

盐、干旱胁迫对沙蒿种子萌发与幼苗生理特性的影响

李易珺^{1,2}, 郭树江^{1,2*}, 杨自辉^{1,2,3}

(1. 甘肃省治沙研究所, 甘肃 兰州 730070; 2. 甘肃民勤荒漠草地生态系统国家野外科学观测研究站, 甘肃 民勤 733300; 3. 甘肃省荒漠化与风沙灾害防治国家重点实验室(培育基地), 甘肃 武威 733000)

摘要:【目的】探明盐、干旱胁迫对沙蒿(*Artemisia desertorum*)种子萌发与幼苗生理生化特性的影响,找到沙蒿对盐、干旱胁迫的耐受阈值,以利于逆境条件下保障种子萌发和幼苗的生长。【方法】以沙蒿种子为材料,在25℃下对其进行不同浓度NaCl(50、100、150、200和300 mmol/L)和PEG-6000溶液(5%、10%、15%、20%和25%)胁迫处理,测定种子萌发率、幼苗生物量、渗透调节物质含量以及抗氧化酶活性。【结果】低浓度NaCl(<50 mmol/L)和PEG-6000(<15%)对种子萌发和幼苗生长(根长、株高和鲜重)抑制不显著或具有一定的促进效果,而高浓度(>50 mmol/L和>15%)则具有显著的抑制作用。防御响应的渗透调节物质(可溶性糖、蛋白质和脯氨酸)含量和活性氧清除酶(SOD、POD、CAT和APX)活性在低浓度胁迫范围内逐渐增加,在极端胁迫浓度范围内显著下降;膜脂过氧化最终产物丙二醛的含量持续增加。【结论】沙蒿种子萌发与幼苗形态建成对NaCl和PEG-6000胁迫的耐受阈值分别小于50 mmol/L和15%。

关键词:沙蒿;盐胁迫、干旱胁迫;种子萌发;幼苗生长;渗透调节物;抗氧化酶

中图分类号:S548 **文献标志码:**A **文章编号:**1009-5500(2023)05-0113-07

DOI:10.13817/j.cnki.cycp.2023.05.015



沙蒿(*Artemisia desertorum*)为菊科(Compositae)蒿属(*Artemisia*)双子叶半灌木,又名白沙蒿、圆沙蒿,在我国主要分布于内蒙、新疆、甘肃、宁夏和陕西省等干旱地区,由于抗旱和耐盐碱的生物学特性,使得它具有重要的防风固沙和植被恢复等生态应用价值^[1-3]。

对于沙生植物,种子萌发和幼苗形态建成时期对土壤盐分和含水量最为敏感,也即土壤盐分浓度过高

或水分含量过低均会导致种子不能正常萌发、幼苗死亡^[4]。为了探明盐和干旱胁迫对沙蒿种子萌发及幼苗生长的影响,前人已开展了一定的研究。如马琳等^[5]通过对沙蒿种子进行0.2%~1.2%浓度的NaCl胁迫,发现低浓度0.2%~0.4%处理在一定程度上可促进种子萌发,而高浓度0.4%~1.2%处理具有显著抑制作用。张元恺等^[6]通过对沙蒿种子进行0.2%~2.2%浓度的NaCl和5%~40%浓度的PEG胁迫,发现低浓度0.2%~1.0% NaCl处理发芽率缓慢降低,5% PEG处理在一定程度上可促进种子萌发,而高浓度1.0%~1.4% NaCl和10%~40% PEG处理对种子萌发均具有显著抑制作用。陈东凯等^[7]通过对沙蒿种子进行0.2%~1.8%浓度的NaCl和5%~25%浓度的PEG胁迫,发现低浓度0.2% NaCl处理在一定程度上可促进种子萌发,0.4%~0.6%浓度处理缓慢降低,而高浓度0.8%~1.8%处理对种子萌发具有显

收稿日期:2022-02-01;修回日期:2022-05-24

基金项目:国家自然科学基金(31960334, 32060371);“西部之光”人才计划项目(22JR9KA028)

作者简介:李易珺(1983-),女,甘肃秦安人,助理研究员,主要从事荒漠化防治研究。

E-mail: 87057701@qq.com

*通信作者。E-mail: shujguo@126.com

著的抑制作用;低浓度5%~15% PEG处理发芽率缓慢下降,而高浓度20%~25%处理显著抑制种子萌发。由以上研究结果可以看出,低浓度NaCl和PEG胁迫可在一定程度上促进种子萌发或抑制作用不显著,而高浓度处理均可显著抑制种子萌发。

以上文献资料显示,对盐、旱胁迫影响沙蒿种子萌发特性的研究较多,而针对种子萌发后幼苗形态建成和生长及其生理响应等方面的研究报道较少。为此,本试验在前人研究的基础上,开展沙蒿种子萌发、幼苗生长及其生理生化指标对盐、旱胁迫响应的研究,一方面探明沙蒿种子萌发和幼苗生长对盐旱胁迫的耐受阈值,另一方面从生理生化水平揭示种子萌发和幼苗生长对盐、旱胁迫的适应或抗逆机制,为沙蒿种质资源保护和生态利用提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

沙蒿成熟种子于2020年9月采自甘肃省民勤治沙综合试验站,位于巴丹吉林沙漠东南缘(E 102°58', N 38°35',海拔1378 m)。干燥的净种子置于4℃冰箱保存备用。

1.2 试验方法

1.2.1 种子灭菌与播种 挑选饱满、大小均匀的种子,置于50℃温水中浸泡15 min,取出用70%乙醇消毒20 s,无菌水冲洗5~6次,均匀播种在铺有两层无菌润湿纱布的培养皿(直径9 cm)中,每个培养皿播种30粒。种子表面覆盖一层纱布,用封口膜封口,留通气小孔,置于室温25℃黑暗处萌发。

1.2.2 种子胁迫处理 播种24 h后,对1.2.1中沙蒿种子进行盐或干旱胁迫处理,盐胁迫处理(NaCl溶液)浓度分别为50、100、150、200和300 mmol/L,干旱胁迫处理PEG-6000溶液浓度分别为5、10、15、20和25%。每个处理分别加入10 mL溶液,以不添加NaCl或PEG-6000的清水处理作为对照(CK)。为避免原有培养皿纱布中含有水分带来误差,在盐或干旱胁迫处理时,采用新的培养皿和干燥纱布。

1.2.3 种子萌发率测定 自胁迫处理开始,每隔24 h统计1次萌发率,以胚根突破种皮为标准,采用恒重法^[8]补充水分。以连续2 d无新种子萌发为标志结束胁迫,5 d后结束萌发。

1.2.4 幼苗胁迫处理 选取1.2.1萌发5 d后、长势较为一致的幼苗,对其进行1.2.2中所述的不同浓度盐(NaCl)和干旱(PEG-6000)处理,3 d后进行生理生化指标测定。

1.2.5 生理生化指标测定 对处理3 d后的幼苗进行根长、株高和鲜重测定,采用硫酸苯酚法^[9]测定幼苗中可溶性糖含量,考马斯亮蓝法^[10]测定可溶性蛋白质含量,硫代巴比妥酸显色法^[11]测定丙二醛(malonaldehyde)含量,茚三酮比色法^[12]测定脯氨酸含量,采用氯化硝基四氮唑蓝(nitrotetrazolium blue chloride)法^[12]测定超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)活性,愈创木酚比色法^[11]测定过氧化物酶(peroxidase, POD)活性,紫外分光光度法^[13-14]测定过氧化氢酶(catalase, CAT)活性和抗坏血酸过氧化物酶(ascorbateperoxidase, APX)活性。

1.3 数据分析

每个试验重复3次。采用SPSS 22.0软件进行One Way ANOVA Duncan 数据差异显著性分析,Microsoft Office Excel 2010软件作图。

2 结果与分析

2.1 盐、干旱胁迫对种子萌发的影响

不同浓度NaCl和PEG-6000胁迫对沙蒿种子萌发率有影响(图1)。低浓度50 mmol/L NaCl处理相对于CK种子萌发率提高了14.3%,但未达到显著水平,随着NaCl浓度增加,萌发率下降。5%~10%PEG-6000相对于CK可促进种子萌发,在10%处理下相对于CK提高了32.7%,且达到显著水平,随着PEG-6000浓度增加,萌发率显著下降。以上结果显示,低浓度的盐、旱胁迫可在一定程度上促进种子萌发,而高浓度显著抑制。

2.2 盐、旱胁迫对幼苗根长、株高和生物量的影响

随着NaCl浓度的增加,幼苗根长、株高和鲜重呈现下降趋势(图2)。在50 mmol/L NaCl处理下幼苗根系株高和鲜重最高,相对于CK,分别增加了15.7%、8.9%和6.7%,在300 mmol/L处理下依次下降了15.7%、44.0%和20.0%。随PEG-6000浓度的增加,幼苗根长、株高和鲜重呈现先上升后下降的趋势,在15%处理下达到最大值,相对于CK,各指标分别增加了12.7%、11.0%和20.0%。以上结果表明,

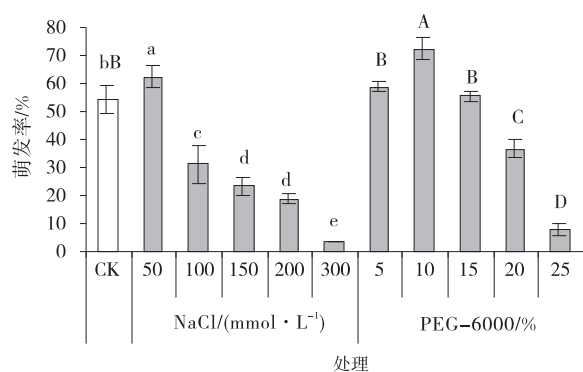


图 1 不同浓度 NaCl 和 PEG-6000 处理对沙蒿种子萌发率的影响

Fig. 1 Effect of different concentrations of NaCl and PEG-6000 on germination rate of *Artemisia desertorum* seeds

注:不同小写和大写字母分别表示不同 NaCl 和 PEG-6000 处理下种子萌发率达到显著水平。下同

适宜浓度的 NaCl 和 PEG 处理在一定程度上可促进幼苗生长,高浓度的盐、干旱处理均会影响沙蒿的生长。

2.3 盐、干旱胁迫对幼苗代谢物质(可溶性糖、蛋白质、脯氨酸和丙二醛)积累的影响

不同浓度 NaCl 和 PEG-6000 处理对幼苗中可溶性糖、蛋白质、脯氨酸和丙二醛含量的影响如图 3 所示。随着 NaCl 浓度的增加,可溶性糖、蛋白质和脯氨酸

含量呈现先增加后减小的趋势,在 150 mmol/L 时达到最大值,相对于 CK 分别增加了 47.9%,34.5% 和 6.1%(图 3-A、3-B 和 3-C);丙二醛含量呈现增加的趋势,在 300 mmol/L 时相对于 CK 增加了 74.2%(图 3-D)。随着 PEG-6000 浓度的增加,可溶性糖、蛋白质和脯氨酸含量也呈现先增加后减小的趋势,可溶性糖和脯氨酸含量在浓度为 20% 时达到最大值,相对于 CK 分别增加了 58.1% 和 44.7%(图 3-A 和 3-C);可溶性蛋白质含量在浓度为 15% 时达到了最大值,相对于 CK 增加了 30.8%(图 3-B);丙二醛含量呈现增加的趋势,相对于 CK 增加了 40.3%(图 3-D)。以上结果表明,低浓度的盐、干旱胁迫促进沙蒿幼苗中可溶性糖、蛋白质和脯氨酸积累,较高浓度的胁迫显著降低其含量,而丙二醛含量在盐、干旱胁迫下均逐渐增加。

2.4 盐、干旱胁迫对幼苗中 SOD、POD、CAT 和 APX 活性的影响

不同浓度 NaCl 和 PEG 处理对幼苗中保护酶 SOD、POD、CAT 和 APX 活性的影响如图 4 所示。随着 NaCl 浓度增加,SOD、POD、CAT 和 APX 活性均呈现先增加后减小的趋势,均在 100 mmol/L 时达到最

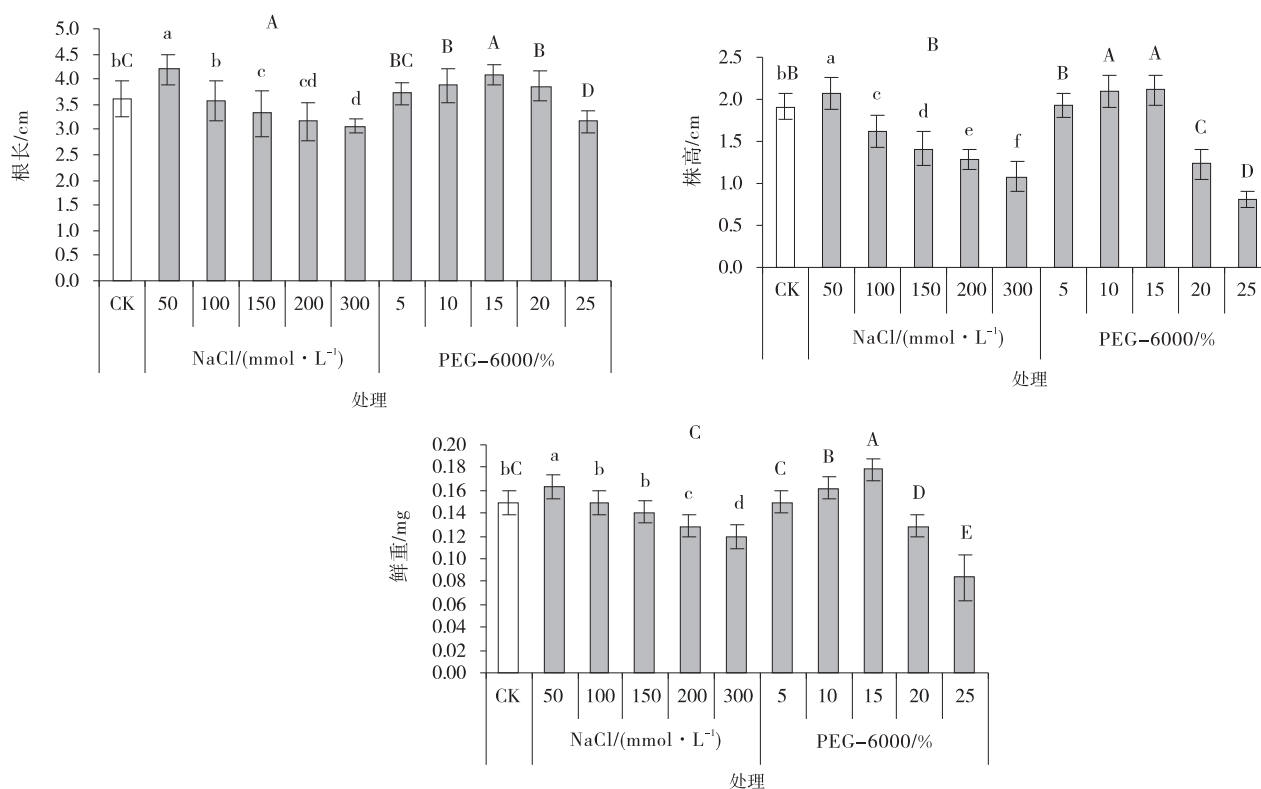


图 2 不同浓度 NaCl 和 PEG-6000 处理对沙蒿幼苗根长、株高和鲜重的影响

Fig. 2 Effect of different concentrations of NaCl and PEG-6000 on root length, plant height and fresh weight of *A. desertorum* seedlings

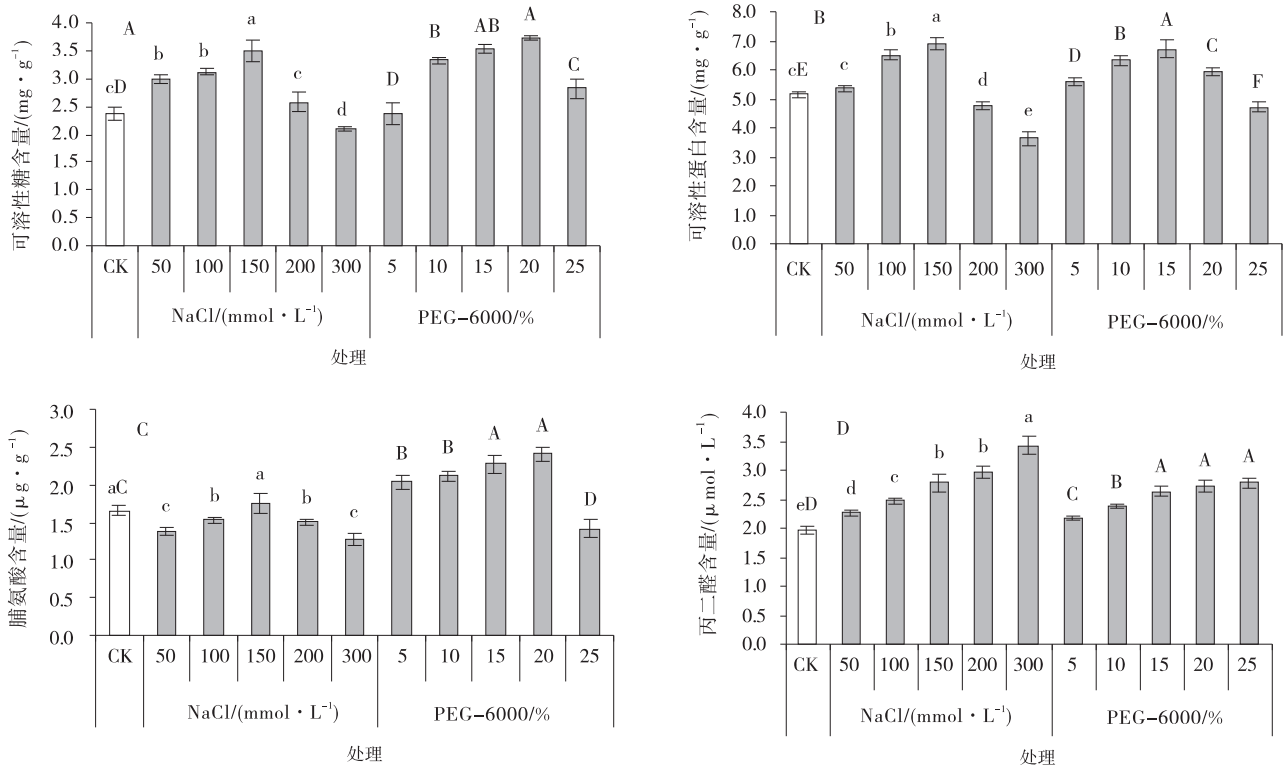


图3 不同浓度NaCl和PEG-6000处理对沙蒿幼苗中可溶性糖、蛋白质、脯氨酸和丙二醛含量的影响

Fig. 3 Effect of different concentrations of NaCl and PEG-6000 on contents of soluble sugar, protein, proline and malondialdehyde in *A. desertorum* seedlings

大值,相对于CK分别增加了46.5%,42.1%,5.8%和64.3%。随着PEG浓度增加,SOD、POD、CAT和APX活性也呈现先增加后减小的趋势,SOD、CAT和APX活性在15%时达到最大值,相对于CK分别增加了90.2%、25.7%和59.7%;POD活性在20%时达到最大值,相对于CK增加了60.9%。以上结果表明,低浓度盐、干旱胁迫促使沙蒿幼苗中SOD、POD、CAT和APX活性增加,高浓度使得酶活性显著下降。

3 讨论

干旱荒漠区降水稀少,蒸发强烈,并伴有土壤盐碱化,植物在荒漠条件下生存,有其特殊的适应机制^[15]。种子萌发阶段是荒漠植物生命周期的关键阶段,其萌发能力影响着植物种群的分布^[16]。在荒漠植物种子萌发过程中,不仅受到自身结构的影响,还受到水分、温度、光照、沙埋深度、盐分胁迫等因素单独或综合作用的影响,其中水分和盐分是决定荒漠植物种子萌发的重要生态因子^[15-16]。本研究发现,低浓度盐(NaCl,<50 mmol/L)和干旱(PEG-6000,<15%)

胁迫对沙蒿种子萌发抑制不显著,或具有一定的促进效果,而高浓度则具有显著的抑制作用,这与前人研究盐、干旱胁迫影响其种子萌发的结果基本一致^[5-7]。很多研究表明,盐胁迫可以通过降低植物的水分利用率、改变植物的光合性能和干物质累积能力、影响植物的蛋白质结构,诱发多种因素延迟并阻止种子萌发^[17]。干旱胁迫会促使种子体内ABA浓度快速上升,诱导ABA-insensitive 3(ABI3)和ABI5基因过表达,进而启动晚期胚胎发育程序,抑制胚胎生长,降低种子的萌发率^[18]。

种子萌发后,幼苗植株能够逐渐通过光合作用供给能量进行自养,对非生物逆境的抵御能力逐渐提高^[19]。本研究发现,随着盐胁迫(NaCl)程度的增加,幼苗根长、株高和鲜重逐渐下降;而低浓度干旱胁迫(PEG-6000)可促进幼苗生长,高浓度则抑制。与种子萌发率相比,幼苗根长、株高和鲜重的下降幅度明显降低,这表明幼苗对盐、旱的耐受能力逐渐增强。

逆境胁迫也会使幼苗植株出现多种不良的生理生化反应,影响幼苗的形态建成过程^[19]。干旱、盐渍

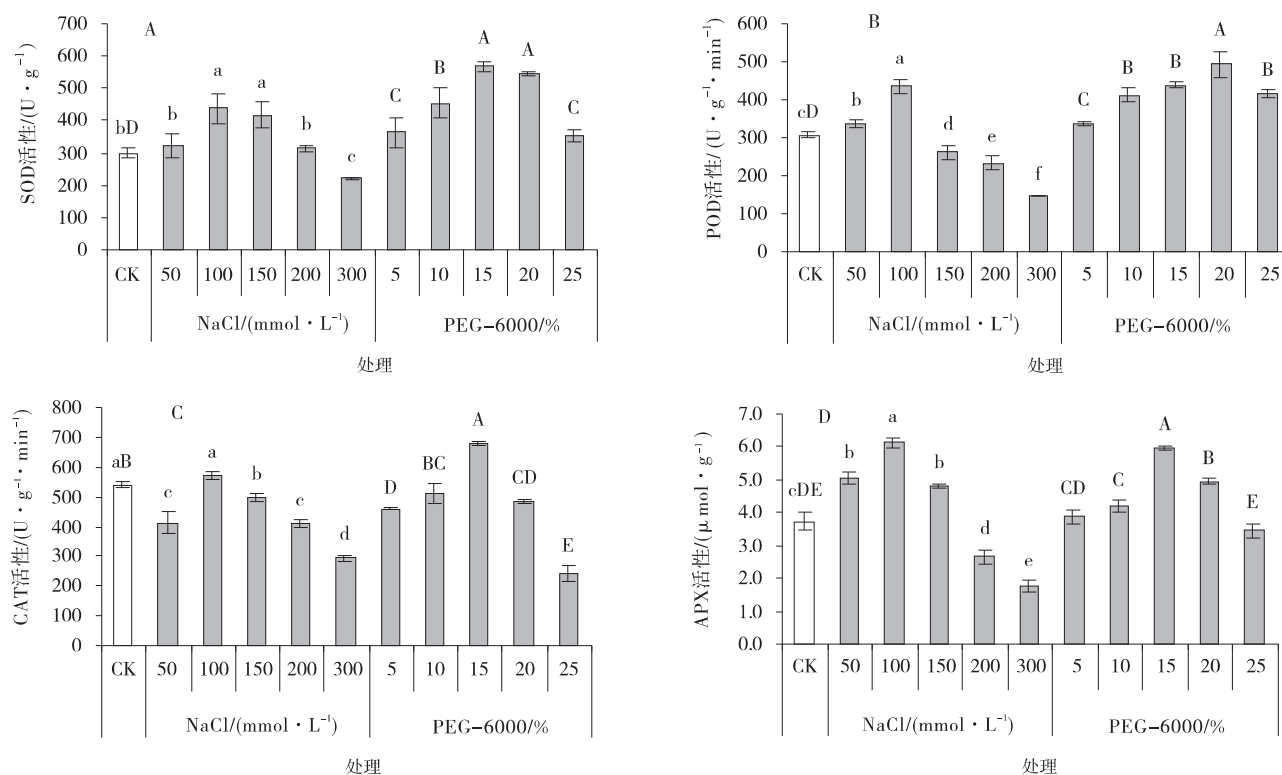


图 4 不同浓度 NaCl 和 PEG-6000 处理对沙蒿幼苗中 SOD、POD、CAT 和 APX 活性的影响

Fig. 4 Effect of different concentrations of NaCl and PEG-6000 on contents of SOD, POD, CAT and APX

in *A. desertorum* seedlings

和低温等非生物逆境引起的渗透胁迫是抑制植物生长发育和产量形成的重要因素,为了适应渗透胁迫环境,植物采用主动调节增加溶质(如可溶性糖和脯氨酸)来降低水势,维持体内的水分平衡,从而降低渗透势,以降低或消除渗透胁迫产生的伤害,保证作物的正常生长^[20]。本研究发现,在低浓度 NaCl 和 PEG-6000 胁迫下,可溶性糖、蛋白质和脯氨酸含量逐渐增加,而高浓度则显著下降;这表明沙蒿植株在一定的盐、旱胁迫范围内,可通过调节渗透物质来适应逆境,当达到一定极限时,植株开始出现萎蔫甚至死亡。而膜脂过氧化的最终产物丙二醛,其含量持续增加,表明沙蒿植株在面对逐渐增加的盐、旱胁迫时,感知遭受逆境伤害程度的预警能力或信号逐渐增强。

逆境胁迫会破坏植物细胞内的稳态环境,使植物细胞内活性氧的含量增加,从而引起植物细胞内一系列的防御响应,不仅包括非酶类(如抗坏血酸、黄酮类化合物和渗透调节物质),还包括酶类的活性氧清除系统,其中 SOD、POD、CAT 和 APX 在内的植物抗氧化酶系统是植物应对胁迫时的重要防御体系之一,它

能有效地保护植物以减轻环境胁迫对植物的伤害^[21]。本研究发现,沙蒿植株体内的酶类 SOD、POD、CAT 和 APX 活性与非酶类可溶性糖、蛋白质和脯氨酸含量的变化趋势基本一致,呈现低浓度盐、干旱胁迫酶活性增加,高浓度显著下降。很多研究已表明,当环境胁迫扰乱细胞稳态后,活性氧产生和清除的动态平衡被破坏,导致活性氧在细胞中过量积累,造成生物分子如脂质、蛋白质、核酸的氧化损伤,其水平的提高可能激活细胞中一个程序性细胞死亡途径,而抗氧化酶系统被认为是植物遭受环境胁迫时重要的防御体系^[22-23]。

4 结论

沙蒿种子萌发与幼苗形态建成对 NaCl 和 PEG-6000 胁迫的耐受阈值分别小于 50 mmol/L 和 15%。表明沙生植物沙蒿在长期的进化和繁衍过程中,已具备一定的耐受盐、干旱胁迫的能力,在适宜的逆境胁迫下可维持其种子正常萌发和幼苗生长及形态建成,但是极端的盐、干旱胁迫会抑制种子萌发、诱发已萌

发的幼苗死亡。

参考文献:

- [1] 陈彦生,张春林,丁士友,等. 陕北黄土高原蒿属植物的分类与分析[J]. 西北植物学报,1993,13(3):238-245.
- [2] 韩文娟,王铁娟,玉昉永. 5种蒿属沙生半灌木种子萌发耐旱性研究[J]. 种子,2015,34(2):42-45.
- [3] 苏日格嘎,王铁娟,孙海玉,等. 科尔沁沙地三种沙蒿植株构型特征与防风固沙效应研究[J]. 内蒙古大学学报(自然科学版),2015,46(3):270-276.
- [4] 霍平慧,李剑峰,师尚礼,等. 碱性盐胁迫对超干贮藏苜蓿种子幼苗生长及抗性的影响[J]. 中国农业科学,2014,47(13):2643-2651.
- [5] 马琳,李红丽,董智,等. 不同浓度 NaCl 盐处理对 4 种牧草种子萌发和生长的影响[J]. 内蒙古农业大学学报(自然科学版),2009,30(2):125-130.
- [6] 张元恺,李亚,张剑挥,等. 盐害和模拟干旱条件对沙蒿种子萌发的影响[J]. 种子,2019,38(11):7-11.
- [7] 陈东凯,骆汉,马瑞,等. 沙蒿种子萌发对 NaCl 及聚乙二醇胁迫的响应[J]. 水土保持通报,2021,41(1):161-166.
- [8] 蔺吉祥,李晓宇,唐佳红,等. 温度与盐、碱胁迫交互作用对小麦种子萌发的影响[J]. 作物杂志,2011,(6):113-116.
- [9] Dubois M, Gilles K A, Hamilton J K, *et al.* Colorimetric method for determination of sugars and related substances [J]. Analytical Chemistry, 1956, 28(3):350-356.
- [10] Spector T. Refinement of the coomassieblue method of protein quantitation[J]. Journal of Environmental Conservation Engineering, 1983, 12(9):594-595.
- [11] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京:高等教育出版社,2007:164-165,260-261.
- [12] 施海涛. 植物逆境生理学实验指导[M]. 北京:科学出版社,2016:14-15,74-75.
- [13] 陈晓敏. 测定切花中过氧化氢酶活性的 3 种常用方法的比较[J]. 热带农业科学,2002,22(5):13-16.
- [14] 沈文飏,徐朗莱,叶茂炳,等. 抗坏血酸过氧化物酶活性测定的探讨[J]. 植物生理学通讯,1996,32(3):203-205.
- [15] 张勇,薛林贵,高天鹏,等. 荒漠植物种子萌发研究进展[J]. 中国沙漠,2005,25(1):106-112.
- [16] 任珺,余方可,陶玲. 荒漠植物种子逆境萌发研究进展[J]. 植物研究,2011,31(1):121-128.
- [17] Ibrahim EA. Seed priming to alleviate salinity stress in germinating seeds[J]. Journal of Plant Physiology, 2016, 192:38-46.
- [18] Lopez-Molina L, Mongrand S, McLachlin D T, *et al.* ABI5 acts downstream of ABI3 to execute an ABA-dependent growth arrest during germination [J]. The Plant Journal, 2002, 32(3):317-328.
- [19] 徐佳慧,赵晓亭,毛凯涛,等. 非生物逆境胁迫下的种子萌发调控机制研究进展[J]. 陕西师范大学学报(自然科学版),2021,49(3):71-83.
- [20] 杨德光,刘永玺,张倩,等. 作物渗透调节及抗渗透胁迫基因工程研究进展[J]. 作物杂志,2015,1:6-13.
- [21] 杨舒贻,陈晓阳,惠文凯,等. 逆境胁迫下植物抗氧化酶系统响应研究进展[J]. 福建农林大学学报(自然科学版),2016,45(5):481-489.
- [22] Kanazawa S, Sano S, Koshiba T, *et al.* Changes in antioxidative enzymes in cucumber cotyledons during natural senescence: comparison with those during dark-induced senescence [J]. Physiologia Plantarum, 2000, 109(2):211-216.
- [23] Hu L, Li H, Pang H, *et al.* Responses of antioxidant gene, protein and enzymes to salinity stress in two genotypes of perennial ryegrass (*Lolium perenne*) differing in salt tolerance [J]. Journal of Plant Physiology, 2012, 169(2):146-156.

Effect of salt and drought stresses on seed germination and seedling physiological characteristics of *Artemisia desertorum*

LI Yi-jun^{1,2}, GUO Shu-jiang^{1,2*}, YANG Zi-hui^{1,2,3}

(1. Gansu Desert Control Reserch Institute, Lanzhou 730070, China; 2. Gansu Minqin National Studies Station for Desert Steppe Ecosystem, Minqin 733300, China; 3. State Key Laboratory Breeding Base of Desertification and Aeolian Sand Disaster Combating, Wuwei 733000, China)

Abstract: 【Objective】 To investigate the effect of salt and drought stresses on seed germination and seedling physiological characteristics of *Artemisia desertorum*, as well as find out their critical points for stress tolerance, this will be favor of ensuring seed germination and seedling growth under adverse conditions. 【Method】 The experiments were conducted on germination rate, seedling biomass, the content of osmotic adjustment substances and antioxidant enzyme activities in *A. desertorum* at different treatments with NaCl (50, 100, 150, 200 and 300 mmol/L) and PEG-6000 (v/v, 5%, 10%, 15%, 20% and 25%) at 25 °C. 【Result】 The germination rate and seedling growth (root length, plant height and fresh weight) was slightly inhibited or improved at lower concentrations of NaCl (<50 mmol/L) and PEG-6000 (<15%), while they were significantly inhibited at higher concentrations. The content of osmotic adjustment substances (soluble sugar, protein and proline) and the activities of oxygen scavenging enzymes (SOD, POD, CAT and APX) exhibited a gradual increase with lower concentrations of NaCl and PEG-6000, while they decreased significantly with higher concentrations. The content of malondialdehyde that is an end product of membrane lipid peroxidation increased in response to the NaCl and PEG-6000 stresses. 【Conclusion】 The critical concentrations of NaCl and PEG-6000 for seed germination and seedling morphogenesis of *A. desertorum* were less than 50 mmol/L and 15%, respectively. These findings provide useful references for the improvement of the seed germination rate and seedling survival rate. The results have revealed the adaptation mechanism to salt and drought stresses which helps with protecting the germplasm resource of *A. desertorum*.

Key words: *Artemisia desertorum*; salt stress; drought stress; seed germination; seedling growth; osmotic adjustment substance; antioxidant enzyme