

混合盐碱胁迫下外源茉莉酸甲酯对黑果枸杞种子萌发特性的影响

巫利梅^{1,2}, 聂必林^{1,3}, 如马南木·尼合买提^{1,3}, 王狄宁^{1,3}, 吕海英^{1,2*}

(1. 新疆师范大学 生命科学学院, 新疆 乌鲁木齐 830054; 2. 干旱区植物逆境生物学实验室, 新疆 乌鲁木齐 830054; 3. 新疆特殊环境物种保护与调控生物学实验室, 新疆 乌鲁木齐 830054)

摘要:为明确外源茉莉酸甲酯(MeJA)对混合盐碱胁迫下黑果枸杞种子萌发特性的影响,以黑果枸杞种子为试验材料,采用纸上萌发法,研究了混合盐碱胁迫下施加外源 MeJA 后黑果枸杞种子萌发进程、发芽率(GP)、发芽势(GR)、发芽指数(GI)、活力指数(VI)、异状发芽率(HGP)、茎长(LS)、根长(LR)及萌发期幼苗生长表型变化。结果显示:(1)中性混合盐(L)和适度碱性混合盐(M)在适当低、中浓度时能在一定程度上加速黑果枸杞种子萌发,重度碱性混合盐(H)则使黑果枸杞的萌发起始时间延后,萌发总时长缩短;MeJA 对混合盐碱胁迫下黑果枸杞种子萌发起止时间和发芽延续时间没有明显影响;(2)GP、GR、GI、VI、LS、LR 在中性混合盐(L)、适度(M)和重度(H)碱性混合盐处理时均随盐碱浓度升高呈逐渐降低趋势;外源 MeJA 对混合盐碱胁迫下黑果枸杞种子的萌发存在“低促高抑”现象,适当低、中浓度起促进作用,过高浓度则抑制;(3)生长表型(长势)随盐碱浓度及碱性盐占比升高明显减弱;适当浓度外源 MeJA(MJ-10、MJ-20)能在一定程度上缓解盐碱胁迫对幼苗生长的伤害,过高浓度外源 MeJA(MJ-40、MJ-80)则使伤害加剧。综上:不同盐碱组成及盐碱浓度胁迫对黑果枸杞种子萌发具有不同程度的抑制作用,碱性盐占比和盐碱浓度越高,抑制作用越强;MeJA 对混合盐碱胁迫下黑果枸杞种子萌发的伤害缓解有明显剂量效应,适当低中浓度 MeJA 起缓解作用,过高浓度则使伤害加剧,以 20 $\mu\text{mol/L}$ 的综合缓解效果最佳。本研究为盐碱地发展黑果枸杞小浆果产业和盐碱荒漠化治理提供了一种新的思路。

关键词:茉莉酸甲酯;黑果枸杞;混合盐碱胁迫;种子萌发

中图分类号:S567.1⁺9 **文献标志码:**A **文章编号:**1009-5500(2022)06-0110-12

DOI:10.13817/j.cnki.cyyep.2022.06.015



土壤盐碱化是当今农牧业区域发展的非生物逆境因子之一^[1],严重制约着中国甚至全球农牧业的发展。据联合国教科文组织(UNESCO)和粮农组织(FAO)不完全统计,截至目前,全球盐渍土壤面积达

9.54 亿 hm^2 ,我国约有 9 913 万 hm^2 土壤存在不同程度的盐渍化,且呈现不断扩张趋势^[2]。如何有效治理和高效利用盐碱地逐渐成为近年来学者们研究的重点和热点课题。耐盐植物的培养及选育是提高盐碱土壤利用率最直接有效的措施^[3-4],不仅可以对盐碱地起到改良修复作用,还能产生较好的生态和经济效益^[5]。近年来,生长在盐碱荒漠上的耐盐植物——黑果枸杞(*Lycium ruthenicum*)备受人们关注^[6],正逐渐用于盐碱荒漠化治理和小浆果产业发展。

黑果枸杞系茄科(Solanaceae)枸杞属(*Lycium*)多刺落叶小灌木植物^[7],是一种集生态价值和药用价值于一体的优良资源植物^[8]。其生态学价值体现于植株

收稿日期:2021-08-06;**修回日期:**2021-10-19

基金项目:新疆维吾尔自治区重点实验室招标课题(XJDX1414-2018-03);国家自然科学基金(32160090)

作者简介:巫利梅(1999-),女,新疆人,硕士研究生。

E-mail:2321953291@qq.com

*通信作者。E-mail:lvhyxj@163.com

独特的形态结构,叶片高度肉质化,角质膜增厚,根系属于根蘖型,主根发达,根毛浓密^[9],这些特征使得黑果枸杞对盐碱、干旱、土壤贫瘠等逆境环境具有很强的耐受性,可作为荒漠干旱地区盐碱地土壤治理、防风固沙、保持水土的优选树种^[10];其药用价值体现于果实富含花色苷、枸杞多糖、类黄酮等多种生物活性物质^[11],具有抗氧化^[12]、延缓衰老^[13]、降血糖血脂^[14]等多种生理功能,有植物“软黄金”的美誉^[15]。但是,由于人类对其果实掠夺式采摘及原生环境的破坏,黑果枸杞野生群居数量和规模不断减小,果实产量及荒漠化治理能力远不能满足人类需求。同时,经野外调查发现,黑果枸杞虽结实量大,但实生幼苗极少,可能是种子自身特性和盐碱、干旱等逆境因子限制了种子萌发。

种子萌发是种胚从生命活动相对静止恢复到生理活跃状态的生长发育过程,也是植物生活史中对环境刺激最为敏感的阶段^[16-17]。种子萌发受到外部环境因子和内部生理调控双重影响,影响种子萌发的外部环境因子很多,如光照、水分、温度及土壤盐碱度等^[18-20],其中土壤盐碱度是种子萌发最重要的生态限制因子之一,它通过渗透、离子效应及pH毒害等方式影响种子萌发^[21-23];种子萌发的内部调控主要是激素调控,如生长素(IAA)^[24]、赤霉素(GA)^[25]、脱落酸(ABA)^[26]、乙烯(ETH)^[27]等,近年来研究发现,茉莉酸类^[28]激素在种子萌发和植物逆境胁迫调控方面也具有重要作用。茉莉酸甲酯(Methyl jasmonate, MeJA)是一类典型的茉莉酸衍生物,化学名为反-3-氧代-2-(顺-2-戊烯基)-环戊乙酸甲酯,常温常压下为淡黄色液体,难溶于水,易溶于有机溶剂,极易挥发,是一类与损伤相关的植物激素和信号分子^[29]。有研究发现,MeJA可传导逆境信号,诱导植物防御基因表达,以减轻盐碱、干旱及病原体等逆境胁迫对种子萌发和植物生长过程造成的伤害^[30-32]。也有研究认为,MeJA对植物生长发育的调控作用与脱落酸类似,具有抑制种子萌发、胚胎发生、花芽形成等作用^[33-34]。那么,MeJA对混合盐碱胁迫下黑果枸杞种子萌发是具有伤害缓解效应,还是抑制其萌发有待进一步研究。基于以上分析,本试验以黑果枸杞种子为材料,探究外源MeJA对混合盐碱胁迫下黑果枸杞种子萌发

特性的影响,为进一步深入研究黑果枸杞耐盐碱机制提供基础数据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

黑果枸杞种子采集自新疆库尔勒市哈拉玉宫乡黑果枸杞人工种植基地。地理位置为N 41°25′22″,E 86°01′39″,海拔892 m。种子采集后人工去除果肉,漂洗干净并自然风干,保存于5℃冰箱中。

MeJA于2020年10月购买于北京索莱宝科技股份有限公司,密度1.03 g/mL(25℃),纯度≥95%。取适量MeJA于烧杯中,先用少量95%乙醇溶解,再用蒸馏水配成浓度为1 mmol/L的MeJA溶液为母液。取适量母液,稀释成浓度为10 μmol/L(MJ-10)、20 μmol/L(MJ-20)、40 μmol/L(MJ-40)、80 μmol/L(MJ-80)的试验处理液各100 mL,以等量蒸馏水为对照,记为MJ-0。其他试剂(NaCl、Na₂SO₄、NaHCO₃、Na₂CO₃)均为分析纯级别。

1.2 试验设计

试验共涉及到盐碱组成、盐碱浓度和茉莉酸甲酯浓度3个因素。其中,盐碱组成因素包括3个水平,即将中性盐NaCl、Na₂SO₄和碱性盐NaHCO₃、Na₂CO₃按不同配比混合,以碱性盐占比例递增方式配置成中性混合盐(L=10:10:0:0)、中度碱性混合盐(M=1:9:9:1)、重度碱性混合盐(H=9:1:1:9)。盐碱浓度因素在预试验和前人基础上^[35],每组按Na⁺浓度由低到高设定50、100、200 mmol/L共3个盐碱浓度梯度;茉莉酸甲酯浓度设置0、10、20、40、80 μmol/L共5个梯度,分别记为MJ-0、MJ-10、MJ-20、MJ-40、MJ-80。盐碱组成和盐碱浓度两因素共模拟出9个盐碱度及浓度不相同的盐碱组合方式,各盐碱组合的盐分组成及pH值详见表1,表中pH值利用PHS-3C型精密酸度计测定。盐碱组成、盐碱浓度和茉莉酸甲酯浓度3因素共计45个处理,标记方式如表2。

萌发试验参照《林木种子检验规程》(GB2772-1999),按纸床发芽法,挑选适量大小均一旦饱满的黑果枸杞种子,于40℃的恒温水浴锅中催芽24 h,将催芽后的种子再次挑选后整齐摆入直径120 mm、垫有3层滤纸的培养皿中,每皿50粒,分别施加10 mL处理溶液,盖上皿盖,每个处理设3次重复。将所有培养皿

表1 混合盐碱组成及 pH
Table 1 The composition and pH of compound salt-alkali

盐碱组成	总盐浓度/(mmol·L ⁻¹)	盐浓度/(mmol·L ⁻¹)				pH 值
		NaCl	Na ₂ SO ₄	NaHCO ₃	Na ₂ CO ₃	
L	50	25.0	25.0	0.0	0.0	7.15
	100	50.0	50.0	0.0	0.0	7.21
	200	100.0	100.0	0.0	0.0	7.26
M	50	2.5	22.5	22.5	2.5	9.05
	100	5.0	45.0	45.0	5.0	9.13
	200	10.0	90.0	90.0	10.0	9.25
H	50	22.5	2.5	2.5	22.5	10.09
	100	45.0	5.0	5.0	45.0	10.29
	200	90.0	10.0	10.0	90.0	10.46

注:表中L混合盐虽呈轻度碱性,但完全由中性盐混合而成,故全文将L混合盐称为中性混合盐

表2 MeJA 和盐碱胁迫组合处理及标记方式
Table 2 Combinations treatment of MT and saline-alkali stress and labeling methods

盐碱胁迫	MeJA 处理				
	MJ-0	MJ-10	MJ-20	MJ-40	MJ-80
L-50	L-50+MJ-0	L-50+MJ-10	L-50+MJ-20	L-50+MJ-40	L-50+MJ-80
L-100	L-100+MJ-0	L-100+MJ-10	L-100+MJ-20	L-100+MJ-40	L-100+MJ-80
L-200	L-200+MJ-0	L-200+MJ-10	L-200+MJ-20	L-200+MJ-40	L-200+MJ-80
M-50	L-50+MJ-0	M-50+MJ-10	M-50+MJ-20	M-50+MJ-40	M-50+MJ-80
M-100	L-100+MJ-0	M-100+MJ-10	M-100+MJ-20	M-100+MJ-40	M-100+MJ-80
M-200	L-200+MJ-0	M-200+MJ-10	M-200+MJ-20	M-200+MJ-40	M-200+MJ-80
H-50	H-50+MJ-0	H-50+MJ-10	H-50+MJ-20	H-50+MJ-40	H-50+MJ-80
H-100	H-100+MJ-0	H-100+MJ-10	H-100+MJ-20	H-100+MJ-40	H-100+MJ-80
H-200	H-200+MJ-0	H-200+MJ-10	H-200+MJ-20	H-200+MJ-40	H-200+MJ-80

按随机区域方式置于RXZ智能型人工气候箱,设置昼夜周期16 h/8 h,昼夜温度25℃/15℃,昼夜相对湿度75%/85%,昼夜相对光照强度100%/0。萌发过程中,每5 d更换1次对应的组合处理溶液,期间利用称重法每1 d补充一次蒸馏水,以保证处理溶液的浓度稳定。从培养第2天开始,每24 h观察统计种子的萌发状况,萌发以肉眼看到白色幼根为标准。所有处理连续7 d无新增萌发时结束试验。

1.3 指标测定

1.3.1 幼苗生长指标 试验结束时,从每个培养皿中随机选取5株发芽幼苗,不足5株的全部选择,蒸馏水清洗干净并吸干表面水分,先用体视显微镜(Nikon SMZ1270)对幼苗进行观察拍摄,并使用测量功能测出幼苗根长(length of root, LR)和茎长(length of stem, LS),然后用电子天平(METTLER TOLEDO-AL204)称得幼苗鲜重。

1.3.2 萌发指标 计算发芽率(germination percentage, GP)、发芽势(germination rate, GR)、发芽指数

(germination index, GI)、活力指数(vigor index, VI)、异状发芽率(heteromorphic germination percentage, HGP)、日相对萌发率(daily germination percentage, DGP),各指标计算公式如下^[35]:

$$GP=(n/N)\times 100\%$$

$$GR=\text{规定天数内发芽种子数}(9\text{ d})/\text{试验种子总数}\times 100\%$$

$$GI=\sum Gt/Dt$$

$$VI=S\times \sum Gt/Dt$$

$$HGP=\text{异状发芽种子数}/\text{发芽种子总数}\times 100\%$$

$$DGP=(W_t-W_{t-1})/N\times 100\%$$

式中: n 为萌发结束时发芽种子总数, N 为试验种子总数, Gt 为第 t 日发芽种子数, Dt 为 Gt 的对应发芽天数, S 为幼苗鲜重(mg), W_t 为第 t 天的种子萌发数, W_{t-1} 为第 $t-1$ 天的萌发种子数。

1.4 数据分析

试验数据用Microsoft Excel 2019、SPSS 19.0和ANOVA LSD法进行分析整理、多因素方差分析及对

不同变量多重比较;用 origin 8.5 和 Photoshop CS6 绘图。

2 结果与分析

2.1 外源茉莉酸甲酯(MeJA)和混合盐碱作用下黑果枸杞种子萌发期多因素方差分析

不同盐碱组成和盐碱浓度组合胁迫下施加不同

浓度 MeJA 后,对黑果枸杞种子萌发期 GP、GR、GI、VI、HGP、LS 和 LR 7 个指标进行多因素方差分析(表 3)。结果显示,上述 7 个指标在不同盐碱组成之间、不同盐碱浓度之间、不同 MeJA 浓度之间以及盐碱组成、盐碱浓度和 MeJA 浓度交互作用之间均存在极显著差异($P<0.01$)。

表 3 外源 MeJA 及混合盐碱胁迫下黑果枸杞种子萌发指标的多因素方差分析

Table 3 Multivariate ANOVE of exogenous MeJA on germination indexes of *Lycium ruthenicum* under compound salt-alkali stress

变异来源	F 值						
	GP	GR	GI	VI	HGP	LS	LR
盐碱组成	1930.695**	1197.993**	2261.685**	6723.195**	625.759**	2157.659**	7568.62**
盐碱浓度	1490.051**	1058.744**	1749.965**	4987.449**	734.304**	2729.595**	3110.084**
MeJA 处理	483.841**	328.158**	565.047**	1309.495**	153.316**	477.833**	753.239**
盐碱组成×盐碱浓度	193.282**	140.936**	236.716**	1318.693**	183.588**	130.314**	1344.795**
盐碱组成×MeJA 处理	64.556**	40.911**	79.257**	389.107**	38.275**	32.409**	315.075**
盐碱浓度×MeJA 处理	52.365**	37.823**	60.780**	286.612**	45.160**	47.728**	126.117**
盐碱组成×盐碱浓度×MeJA 处理	6.762**	4.521**	8.204**	75.427**	11.496**	3.471**	47.800**

注:**表示差异极显著($P<0.01$)

2.2 外源茉莉酸甲酯(MeJA)对混合盐碱胁迫下黑果枸杞萌发进程的影响

黑果枸杞种子萌发进程因混合盐碱组成、浓度以及 MeJA 浓度有所不同(图 1)。L 和 M 混合盐碱在浓度为 50、100 mmol/L 时,均在第 4 天开始有种子萌发,第 15 天后无新增种子萌发,发芽延续 11 d;在浓度为 200 mmol/L 时,萌发均开始于第 6 天,分别结束于第 12 天和第 10 天,发芽延续 6 d 和 4 d。H 混合盐碱在浓度为 50 mmol/L 时,萌发起始和结束时间分别在第 6 天和第 12 天;浓度为 100、200 mmol/L 时,均在第 7 天开始有种子萌发,第 11 天结束萌发,发芽延续 4 d。各混合盐碱胁迫下,黑果枸杞种子萌发高峰集中于播种后的第 9 天。施加外源 MeJA 后,各混合盐碱胁迫下黑果枸杞种子萌发起始和结束时间没有明显变化,萌发高峰也多集中在第 9 天,但低中浓度 MeJA(MJ-10、MJ-20)处理后,各混合盐碱胁迫下黑果枸杞的日相对萌发率有明显升高趋势,高(MJ-80)浓度 MeJA 处理后,日相对萌发率明显下降。以上说明,中性混合盐(L)和中度碱性混合盐碱(M)在适当低、中浓度

时能在一定程度上加速黑果枸杞种子萌发,延长萌发总时长,重度碱性混合盐碱(H)则使黑果枸杞的萌发起始时间延后,萌发总时长缩短;MeJA 对混合盐碱胁迫下黑果枸杞种子萌发起止时间和发芽延续时间没有明显影响,但适当低、中浓度 MeJA 能在一定程度上提高混合盐碱胁迫下黑果枸杞的日相对萌发率。

2.3 外源茉莉酸甲酯(MeJA)对混合盐碱胁迫下黑果枸杞发芽率(GP)和发芽势(GR)的影响

在 L、M、H 3 种混合盐中,黑果枸杞种子的 GP 均随盐碱胁迫浓度升高而降低,浓度为 50 mmol/L 最大,与浓度为 100、200 mmol/L 差异显著($P<0.05$)。施加外源 MeJA 后,各混合盐碱胁迫下黑果枸杞种子的 GP 表现出相同规律,均随外源 MeJA 浓度递增呈现先升后降的变化趋势,峰值出现在 MJ-20 处理,并与 MJ-10 处理间差异不显著,且 MJ-40 与 MJ-0 差异不显著,MJ-80 显著低于 MJ-0($P<0.05$)。3 种混合盐碱中,GR 随盐碱浓度升高也表现为逐渐降低;GR 随外源 MeJA 浓度升高的变化趋势与 GP 一致,均

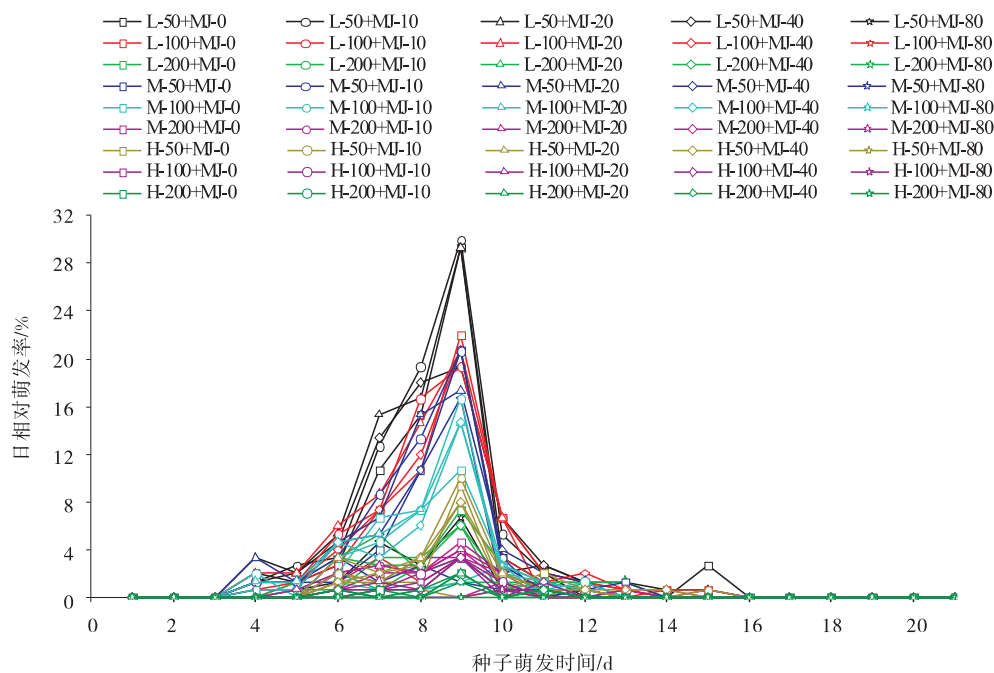


图1 外源 MeJA 对混合盐碱胁迫下黑果枸杞种子萌发进程的影响

Fig 1 Effect of exogenous MeJA on the germination process of *Lycium ruthenicum* seed under compound salt-alkali stress

注:图中右上角大写字母L、M、H分别表示不同盐碱组成的3类混合盐碱,下同

为先升后降,在MJ-20处理时出现峰值(图2)。以上结果表明,盐碱胁迫对黑果枸杞种子萌发具有明显的抑制作用;外源 MeJA 对各类混合盐碱胁迫下黑果枸杞种子的萌发具有伤害缓解和伤害加剧双重作用,适当低中浓度(MJ-10、MJ-20)能够在一定程度上缓解盐碱胁迫的伤害作用,高浓度则使伤害加剧(MJ-40、MJ-80),以MJ-20处理的缓解效果更佳。

2.4 外源茉莉酸甲酯(MeJA)对混合盐碱胁迫下黑果枸杞发芽指数(GI)和活力指数(VI)的影响

各混合盐碱胁迫下黑果枸杞种子的GI、VI表现出与GP和GR一致的变化规律,即L、M、H 3种混合盐碱中,GI和VI随盐碱胁迫浓度升高呈现降低趋势,浓度为50 mmol/L时最大,均显著高于浓度为100、200 mmol/L处理($P < 0.05$)。施加外源 MeJA 后,各混合盐碱胁迫下黑果枸杞种子的GI和VI均表现出随外源 MeJA 浓度递增呈先升后降的变化趋势。在L和M混合盐碱中,3种盐碱浓度胁迫下,黑果枸杞种子GI和VI的峰值均出现在MJ-20处理时,与MJ-10处理差异不显著,且GI在MJ-40处理时与对照MJ-0差异不显著,MJ-80处理时显著低于MJ-0($P < 0.05$);VI在MJ-80处理时显著低于MJ-0($P < 0.05$)。H混合盐碱中,盐碱浓度为50和100 mmol/L

时,GI的峰值出现在MJ-20处理,盐碱浓度为200 mmol/L时GI的在MJ-10处理时出现峰值;3种盐碱浓度胁迫下黑果枸杞种子VI的峰值均出现在MJ-10(图3)。以上结果表明,混合盐碱组成、盐碱浓度及外源 MeJA 对黑果枸杞种子的GI和VI均有明显影响。各盐碱胁迫降低了黑果枸杞种子的GI和VI;施加外源 MeJA 能够在一定程度上提高盐碱胁迫下黑果枸杞种子的GI和VI,MeJA 浓度过高则使混合盐碱胁迫下黑果枸杞种子的GI和VI进一步降低,以MJ-10或MJ-20处理综合提升效果更佳。

2.5 外源茉莉酸甲酯(MeJA)对混合盐碱胁迫下黑果枸杞种子异状发芽率(HGP)的影响

黑果枸杞种子的HGP与盐碱胁迫程度密切相关。当盐碱浓度一定时,碱性盐占比例增加(L→M→H),黑果枸杞种子的HGP明显增大,H混合盐碱中,3种盐碱浓度胁迫下黑果枸杞种子的HGP均为100%;当盐碱组成一致时,黑果枸杞种子的HGP均随盐碱浓度升高而增大,浓度升高到200 mmol/L时,3种混合盐碱的HGP均达100%。施加外源 MeJA 后,L混合盐中,3种盐碱浓度胁迫下黑果枸杞种子的HGP均随外源 MeJA 浓度递增而先降后升,盐碱浓度为50、100 mmol/L时,HGP峰值出现在MJ-20处理,分别为5.82%、

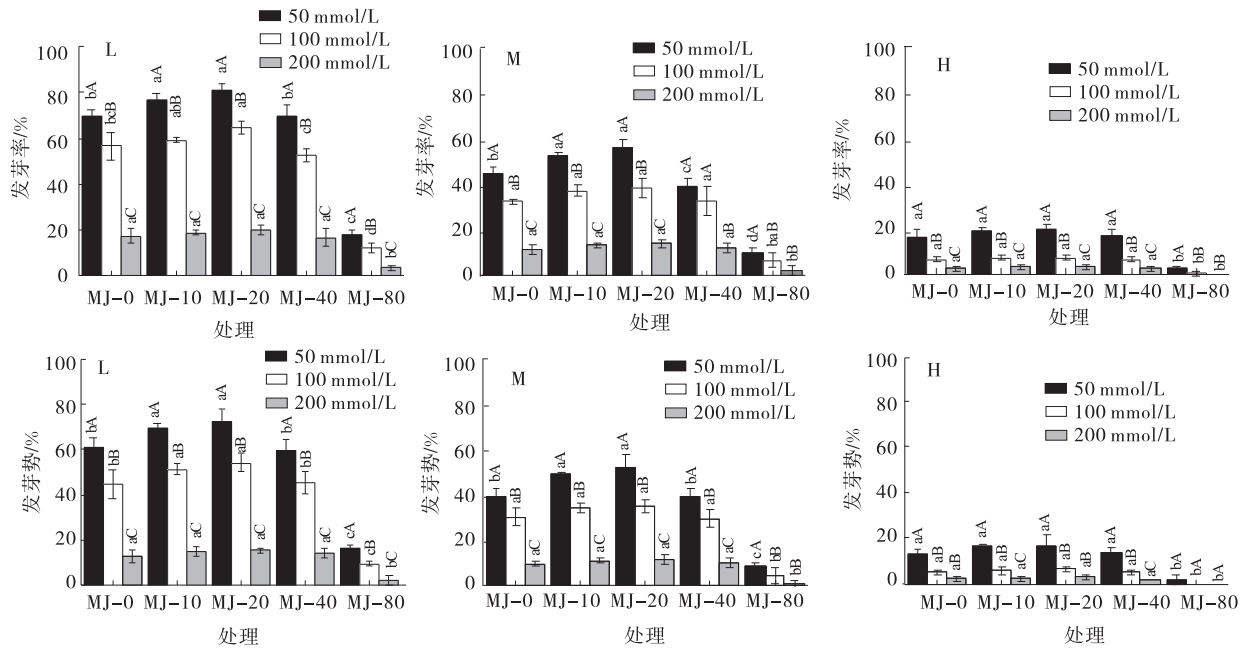


图 2 外源 MeJA 对混合盐碱胁迫下黑果枸杞种子发芽率和发芽势的影响

Fig. 2 Effect of exogenous MeJA on the germination percentage and germination rate of *Lycium ruthenicum* seed under compound salt-alkali stress

注:图中不同小写字母表示相同盐碱组成同一盐碱浓度下不同 MeJA 处理间差异显著($P<0.05$);不同大写字母 A、B、C 表示同一盐碱组成同一 MeJA 处理下不同盐碱浓度处理间差异显著($P<0.05$)。下同

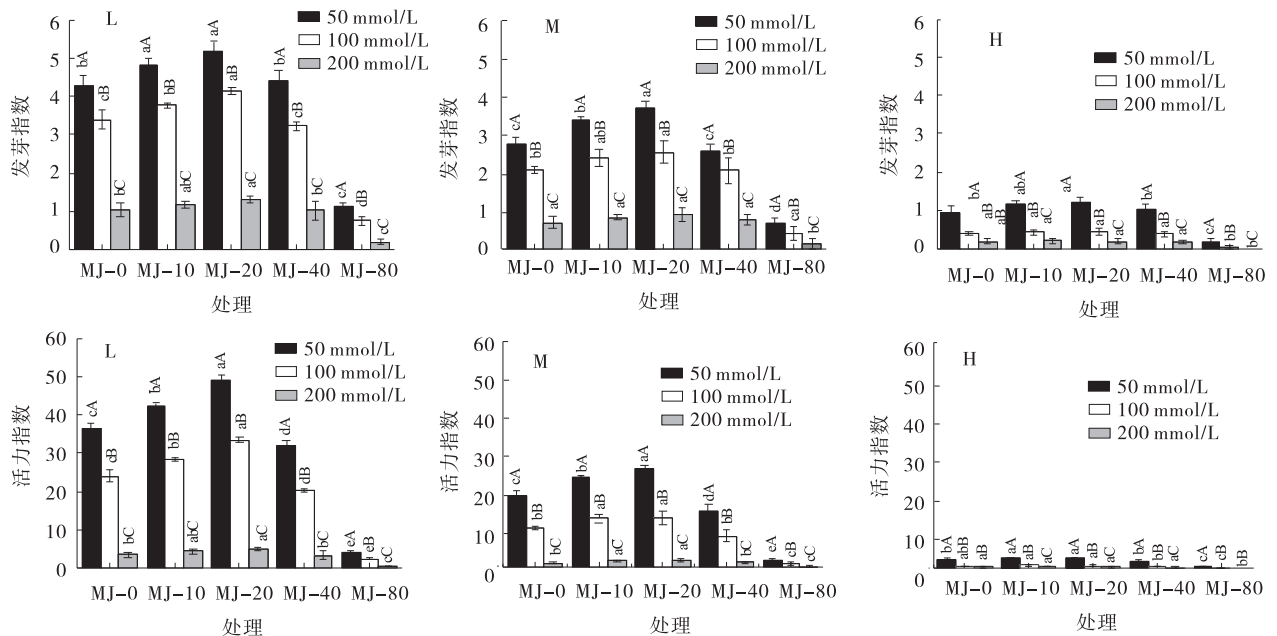


图 3 外源 MeJA 对混合盐碱胁迫下黑果枸杞种子发芽指数和活力指数的影响

Fig. 3 Effect of exogenous MeJA on the germination index and vigor index of *Lycium ruthenicum* seed under compound salt-alkali stress

34.26%;盐碱浓度为 200 mmol/L 时,HGP 的峰值出现在 MJ-10,为 96.67%。M 混合盐碱中,50、100 mmol/L 盐碱浓度胁迫下,HGP 随外源 MeJA 浓度增加呈现先降后升趋势,峰值均出现在 MJ-20,分别为 26.54%、61.28%;当盐碱浓度升高到 200 mmol/L 时,

各 MeJA 浓度处理下,黑果枸杞种子的 HGP 均达 100%。H 混合盐碱中,除 50 mmol/L 盐碱浓度胁迫下的 MJ-10、MJ-20 处理以外,其他处理的 HGP 均为 100%。

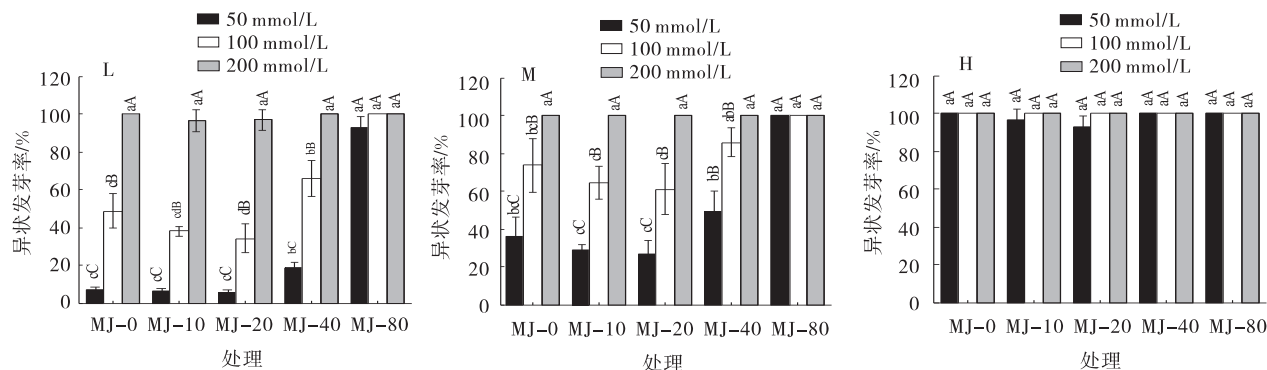


图4 外源 MeJA 对混合盐碱胁迫下黑果枸杞种子异状发芽率的影响

Fig. 4 Effect of exogenous MeJA on the heteromorphic germination percentage of *Lycium ruthenicum* seed under compound salt-alkali stress

2.6 外源茉莉酸甲酯(MeJA)对混合盐碱胁迫下黑果枸杞茎长(LS)和根长(LR)的影响

不同盐碱组成和盐碱浓度胁迫对黑果枸杞幼苗LS和LR的影响程度不同。当盐碱浓度一定时,碱性盐所占比例增加(L→M→H)时,黑果枸杞幼苗的LS和LR均呈现明显降低趋势。当盐碱组成一致时,L、M和H 3种混合盐碱中,LS和LR随盐碱浓度升高逐渐降低,各盐碱浓度胁迫均显著低于CK($P<0.05$)。施加外源 MeJA 后,各盐碱胁迫下黑果枸杞的LS和LR均呈先升后降的变化趋势,除M混合盐的LS和L混合盐的LR在浓度为200 mmol/L时的峰值出现在MJ-10处理外,其他盐碱组成和盐碱浓度胁迫下,黑

果枸杞LS和LR的峰值均出现在MJ-20,且MJ-10和MJ-20处理间多差异不显著($P>0.05$),MJ-40低于MJ-0,MJ-80均显著低于MJ-0($P<0.05$) (图5)。以上结果说明,低浓度中性混合盐(L)对黑果枸杞萌发期幼苗生长具有一定促进作用,中度(M)和重度(H)碱性混合盐及高浓度中性混合盐则对黑果枸杞萌发期幼苗生长具有明显抑制作用;适当浓度外源 MeJA (MJ-10、MJ-20)能够在一定程度上缓解盐碱胁迫对黑果枸杞幼苗生长的伤害效应,高浓度外源 MeJA (MJ-40、MJ-80)则使盐碱胁迫对黑果枸杞幼苗生长的伤害效应加剧,以MJ-10或MJ-20处理的伤害缓解效果更佳。

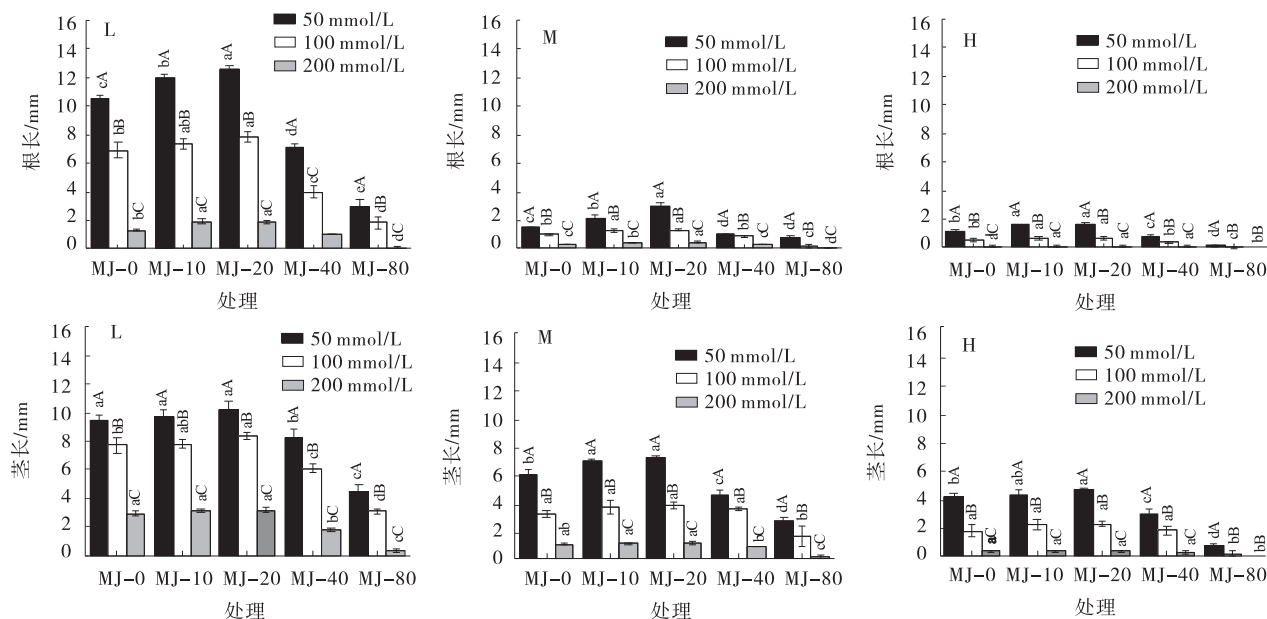


图5 外源 MeJA 对混合盐碱胁迫下黑果枸杞幼苗芽长和根长的影响

Fig. 5 Effect of exogenous MeJA on the length of root and stem of *Lycium ruthenicum* seed under compound salt-alkali stress

2.7 外源茉莉酸甲酯(MeJA)对混合盐碱胁迫下黑果枸杞种子萌发期生长表型的影响

在不施加外源 MeJA 的情况下(MJ-0),盐分组成一致时,随盐碱浓度增加,黑果枸杞幼苗长势明显减弱;当盐碱浓度相同时,黑果枸杞幼苗的长势随碱性盐占比增加(L→M→H)而减弱,且盐碱浓度和碱性盐所占比例增加对黑果枸杞幼苗根部的影响明显高于地上部分。施加适当浓度外源 MeJA (MJ-10、

MJ-20)后,各混合盐碱胁迫下黑果枸杞幼苗的长势均有所改善,外源 MeJA 浓度过高时(MJ-40、MJ-80),黑果枸杞幼苗长势较混合盐碱胁迫更弱,这说明 MeJA 对混合盐碱胁迫下黑果枸杞幼苗生长的缓解效应有明显的剂量效应,适当低、中浓度 MeJA 能够缓解混合盐碱胁迫对黑果枸杞幼苗生长的伤害效应,过高浓度 MeJA 使伤害效应加剧(图 6)。这与外源 MeJA 对黑果枸杞幼苗 LS 和 LR 的分析结果基本一致。

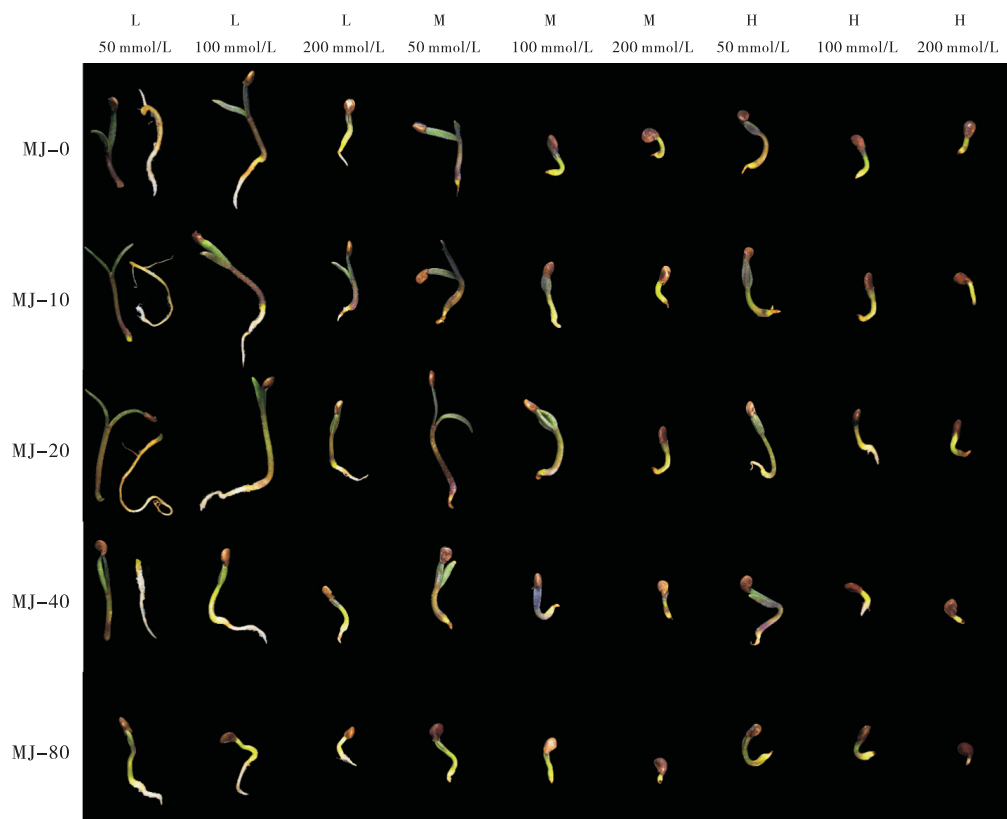


图 6 外源 MeJA 对混合盐碱胁迫下黑果枸杞种子萌发 21 d 后生长表型的影响

Fig. 6 Effect of exogenous MeJA on the phenotype of *Lycium ruthenicum* seeds under compound salt-alkali stress after 21 days germination

3 讨论

3.1 黑果枸杞种子萌发对不同盐碱组成和盐碱浓度胁迫的响应

植物耐盐能力的大小是一种综合性状的表现,受植物体多种因素共同控制,而种子萌发作为植物生长发育和接受盐碱胁迫的起点,是植物耐盐性鉴定及耐盐个体与品种早期选择的基础^[36]。前人研究表明,盐碱胁迫对种子萌发的影响与盐类型、盐浓度及植物自身耐盐能力等因素有关^[37-39]。本试验对混合盐碱胁迫下黑果枸杞种子萌发期 GP、GR、GI、VI、HGP、LS、LR 指标的多因素方差分析结果支持这一观点,发现

不同盐碱组成之间、不同盐碱浓度之间以及两者交互作用下各萌发指标均具有极显著差异($P < 0.01$),且各指标的 F 值均表现为盐碱组成 $>$ 盐碱浓度,说明盐碱组成、盐碱浓度是影响黑果枸杞种子萌发的重要因素,且两者之间盐碱组成的影响更大。对不同程度混合盐碱胁迫下黑果枸杞种子萌发期各指标进一步分析发现,黑果枸杞种子的 GP、GR、GI、VI、LS、LR 在中性混合盐(L)、中度(M)和重度(H)碱性混合盐处理下均随盐碱浓度升高而降低,说明盐碱胁迫对黑果枸杞种子萌发具有抑制作用,且随碱性盐占比升高和盐碱胁迫浓度升高抑制作用越强。分析原因可能是在中

性混合盐条件下,盐浓度较低时, Na^+ 和 Cl^- 等可作为肥料效应促进黑果枸杞种子萌发或 Na^+ 与 Cl^- 同 SO_4^{2-} 相互偶联在一定程度上缓解了 Na^+ 的毒害作用^[22],盐浓度过高时,过量 Na^+ 和 Cl^- 引起种子质膜破坏,选择透性部分或全部丧失,内外离子平衡失调,物质代谢出现紊乱^[40],种子萌发被严重抑制;碱性盐胁迫下,不仅有 Na^+ 为主的离子胁迫和渗透胁迫,还有离子间相互作用产生的pH胁迫^[39],其抑制效果远大于单一胁迫的简单加和效应。王恩军等^[41]就中性盐(NaCl)和碱性盐(Na_2CO_3)胁迫下黑果枸杞种子萌发的研究结果显示,低浓度盐促进黑果枸杞种子萌发,高浓度则抑制萌发,且碱性盐更适合黑果枸杞种子萌发和幼苗生长,这与本实验研究结果部分不一致,造成这一现象的原因可能是混合盐碱胁迫多离子共同作用与单盐胁迫对种子萌发的调控机制不同^[42],也可能是黑果枸杞种源差异导致。

3.2 外源 MeJA 对混合盐碱胁迫下黑果枸杞种子萌发的调控作用

植物防御反应是植物在长期进化过程中形成的保护机制,用于抵御各种不良生存环境及病原微生物的侵袭^[43]。MeJA作为一种普遍存在于植物界的信号调控物质,对植物生长具有极为广谱的防御保护效应,山雨思等^[44]研究表明,外源 MeJA 能在一定程度上缓解盐胁迫对颠茄(*Atropa belladonna*)的伤害效应;卫昭君等^[45]研究发现,MeJA 预处理能不同程度的缓解盐碱胁迫对偏关苜蓿(*Medicago sativa* ‘Pianguan’)种子的盐害作用,以 25 $\mu\text{mol/L}$ 的 MeJA 浸种 3 h 的促进效果最佳。本实验对混合盐碱胁迫下黑果枸杞种子施加外源 MeJA,证实了外源 MeJA 对黑果枸杞盐碱胁迫同样具有伤害缓解效应。不同混合盐碱胁迫下,黑果枸杞种子的 GP、GR、GI、VI 均随外源 MeJA 浓度升高先升后降,HGP 的变化趋势恰好相反,峰值出现在 MJ-20 或 MJ-10,且各项萌发指标多在 MJ-20 与 MJ-10 处理间差异不显著,MJ-80 均显著低于 MJ-0($P<0.05$);同时,随盐碱胁迫浓度和碱性盐占比升高,外源 MeJA 对各项萌发指标的缓解效应变差。这说明外源 MeJA 缓解黑果枸杞盐碱胁迫的伤害具有明显剂量效应,适当低中浓度起缓解伤害效应,高浓度使伤害加剧;同时,MeJA 具有对各类盐碱

胁迫都起防御作用的共性,也有对不同种类和浓度盐碱胁迫下调控能力的差异性。原因可能是 MeJA 作为一种信号转导分子,能够诱导启动黑果枸杞种子内一系列与抗盐害有关基因的表达,促进多种抗逆物质合成,达到抵御盐碱胁迫的目的^[46],同时 MeJA 也有与脱落酸类似的调控作用^[33-34],抑制种子萌发,实际效果取决于促进和抑制作用之和^[47]。另外,对黑果枸杞萌发期幼苗 LS 和 LR 分析发现,随外源 MeJA 浓度升高,幼苗 LS 和 LR 也呈现先升后降的变化趋势,除 L 和 H 混合盐碱在浓度为 200 mmol/L 的峰值出现在 MJ-10,其他混合盐碱处理下的峰值均出现在 MJ-20,说明 MeJA 对混合盐碱胁迫下黑果枸杞幼苗生长同样具有伤害缓解和伤害加剧双重作用,浓度为 10 $\mu\text{mol/L}$ 或 20 $\mu\text{mol/L}$ 时缓解效果更佳,进一步的生长表现分析结果很好的支持了这一结论。

4 结论

混合盐碱胁迫下黑果枸杞种子萌发与盐碱组成和盐碱浓度密切相关,中性混合盐(L)、中度(M)及重度碱性混合盐(H)在 50、100、200 mmol/L 浓度下对黑果枸杞种子萌发均具有抑制作用。外源 MeJA 可有效缓解混合盐碱胁迫对黑果枸杞种子萌发的伤害效应,但缓解效果有明显的剂量效应,以 MeJA 浓度为 20 $\mu\text{mol/L}$ 时的整体缓解效果最佳。施加外源 MeJA 能在一定程度上提高黑果枸杞种子的抗盐性,这为 MeJA 在黑果枸杞生产中的合理运用提供了一定理论依据。

参考文献:

- [1] 潘平新,马彦军,任小燕,等. 5种荒漠植物种子萌发与生长抗性比较[J]. 甘肃农业大学学报, 2021, 56(5): 120-127.
- [2] 云雪雪,陈雨生. 国际盐碱地开发动态及其对我国的启示[J]. 国土与自然资源研究, 2020(1): 84-87.
- [3] Ravindran K C, Venkatesan V, Balakrishnan V, et al. Restoration of saline land by halophytes for Indian soils[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2007, 39(10): 2661-2664.
- [4] Neil C T, Timothy D C, John Q, et al. Salinity tolerance and ion accumulation in chickpea (*Cicer arietinum* L.)

- subjected to salt stress [J]. *Plant Soil*, 2013, 365: 347—361.
- [5] 王佳珍,刘倩,高娅妮,等. 植物对盐碱胁迫的响应机制研究进展[J]. *生态学报*, 2017, 37(16): 5565—5577.
- [6] Qi Y Q, Wang J Y, Wang Q, *et al.* Physiological response of Chinese Wolfberry seedling to NaCl stress[J]. *Agricultural Science & Technology*, 2016, 17(6): 1301—1304.
- [7] 孟小伟,牛赞,马彦军. 黑果枸杞果实发育过程中转录组测序分析[J]. *中南林业科技大学学报*, 2020, 40(9): 147—155.
- [8] Liu Y, Song Y, Zeng S, *et al.* Isolation and characterization of a salt stress—responsive betaine aldehyde dehydrogenase in *Lycium ruthenicum* Murr[J]. *Physiologia Plantarum*, 2018, 163(1): 73—87.
- [9] 王洪斌,郭继林,袁永泽,等. 钼营养缓解盐胁迫下黑果枸杞幼苗生理特性研究[J]. *安徽农业科学*, 2019, 47(9): 154—172.
- [10] 杨永义,马彦军,魏林源,等. 不同强度净风、风沙流吹袭对黑果枸杞叶片生理指标的影响[J]. *草业科学*, 2020, 37(9): 1795—1802.
- [11] Chen S, Zeng Z, Hu N, *et al.* Simultaneous optimization of the ultrasound-assisted extraction for phenolic compounds content and antioxidant activity of *Lycium ruthenicum* Murr. fruit using response surface methodology[J]. *Food Chemistry*, 2018(242): 1—8.
- [12] 王春雨,张志春,卢九斤,等. 柴达木黑果枸杞抗氧化物组分分析[J]. *西北农业学报*, 2020, 29(5): 727—735.
- [13] 黄佳楠,管福琴,李林蔚,等. 黑果枸杞果实提取物中花色苷对酪氨酸酶活性的抑制作用初探[J]. *植物资源与环境学报*, 2020, 29(3): 75—77.
- [14] Peng Q, Lv X, Xu Q, *et al.* Isolation and structural characterization of the polysaccharide LRGP1 from *Lycium ruthenicum* [J]. *Carbohydrate Polymers*, 2012, 90(1): 95—101.
- [15] 王琴,刘凤兰,毛金梅,等. ‘黑杞一号’与野生黑果枸杞的酚类物质分析[J]. *西北植物学报*, 2019, 39(10): 1835—1841.
- [16] Yang N, Guo X, Wu Y, *et al.* The inhibited seed germination by ABA and MeJA is associated with the disturbance of reserve utilizations in *Astragalus membranaceus* [J]. *Journal of Plant Interactions*, 2018, 13(1): 388—397.
- [17] 苗涵,王 北,王振南,等. NaCl胁迫对紫花苜蓿种子萌发、幼苗生长及生理特性的影响[J]. *草原与草坪*, 2021, 41(2): 100—104.
- [18] Liu J, Mirza, Wen H, *et al.* High temperature and drought stress cause abscisic acid and reactive oxygen species accumulation and suppress seed germination growth in rice [J]. *Protoplasma*, 2019, 256(5): 1217—1227.
- [19] Mérai Z, Graeber K, Wilhelmsson P, *et al.* *Aethionema arabicum*: a novel model plant to study the light control of seed germination[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(12): 3313—3328.
- [20] Ye X, Wang H, Cao X, *et al.* Transcriptome profiling of *Puccinellia tenuiflora* during seed germination under a long-term saline-alkali stress[J]. *BMC Genomics*, 2019, 20: 589.
- [21] 张红生,胡晋. 种子学[M]. 第2版:北京:科学出版社, 2015.
- [22] 李玉梅,孙艳涛,姜云天,等. 盐胁迫对肥皂草种子萌发的影响[J]. *东北林业大学学报*, 2019, 47(9): 17—23.
- [23] 赵怀玉,林鸿宣. 植物响应盐碱胁迫的分子机制[J]. *土壤与作物*, 2020, 9(2): 103—113.
- [24] 帅海威,孟永杰,罗晓峰,等. 生长素调控种子的休眠与萌发[J]. *遗传*, 2016, 38(4): 314—322.
- [25] 宋松泉,刘军,黄荟,等. 赤霉素代谢与信号转导及其调控种子萌发与休眠的分子机制[J]. *中国科学:生命科学*, 2020, 50(6): 599—615.
- [26] 宋松泉,刘军,徐恒恒,等. 脱落酸代谢与信号传递及其调控种子休眠与萌发的分子机制[J]. *中国农业科学*, 2020, 53(5): 857—873.
- [27] 宋松泉,刘军,徐恒恒,等. 乙烯的生物合成与信号及其对种子萌发和休眠的调控[J]. *作物学报*, 2019, 45(7): 969—981.
- [28] 潘金晶. 拟南芥 VQ18/VQ26 及茉莉酸激素调控植物种子萌发的分子机制研究[D]. 北京:中国科学院大学, 2018.
- [29] Mohamed H I, Latif H H. Improvement of drought tolerance of soybean plants by using methyl jasmonate [J]. *Physiology & Molecular Biology of Plants*, 2017, 23(3): 545—556.
- [30] Salimi F, Shekari F, Hamzei J. Methyl jasmonate improves salinity resistance in German chamomile (*Matricaria chamomilla* L.) by increasing activity of antioxidant enzymes [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2016,

- 38(1):1.
- [31] 鲜靖苹,王勇,张平. 外源茉莉酸甲酯对镉胁迫下多年生黑麦草种子萌发及幼苗生理的影响[J]. 西北师范大学学报(自然科学版),2019,55(6):74—82.
- [32] 杨艺,常丹,王艳,等. 茉莉酸与茉莉酸甲酯预处理对于旱胁迫下棉花种子萌发和种苗生理特性的影响[J]. 西北植物学报,2015,35(2):302—308.
- [33] 吕芳,丁刚,詹冬梅,等. 茉莉酸甲酯对铜藻生长、抗氧化系统及岩藻黄素含量的影响[J]. 植物生理学报,2019,55(5):667—675.
- [34] 王芳,陈子林. 茉莉酸类植物激素分析研究进展[J]. 生命科学,2010,22(1):45—58.
- [35] 陈雅昕,邓娇娇,周永斌,等. 不同种源黑果枸杞种子萌发对盐碱胁迫的响应[J]. 江苏农业科学,2019,47(6):96—100.
- [36] 朱晓旭,高玉刚. 混合盐碱胁迫对板蓝根种子萌发的影响[J]. 江苏农业科学,2020,48(6):147—150.
- [37] 毛恋,芦建国,江海燕. 植物响应盐碱胁迫的机制[J]. 分子植物育种,2020,18(10):3441—3448.
- [38] 王进,罗光宏,颜霞,等. 单盐胁迫对蒙古扁桃种子萌发和幼苗生长的影响[J]. 中草药,2017,48(12):2509—2515.
- [39] 赵颖,魏小红,赫亚龙,等. 混合盐碱胁迫对藜麦种子萌发和幼苗抗氧化特性的影响[J]. 草业学报,2019,28(2):156—167.
- [40] Qureshi M I, Abdin M Z, Ahmad J, *et al.* Effect of long-term salinity on cellular antioxidants, compatible solute and fatty acid profile of Sweet Annie (*Artemisia annua* L.)[J]. *Phytochemistry*, 2013, 95(6):215—223.
- [41] 王恩军,李善家,韩多红,等. 中性盐和碱性盐胁迫对黑果枸杞种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 干旱地区农业研究,2014(6):64—69.
- [42] 赵颖,魏小红,赫亚龙,等. 混合盐碱胁迫对藜麦种子萌发和幼苗抗氧化特性的影响[J]. 草业学报,2019,28(2):156—167.
- [43] 刘冉,李燕,王雷,等. 外源物质对红松多酚合成和防御酶活性的影响[J]. 西北林学院学报,2019,34(2):42—47.
- [44] 山雨思,代欢欢,何潇,等. 外源茉莉酸甲酯和水杨酸对盐胁迫下颠茄生理特性和次生代谢的影响[J]. 植物生理学报,2019,55(9):1335—1346.
- [45] 卫昭君,牛冰洁,王永新,等. 茉莉酸甲酯对盐胁迫下偏关苜蓿种子萌发和幼苗生长的影响[J]. 草地学报,2020,28(4):998—1005.
- [46] 余霞霞. MeJA提高甘草种子萌发及幼苗耐盐性的机理研究[D]. 银川:宁夏医科大学,2019.
- [47] 谢阳姣,何志鹏,林伟. 茉莉酸甲酯对苦玄参生长及苦玄参苷积累的影响研究[J]. 作物杂志,2013(2):80—84.

Effects of exogenous methyl jasmonate on the seed germination characteristics of *Lycium ruthenicum* under mixed saline-alkali stress

WU Li-mei^{1,2}, NIE Bi-lin^{1,3}, NIGMAT Rumanam^{1,3}, WANG D-inin^{1,3},

LYU Hai-ying^{1,2*}

(1. College of Life Science, Xinjiang Normal University, Urumqi 830054, China; 2. Key Laboratory of Plant Stress Biology in Arid Land, Urumqi 830054, China; 3. Xinjiang Key Laboratory of Special Species Conservation and Regulatory Biology, Urumqi 830054, China)

Abstract: In order to clarify the effect of exogenous methyl jasmonate (MeJA) on the germination characteristics of *Lycium ruthenicum* seeds under mixed saline-alkali stress, this study used *Lycium ruthenicum* seeds as the experimental material and used the paper germination experiment to study the *L. ruthenicum* seed germination process, germination percentage (GP), germination rate (GR), germination index (GI), vigor index (VI), heteromorphic germi-

nation percentage(HGP), length of stem(LS), length of root(LR) and phenotypic changes of seedling growth in during germination under mixed saline-alkali stress. The results showed that: (1) Neutral mixed salt (L) and moderately alkaline mixed salt (M) can accelerate the germination of *L. ruthenicum* seeds to a certain extent at moderately low and medium concentrations, while the germination initiation time of *L. ruthenicum* was delayed and the total germination time was shortened by heavy alkaline salt (H). MeJA has no significant effect on the germination start and stop time and the duration of germination of *L. ruthenicum* seed under mixed saline-alkali stress. (2) The GP, GR, GI and VI of seeds and LS and LR of seedlings of *L. ruthenicum* were decreased gradually with the increase of salt and alkali concentration when treated with neutral (L), moderate (M) and severe (H) alkaline mixed salts. Exogenous MeJA had a phenomenon of "low promotion and high inhibition" on GP, GR, GI and VI of *L. ruthenicum* seeds and LS and LR of *L. ruthenicum* seedlings under mixed salt-alkali stress. Appropriate low and medium concentration will promote the effect, while excessive concentration will inhibit the effect. (3) The growth phenotype decreased significantly with the increase of salt and alkali concentration and proportion of alkaline salt. Exogenous MeJA (MJ-10, MJ-20) with appropriate concentration can alleviate the damage of saline-alkali stress on seedling growth to a certain extent, while excessively high concentration of exogenous MeJA (MJ-40, MJ-80) can aggravate the damage. In summary, different salt-alkali composition and salt-alkali concentration stress have different degrees of inhibition on the seed germination of *L. ruthenicum*. The higher the proportion of alkaline salt and the salt-alkali concentration, the stronger the inhibition. MeJA has a significant dose effect on the injury mitigation of the seed germination of *L. ruthenicum* under the mixed salt-alkali stress. Appropriate low and medium concentration of MeJA can alleviate the damage, while the excessive concentration will aggravate the damage, the comprehensive alleviation effect of 20 $\mu\text{mol/L}$ is the best. This research provides a new idea for the development of small berry industry of *L. ruthenicum* and the control of saline-alkali desertification in saline-alkali land.

Key words: methyl jasmonate; *Lycium ruthenicum*; mixed salt-alkali stress; seed germination