

刘 铎,王 拯,李 平,等. 小麦对盐碱胁迫响应及耐盐碱调控技术研究进展[J]. 江苏农业学报,2024,40(10): 1970-1975.
doi:10.3969/j.issn.1000-4440.2024.10.022

小麦对盐碱胁迫响应及耐盐碱调控技术研究进展

刘 铎^{1,2}, 王 拯¹, 李 平², 姜鸿耀¹, 陈兆波¹

(1.北京农林科学院杂交小麦研究所,北京 100097; 2.中国农业科学院农田灌溉研究所,河南 新乡 453002)

摘要: 盐碱胁迫是自然界中非常重要的非生物胁迫因子,它严重制约小麦生长发育进而影响产量。本文从生长发育、光合作用、渗透调节、离子平衡、抗氧化调节、产量等方面系统综述了小麦对盐碱胁迫的响应机制,并且介绍部分小麦耐盐碱调控技术措施,以期培育优质、高产和耐盐碱性强的麦新品种及综合高效开发利用盐碱地提供理论支撑。

关键词: 盐碱胁迫; 小麦; 响应; 调控

中图分类号: S512.1 文献标识码: A 文章编号: 1000-4440(2024)10-1970-06

Advances in response of wheat to saline-alkali stress and saline-alkali tolerance regulation technology

LIU Duo^{1,2}, WANG Zheng¹, LI Ping², LOU Hongyao¹, CHEN Zhaobo¹

(1.Institute of Hybrid Wheat, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing 100097, China; 2.Institute of Farmland Irrigation, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Xinxiang 453002, China)

Abstract: Saline-alkali stress is a very important abiotic stress limiting factor in nature, which severely restricts the growth and development of wheat, thus affecting the yield. In this paper, the mechanism of wheat response to saline-alkali stress was systematically summarized from the aspects of growth and development, photosynthesis, osmotic regulation, ion balance, antioxidant regulation and yield, and some technical measures for regulating saline-alkali tolerance of wheat were introduced. The purpose was to provide theoretical support for cultivating new wheat varieties with high quality, high yield and strong saline-alkali tolerance, and comprehensively and efficiently developing and utilizing saline-alkali land.

Key words: saline-alkali stress; wheat; response; regulation

小麦(*Triticum aestivum* L.)是重要的口粮作物,对保障国家粮食安全至关重要^[1]。自然环境中盐碱胁迫是一种非常重要的植物非生物胁迫因子,小麦属于甜土植物,尤其种子萌发和幼苗生长关键期,盐碱胁迫会严重抑制小麦种子萌发和幼苗生长,最终降低

小麦产量,威胁粮食安全。由于全球环境变化加剧和农业生产中不合理的灌溉方式等因素影响,土地盐碱化程度日益加深^[2]。因此,深入研究并揭示小麦耐盐碱机理,对于中国农业可持续发展,保障国家粮食安全具有重要意义。本文对近几年国内外学者进行的盐碱胁迫对小麦影响的研究成果进行综合概述,旨在为小麦耐盐碱种质资源发掘以及关于小麦适应盐碱胁迫机理研究和盐碱地资源综合高效利用提供参考。

1 盐碱胁迫对小麦生长发育的影响

盐碱胁迫对植物危害最直观的体现是抑制植物

收稿日期:2024-06-03

基金项目:北京市农林科学院科技创新能力建设专项(KJCX20240103)

作者简介:刘 铎(1991-),男,甘肃靖远人,博士,助理研究员,研究方向为植物耐盐碱生理。(E-mail)ld258825@126.com

通讯作者:陈兆波,(E-mail)chzhaobo@126.com;王 拯,(E-mail)wangzhengpp@126.com

生长和发育。主要表现为对植物种子萌发期、苗期和全生育期都会产生影响。

1.1 盐碱胁迫对小麦种子萌发的影响

种子萌发期是植物从生命活动相对静止到生理生化活跃的转变期,是植物生长发育的关键时期,非常容易受到各种因素影响,尤其在盐碱胁迫环境下,植物种子萌发会受到严重抑制。王玉玲等^[3]研究发现,NaCl 胁迫条件下,8 个小麦主栽品种,随着 NaCl 浓度的增大,种子的萌发率、幼苗高度、根系长度、幼苗地上部鲜重及根部鲜重总体呈下降趋势。王志伟等^[4]研究发现,盐胁迫下小麦种子萌发过程中的发芽势和发芽率显著降低。李媛媛等^[5]以 283 份小麦种质资源为材料,进行盐碱胁迫发芽试验研究,发现中性盐胁迫下小麦胚芽长度、胚芽鲜重及胚芽干重变化幅度较大;碱性盐胁迫下小麦胚根长度、胚根鲜重及胚根干重变化幅度更大。进一步通过隶属函数值分析发现,盐胁迫与碱胁迫下小麦种子萌发各个性状之间相关性存在差异。由此可以看出,盐碱胁迫会对小麦种子正常发芽产生抑制作用,且对不同品种小麦种子发芽抑制作用不尽相同;盐胁迫与碱胁迫对小麦种子发芽的抑制作用存在差异。

1.2 盐碱胁迫对小麦苗期生长的影响

小麦幼苗期对盐碱胁迫极为敏感,是研究小麦耐盐碱性和进行小麦种质资源耐盐碱评价筛选的关键阶段^[6]。黄玲等^[7]以百农 4199 为研究对象分析盐胁迫对小麦苗期生长的影响发现,低浓度盐胁迫对小麦幼苗生长无影响甚至有促进作用,高浓度盐胁迫会抑制小麦幼苗的正常生长。主要表现为,相比于高浓度盐胁迫,对照和低盐浓度(50 mmol/L)盐胁迫下小麦幼苗的生物量、株高及相对生长率更高,小麦幼苗根系的总根长、总投影面积及总根表面积也有所增加。李双等^[8]以百农 889 和中国春为研究对象,分析盐胁迫对小麦幼苗生理生化和基因表达的影响,结果表明,中国春比百农 889 的失绿程度严重,细胞活性更高;中国春的电解质渗透率较百农 889 更高。转录组数据分析结果表明,相比于中国春,百农 889 上调差异表达基因 2 299 个,下调表达基因 2 527 个,差异表达基因 GO 富集分析结果表明,与质膜透性、光合作用及叶绿体相关的功能基因被显著富集。KEGG 富集分析结果表明,与植物次生代谢和激素信号相关通路被显著富集。由此可见,低浓度盐胁迫对小麦幼苗生长有促进作用,高浓

度盐胁迫会严重抑制小麦幼苗正常生长,且不同品种小麦幼苗在盐胁迫下生理生化表现不同,基因表达也不同。

1.3 盐碱胁迫对小麦全生育期生长及产量的影响

盐胁迫抑制作物生长,最终体现在影响作物产量上,小麦耐盐性研究,不仅要关注种子发芽期和苗期耐盐性状,更要关注对小麦产量的影响^[9]。陶荣荣等^[10]以 5 个春小麦品种进行试验发现,盐胁迫对不同品种小麦的花后生理特性及产量造成不同影响,盐胁迫下春小麦的叶面积指数、干物质积累量、茎蘖数、穗数、每穗粒数及千粒重都显著下降,其中穗数下降占据主导地位,其次是千粒重。苏寒等^[11]选取石麦 22 和小偃 60 2 个小麦品种,进行咸水灌溉试验,2 个品种减产程度不尽相同,但是总的减产趋势一致,株高、旗叶面积、地上生物量和地下生物量均显著下降,导致穗数和千粒重下降,进而产量下降。Siddiqui 等^[12]研究发现,盐胁迫下不同品种小麦产量各不相同,产量较高的品种主要表现为株高、分蘖数、叶面积、植株干重及每穗粒数都较高。小麦的产量与耐盐生理生化指标存在正相关关系,耐盐品种 Na^+ 含量和 Na^+ 含量与 K^+ 含量比值(Na^+ 含量/ K^+ 含量)比盐敏感品种较低, K^+ 含量和脯氨酸含量及各种抗氧化酶活性较高。综上所述,盐碱胁迫会对小麦整个生育期的生长都造成影响,从而影响小麦产量。

2 盐碱胁迫对小麦生理生化的影响

2.1 盐碱胁迫对小麦叶绿素含量的影响

植物叶绿素是植物进行光合作用的物质基础,植物叶片中叶绿素含量是衡量植物抗逆性的重要标准,盐碱胁迫会降低植物叶片叶绿素含量进而严重抑制植物正常的光合作用^[2]。钮力亚等^[13]研究发现,在 150 mmol/L NaCl 胁迫下,各个小麦品系的叶绿素含量都出现了下降,其中沧麦 6005 诱-2 和沧麦 6005 秃变化最小。孙芹等^[14]以冀麦 32、德抗 961、泰农 18 及师栾 02-1 4 个冬小麦品种为研究对象,发现盐胁迫下 4 个冬小麦品种的叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量以及总叶绿素含量,相比于对照均出现下降,其中冀麦 32 的叶绿素 a 含量和叶绿素 b 含量显著高于师栾 02-1 和泰农 18。由此可见,盐碱胁迫会引起小麦叶片叶绿素含量的降低,从而抑制小麦光合作用,不同小麦品种的叶绿素降低量有差异。

2.2 盐碱胁迫对小麦光合作用的影响

植物光合作用为生长发育提供了物质和能量基础,盐碱胁迫下过多的 Na^+ 会对植物体内蛋白质造成损伤,抑制相关酶活性,进而影响植物正常光合作用^[2]。同样,小麦的正常光合作用也会受到盐碱胁迫的严重抑制^[15]。邓肖等^[16]以冬小麦品种德抗 961 和师栾 02-1 为试验材料进行盐胁迫试验发现,小麦幼苗的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)均下降,且随着盐浓度的增大而下降幅度增大,但胞间二氧化碳浓度(C_i)却升高;并且相比于耐盐性强的德抗 961,师栾 02-1 各个指标变化幅度更大。由此可以看出,盐胁迫会抑制小麦正常的光合作用,并且对不同品种小麦的光合作用的抑制程度存在差异,进一步通过有关转录组数据分析发现,盐胁迫下德抗 961 和师栾 02-1 存在大量差异表达基因。通过 KEGG 富集分析发现,差异表达基因主要富集在糖类物质合成、辅酶运输、氨基酸合成及植物病原物作用方面。通过 GO 富集分析发现,差异表达基因主要集中在细胞过程、信号传递及膜结构建立等方面。由此可见,盐胁迫下不同品种小麦光合作用有差异,可能和相关物质合成、信号传导及膜结构等有很大关系。

2.3 盐碱胁迫对小麦渗透调节的影响

当土壤中盐离子含量过高时,就会引起土壤渗透势下降,进而使植物吸水困难,造成植物生理性干旱。植物为了应对盐碱环境引起的渗透胁迫,主要通过吸收其他有益离子或者体内自身合成有机渗透调节物质来降低渗透势,防止植物体内过多水分流失,达到抵御渗透胁迫的目的^[17-18]。张娅等^[19]以西早 3 号幼苗为试验材料进行盐胁迫试验,在 150 mmol NaCl 胁迫下,幼苗叶片中的脯氨酸含量、可溶性糖含量及可溶性蛋白质含量均上升。李琼等^[20]以陇春 27 为试验材料研究发现,NaCl 胁迫会导致小麦幼苗根系中脯氨酸含量、可溶性糖含量及可溶性蛋白质含量增加。但也有研究结果表明,在 NaCl 胁迫处理下,HD3 和 MBB 2 种小麦幼苗叶片中脯氨酸含量会显著上升,但在根系中脯氨酸含量变化不明显,同样 2 种小麦的脯氨酸关键调控基因 *P5CS* 也在叶片中过量表达,而在根系中表达变化不明显^[21]。有研究结果表明,高盐胁迫下,小麦幼苗体内可溶性蛋白质含量会增加,其中叶片中可溶性蛋白质含量最高;随着胁迫时间延长,茎和叶片中可溶

性蛋白质含量平稳增加,而根系中可溶性蛋白质含量急剧增加,超过 48 h 又急剧下降^[22]。由此可见,盐胁迫条件下,小麦不同部位渗透调节物质积累量存在差异。根系中某些渗透调节物质含量易发生剧烈变化,这可能与根系直接处于盐碱环境中有关。

2.4 盐碱胁迫对小麦对离子吸收的影响

盐碱胁迫下过多的盐离子进入植物体内,打破植物体内离子平衡,造成代谢紊乱^[23]。当盐离子进入细胞质后会损害植物细胞器,进而抑制植物正常生长发育^[24]。Rahman 等^[25]通过对不同小麦品种进行盐碱胁迫试验发现,叶片和根部积累大量 Na^+ , K^+ 则会大量流失,导致 Na^+ 含量/ K^+ 含量升高,而耐盐能力较强的小麦品种,叶片和根中 Na^+ 含量和 Na^+ 含量/ K^+ 含量较低, K^+ 含量较高。Tao 等^[26]研究发现,150 mmol/L NaCl 胁迫条件下小麦幼苗中 K^+ 含量和 K^+ 含量/ Na^+ 含量显著降低, Na^+ 含量显著增加, Na^+ 转运基因 *TaHKT1;5* 表达量明显比 K^+ 转运基因 *TaAKT1-like* 高,并且小麦幼苗叶片中 K^+ 含量/ Na^+ 含量与小麦耐盐能力呈现显著正相关,由此可以推测盐胁迫下小麦幼苗并非依靠积累更多的 K^+ 在叶片中,而是将过多 Na^+ 外排,达到维持 K^+ 含量/ Na^+ 含量平衡的目的。近年来,通过非损伤微测技术(NMT)可以揭示盐胁迫下小麦对于 K^+ 和 Na^+ 动态吸收变化过程。董宏图等^[27]研究发现,在高盐胁迫下, Na^+ 和 Cl^- 在各个小麦品种间都表现为外排。耐盐性强的小麦品种能够较好地维持 K^+ 内流甚至能够使 K^+ 外排变成内流,而盐敏感品种小麦表现为 K^+ 大量由内流变为外流,并且 K^+ 外流速度与耐盐评价指标(鲜重变化率、根冠比变化量)呈显著相关,可以作为小麦耐盐筛选和评价的关键指标。由以上研究结果可以看出,小麦维持叶片和根部 K^+ 含量与 Na^+ 含量的平衡,对于提高小麦耐盐能力至关重要。

2.5 盐碱胁迫对小麦抗氧化胁迫的影响

植物在适宜生长的环境条件下,植物体内活性氧的产生和消除之间保持着动态平衡。当受到盐碱胁迫后,植物体内活性氧的产生和消除之间的平衡被打破。活性氧会大量积累对植物造成伤害,进而抑制植物生长^[28-29]。为了消除植物体内积累的过多的活性氧物质,植物形成了一套消除、中和及捕获活性氧的抗氧化防御体系,这套体系主要包括氧化酶和非酶类抗氧化物质^[30-31]。

Karimzadeh 等^[32]研究发现盐胁迫下小麦突变

体材料的超氧化物歧化酶(*SOD*)、过氧化氢酶(*CAT*)、过氧化物酶(*POD*)、抗坏血酸过氧化物酶(*APX*)及谷胱甘肽还原酶(*GR*)等酶活性及丙二醛(*MDA*)含量都升高,并且不同突变体抗氧化酶活性和丙二醛含量变化幅度各不相同。朱玉鹏等^[33]以青麦6号和济麦22为试验材料,在盐胁迫条件下,通过测定不同时期小麦旗叶中*SOD*、*POD*活性以及丙二醛含量发现,盐胁迫会导致小麦花后旗叶中*SOD*和*POD*活性增高,丙二醛含量升高。由以上研究结果可以得出,盐碱胁迫下,小麦体内的*MDA*含量会升高,为了抵御盐胁迫引起的氧化胁迫,小麦会增强体内各种抗氧化酶活性来抵御由盐碱胁迫引起的氧化胁迫,不同品种在盐碱胁迫下抗氧化酶活性的变化幅度不尽相同。

3 小麦耐盐碱调控技术

3.1 外源物质对小麦耐盐碱能力的影响

目前可以通过外源信号分子、激素及微量元素提高小麦耐盐碱能力。有研究结果表明,利用外源硝普钠(*SNP*)对小麦种子进行预处理,可以显著提高盐胁迫下小麦体内*POD*、*SOD*和*CAT*活性,并提高抗坏血酸含量、脯氨酸含量及总酚含量,以减轻盐胁迫对小麦造成的损害,提高小麦的生物量和产量^[34]。司廉邦等^[35]研究发现,外源茶多酚可以增加盐胁迫下小麦叶片叶绿素含量,并提高其最大光化学效率(F_v/F_m)和光合电子传递效率(*ETR*),降低过氧化氢(H_2O_2)含量,增强小麦对盐胁迫的耐受性。另外,有研究结果表明,外源激素可以提高小麦耐盐性,喷施脱落酸(*ABA*)可以调控盐胁迫与碱胁迫下小麦体内有机渗透调节物质的含量,减少 Na^+ 含量,促进地上部分茎的生物量^[36]。施用外源微量元素可提高小麦耐盐碱性,研究发现微量元素硅可以提高盐胁迫下小麦叶片叶绿素含量、叶片含水量、可溶性蛋白质含量和碳水化合物含量,降低丙二醛(*MDA*)含量,降低质膜透性,进而提高小麦耐盐碱胁迫的能力^[37]。由以上研究结果可以得出,外源信号分子、激素及微量元素都可以提高小麦耐盐碱能力,主要集中在生长和生理层面,更深层次的研究还有待进一步加强。

3.2 新型纳米材料对小麦耐盐碱能力的影响

近几年来,新型纳米材料开始广泛与植物科学相结合,以提高农作物产量和抗逆性^[38]。有研究发

现,相比于普通锌肥,纳米氧化锌能够更明显地促进盐胁迫下小麦的生长,主要表现为纳米氧化锌提高了盐胁迫下小麦叶片叶绿素含量、根系的干重和鲜重、株高及穗长^[39]。还有研究结果表明,外源纳米硒可以提高盐胁迫下小麦叶绿素含量、千粒重、生物量,并降低丙二醛含量和过氧化氢含量,可以提高小麦耐盐性及产量^[1]。由以上研究结果可以看出,一些新型纳米材料可以提高小麦耐盐碱能力,并且相比于传统物质,效果更好。目前,学科交叉融合现象非常普遍,将新型材料科学与传统农业结合,对于实现未来农业可持续绿色发展是一条切实可行的方法。同时,也要看到目前有关纳米材料提高小麦耐盐碱的研究更多集中在小麦生长和生理层面,更深层次机理揭示还有所欠缺。未来研究中,应该在生长表型和生理指标的基础上,结合转录组学、代谢组学及离子组学等各种研究手段,更加深入地揭示纳米材料提高小麦耐盐碱能力的机理。

4 结论与展望

盐碱胁迫是自然界中重要的非生物胁迫因素,农田盐碱化会严重抑制农作物正常生长,造成粮食减产^[40],对国家粮食安全构成严重威胁。

本文总结了近年来国内外有关小麦耐盐碱方面的研究结果,小麦耐盐碱机制是一个复杂的调控过程,目前,国内外学者已经从小麦种子萌发期、苗期、全生育期生长、生理生化反应及分子生物学等各个角度对小麦耐盐碱机制进行了深入研究,但有关小麦耐盐碱机制的剖析还不够透彻,将来可以应用多组学技术揭示小麦耐盐碱机制,挖掘小麦耐盐碱基因,为小麦耐盐碱育种提供理论支撑。同时,在提高小麦耐盐碱研究方面,应该积极将新型材料科学与植物科学紧密结合起来,揭示纳米材料提高小麦耐盐碱机理,探索如何在大田条件下,运用新型纳米材料提高小麦在盐碱土壤环境下的产量。

参考文献:

- [1] ZAFAR S, HASNAIN Z, DANISH S, et al. Modulations of wheat growth by selenium nanoparticles under salinity stress[J]. BMC Plant Biology, 2024, 24(1):1-14.
- [2] 刘云芬,彭 华,王薇薇,等. 植物耐盐性生理与分子机制研究进展[J]. 江苏农业科学, 2019, 47(12):30-36.
- [3] 王玉玲,欧行奇,朱启迪,等. 小麦种子萌发对盐胁迫的生物学响应[J]. 河南科技学院学报(自然科学版), 2017, 45(4):1-8.

- [4] 王志伟,王 斌,张自阳,等. 盐胁迫对不同小麦品种萌发生长及光合特性的影响[J]. 河南科技学院学报(自然科学版), 2021,49(6):8-13.
- [5] 李媛媛,陈 博,姚立蓉,等. 283 份小麦品种(系)萌发期耐盐碱性评价及种质筛选[J]. 中国农业科技导报, 2021,23(3):25-33.
- [6] 傅晓艺,王红光,刘志连,等. 水分胁迫对不同小麦幼苗期生长的影响及抗旱品种筛选[J]. 作物杂志, 2023(4):224-229.
- [7] 黄 玲,杨文平,刘虎彪,等. 盐胁迫对百农 4199 幼苗生长和生理特性的影响[J]. 河南科技学院学报(自然科学版), 2020,48(6):1-10.
- [8] 李 双,王爱英,焦 滇,等. 盐胁迫下不同抗性小麦幼苗生理生化特性及转录组分析[J]. 中国农业科技导报, 2024,26(2):20-32.
- [9] 马雅琴,翁跃进. 引进春小麦种质耐盐性的鉴定评价[J]. 作物学报, 2005,31(1):58-64.
- [10] 陶荣荣,陆 钰,于 琪,等. 盐逆境对不同耐盐性小麦花后生理特性及产量的影响[J]. 中国生态农业学报, 2023,31(3):428-437.
- [11] 苏 寒,王金涛,董心亮,等. 不同质量浓度咸水灌溉对冬小麦产量和生理生化特性的影响[J]. 灌溉排水学报, 2021,40(8):1-9.
- [12] SIDDIQUI M N, MOSTOFA M G, AKTER M M, et al. Impact of salt-induced toxicity on growth and yield-potential of local wheat cultivars; oxidative stress and ion toxicity are among the major determinants of salt-tolerant capacity[J]. *Chemosphere*, 2017, 187:385-394.
- [13] 钮力亚,王 伟,王伟伟,等. 盐胁迫下小麦品种生理指标的变化规律[J]. 中国农学通报, 2019,35(2):1-4.
- [14] 孙 芹,徐学欣,邓 肖,等. NaCl 胁迫对不同小麦品种幼苗抗氧化特性的影响[J]. 青岛农业大学学报(自然科学版), 2022,39(4):235-240.
- [15] 方宇辉,华 夏,韩留鹏,等. 非生物胁迫因素对小麦光合作用的影响研究进展[J]. 河南农业科学, 2023,52(10):1-13.
- [16] 邓 肖,徐学欣,孙 芹,等. 不同盐浓度胁迫下冬小麦幼苗光合特性及转录组分析[J]. 植物生理学报, 2023,59(9):1819-1829.
- [17] LYU X Y, CHEN S X, WANG Y G. Advances in understanding the physiological and molecular responses of sugar beet to salt stress[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10. DOI: 10.3389/fpls.2019.01431.
- [18] WEN Y, ZHOU L, XU Y, et al. Growth performance and osmolyte regulation of drought-stressed walnut plants are improved by mycorrhiza[J]. *Agriculture*, 2024, 14(3). DOI: 10.3390/agriculture14030367.
- [19] 张 娅,施树倩,李亚萍,等. 不同盐胁迫下小麦叶片渗透性调节和叶绿素荧光特性[J]. 应用生态学报, 2021,32(12):4381-4390.
- [20] 李 琼,高晓霞,杨颖丽,等. 盐胁迫下内源 ROS 与 NO 的产生及其对小麦幼苗生理特性的影响[J]. 兰州大学学报(自然科学版), 2018,54(2):192-199.
- [21] AMI K, PLANCHAIS S, CABASSA C, et al. Different proline responses of two Algerian durum wheat cultivars to *in vitro* salt stress[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2020,42(2):21.
- [22] 王晓宇,张艳娥,张林生. 4 种非生物胁迫下小麦幼苗表型及可溶性蛋白含量的变化[J]. 干旱地区农业研究, 2018,36(2):113-117.
- [23] LINDBERG S, PREMKUMAR A. Ion changes and signaling under salt stress in wheat and other important crops[J]. *Plants*, 2024, 13(1):1-42.
- [24] 王 瑛,朱雅婧,郑国清,等. 棉花应答盐碱胁迫机制研究进展[J]. 河南农业, 2022(15):51-53.
- [25] RAHMAN A, AHMED S, ISLAM M, et al. Physiological responses, ion accumulation and yield performance of wheat (*Triticum aestivum* L.) to salt stress[J]. *South African Journal of Botany*, 2024,168:417-429.
- [26] TAO R R, DING J F, LI C Y, et al. Evaluating and screening of agro-physiological indices for salinity stress tolerance in wheat at the seedling stage[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12. DOI: 10.3389/fpls.2021.646175.
- [27] 董宏图,解超杰,侯佩臣,等. 高盐胁迫下小麦幼苗离子吸收动态及耐盐性筛选[J]. 中国生态农业学报, 2021,29(4):762-770.
- [28] MILLER G, SUZUKI N, CIFTCI-YILMAZ S, et al. Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2010,33(4):453-467.
- [29] UZILDAY B, OZGUR R, YALCINKAYA T, et al. Differential regulation of reactive oxygen species in dimorphic chloroplasts of single cell C4 plant *Bienertia sinuspersici* during drought and salt stress[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14. DOI: 10.3389/fpls.2023.1030413.
- [30] RAJA V, MAJEED U, KANG H, et al. Abiotic stress: interplay between ROS, hormones and MAPKs[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2017, 137:142-157.
- [31] AHMAD P, JALEEL C A, SALEM M A, et al. Roles of enzymatic and nonenzymatic antioxidants in plants during abiotic stress[J]. *Critical Reviews in Biotechnology*, 2010,30(3):161-175.
- [32] KARIMZADEH H, BORZOEI A, NASERIAN B, et al. Investigating the response mechanisms of bread wheat mutants to salt stress[J]. *Scientific Reports*, 2023,13(1):18605.
- [33] 朱玉鹏,孟祥浩,盖伟玲,等. 盐胁迫对冬小麦花后抗氧化酶、渗透调节物质的影响[J]. 中国农学通报, 2017,33(19):1-6.
- [34] ALI Q, DAUD M K, HAIDER M Z, et al. Seed priming by sodium nitroprusside improves salt tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.) by enhancing physiological and biochemical parameters[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2017, 119:50-58.
- [35] 司廉邦,李嘉敏,黎桂英,等. 茶多酚对盐胁迫下小麦幼苗叶片生理特性的影响[J]. 生态学报, 2020,40(11):3747-3755.
- [36] LI X Y, LI S X, WANG J H, et al. Exogenous abscisic acid alleviates harmful effect of salt and alkali stresses on wheat seedlings

- [J]. International Journal of Environmental Research and Public Health, 2020, 17(11):1-11.
- [37] SINGH P, KUMAR V, SHARMA J, et al. Silicon supplementation alleviates the salinity stress in wheat plants by enhancing the plant water status, photosynthetic pigments, proline content and antioxidant enzyme activities[J]. Plants, 2022, 11(19):1-19.
- [38] AGUIRRE-BECERRA H, FEREGRINO-PÉREZ A A, ESQUIVEL K, et al. Nanomaterials as an alternative to increase plant resistance to abiotic stresses[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13;1-15.
- [39] ADIL M, BASHIR S, BASHIR S, et al. Zinc oxide nanoparticles improved chlorophyll contents, physical parameters, and wheat yield under salt stress[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13. DOI:10.3389/fpls.2022.1023636.
- [40] LI J, YANG Y Q. How do plants maintain pH and ion homeostasis under saline-alkali stress? [J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14;1-10.

(责任编辑:陈海霞)