Water Management, 2020, 227:105786.

[18] 马君,王静,李春艳,等. 深松深度对棉花冠层光合特征及产量的影响[J]. 新疆农业科学,2023,60(12):2878-2884.
MA J, WANG J, LI C Y, et al. Effects of subsoiling depth on canopy photosynthetic characteristics and yield of cotton[J]. Xinjiang Agricultural Sciences, 2023, 60(12):2878-2884.

[19] 张宸,梁悦,殷昊,等. 氮肥形态和品种对棉花根系形态与氮素积累的影响[J]. 新疆农业科学,2023,60(4):823-831.
ZHANG C, LIANG Y, YIN H, et al. Effects of nitrogen form and variety on root morphology and nitrogen accumulation in cotton [J]. Xinjiang Agricultural Sciences, 2023, 60 (4): 823-831.

(责任编辑:李小平)