

NaCl 胁迫对藜麦幼苗生长和 抗氧化酶活性的影响

刘文瑜, 杨发荣*, 黄 杰, 魏玉明, 金 茜

(甘肃省农业科学院 畜牧与绿色农业研究所, 兰州 730070)

摘 要:以国内首个藜麦自育品种“陇藜 1 号”为材料, 采用温室盆栽法, 以蒸馏水处理作为共同对照(CK), 分别用 100、200、300、400 和 500 mmol/L NaCl 水溶液处理藜麦种子和盆栽幼苗, 通过测定种子萌发指标及处理后第 5、10、15 天藜麦幼苗叶片叶绿素、可溶性糖、脯氨酸、MDA 含量及抗氧化酶活性, 分析 NaCl 胁迫对藜麦生长发育及其生理特性的影响, 探讨藜麦的耐盐生理机制。结果表明: (1) 随 NaCl 浓度的升高, 藜麦种子发芽率、发芽势、发芽指数和活力指数先升高后下降, 且在 200 mmol/L NaCl 处理下种子各发芽指标均达到最高, 比 CK 分别升高了 6.40%、28.18%、20.77% 和 30.91%。 (2) 随 NaCl 浓度的升高, 藜麦幼苗根部和茎部生长均受到抑制, 且茎部生长受到抑制程度大于根部。 (3) 随 NaCl 浓度的升高和处理时间的延长, 藜麦幼苗叶片叶绿素含量先升高后下降, 可溶性糖、脯氨酸和 MDA 含量逐渐升高, SOD、POD、CAT 和 APX 活性增强。研究发现, 低浓度盐胁迫处理可增加藜麦幼苗叶片内渗透调节物质含量, 增强抗氧化酶活性, 清除多余活性氧, 从而促进幼苗根系生长, 提高幼苗耐旱性; 初步推断藜麦耐盐阈值为 200~300 mmol/L NaCl。

关键词: 藜麦; NaCl 胁迫; 种子萌发; 幼苗生长; 抗氧化酶

中图分类号: Q945.78

文献标志码: A

Response of Seedling Growth and the Activities of Antioxidant Enzymes of *Chenopodium quinoa* to Salt Stress

LIU Wenyu, YANG Farong*, HUANG Jie, WEI Yuming, JIN Qian

(Institute of Pasture and Green Agriculture, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou 730070, China)

Abstract: Using quinoa variety “Longli 1” as material, we pretreated the seeds and seedlings with different NaCl concentrations (100, 200, 300, 400, 500 mmol/L), determined the seed germination indexes, the contents of chlorophyll, soluble sugar, proline, MDA and the activities of antioxidant enzymes in different period of seedlings to study the effects on seed germination, seedling growth and physiological characteristics of *Chenopodium quinoa* under salt stress. The results showed: (1) With the concentrations of NaCl increased, seed germination rate, seed energy, seed index and vigor index were increased and then decreased, when the seeds were treated with 200 mmol/L NaCl, the four indexes were increased 6.40%, 28.18%, 20.77% and 30.91% than that of CK; (2) root and stem growth of quinoa seedlings were inhibited when the seedlings were treated with different NaCl concentrations, and the inhibiting effects on stem growth were stronger than that of root; (3) with increasing the NaCl concentrations and prolonging the treatment time, chlorophyll contents of seedling leaves increased and then decreased, soluble sugar, pro-

收稿日期: 2017-04-14; 修改稿收到日期: 2017-08-15

基金项目: 国家自然科学基金 (31660357); 甘肃省农业生物技术研究与应用开发项目 (GNSW-2015-23); 甘肃省科技支撑计划 (1504NKCA078-1)

作者简介: 刘文瑜 (1985—), 女, 博士, 助理研究员, 主要从事植物逆境生态生理研究。E-mail: yu850721.lemon@163.com

* 通信作者: 杨发荣, 研究员, 主要从事藜麦栽培育种研究。E-mail: lzyfr08@163.com

line and MDA contents increased, and the activities of SOD, POD, CAT and APX also increased. We concluded that the salt threshold value of quinoa was 200–300 mmol/L.

Key words: Quinoa; NaCl stress; seed germination; seedling growth; anti-oxidase enzymes

盐害是当前农业生产上重要逆境危害之一,严重制约农作物生产和农业的可持续发展。据联合国粮农组织(FAO)统计,目前全世界盐渍化土地面积达 10 亿 hm^2 ,中国现有各类盐渍土面积共约 9 913 万 hm^2 ,特别是中国西北地区盐渍土所占比例较大,其中甘肃盐渍化土壤面积约为 141.3 万 hm^2 ,盐渍化耕地面积占 22.81%^[1]。由于人为因素和全球气候变化的影响,盐渍化土地面积逐年增加,农业生态环境恶化。因此改良并利用盐渍土及修复农业生态环境是目前农业生产中亟待解决的关键问题。盐逆境可以直接或间接地影响植物生理生化反应,如植物的光合作用、酶、蛋白质合成及脂质代谢^[2]。

藜麦(*Chenopodium quinoa* Wild),又称南藜麦、印第安麦,为一年生双子叶植物,是原产于南美洲安第斯山脉的一种苋科藜亚科藜属植物。目前在甘肃、青海、宁夏等地均有种植^[3],且种植面积逐年增加。藜麦富含蛋白质、人体必需氨基酸、矿物质、维生素等多种营养物质,被 FAO 认定为唯一一种单体即可满足人类基本营养需求的食物^[4]。藜麦具有抗寒、抗旱、耐盐碱等生物学特征^[5]。长期理论实践证明,种植耐盐植物是盐渍化土壤改良利用最直接、最有效的模式^[6],但可种植的耐盐作物品种却很稀少。本试验以国内首个自育藜麦品种“陇藜 1 号”为材料,采用温室盆栽的方法育苗,用不同盐浓度处理藜麦幼苗,并在处理的不同时期取幼苗全株和叶片,测定生长指标和生理生化指标,明确盐胁迫对藜麦生长发育和生理特性的影响,探究藜麦耐盐的生理机制,对今后选育耐盐品种以及提高盐渍化土地利用效率提供理论指导。

1 材料和方法

1.1 试验材料

供试藜麦品种“陇藜 1 号”种子由甘肃省农业科学院畜牧与绿色农业研究所提供,千粒重 3.49 g。

1.2 试验设计

1.2.1 藜麦种子萌发试验 本试验于 2016 年 4 月在甘肃省农业科学院畜牧与绿色农业研究所实验室进行。挑选饱满、大小一致且无病虫害的“陇藜 1 号”藜麦种子,用 0.2% HgCl_2 浸泡 3~5 min,用蒸馏水冲洗 5~6 次后,均匀地置于垫有双层滤纸的培

养皿($\varphi=9\text{ cm}$)中,每皿 50 粒种子。试验以蒸馏水为对照(CK),设置 5 个盐浓度梯度,分别为 100、200、300、400 和 500 mmol/L,每皿中分别加入相对应浓度的 NaCl 溶液 8 mL,每个处理做 3 个重复,将所有培养皿置于温度(25 ± 1) $^{\circ}\text{C}$ 、12 h 光照/12 h 黑暗、湿度 80%的恒温光照培养箱中进行培养,共培养 7 d,每天统计发芽种子数。

1.2.2 藜麦幼苗生长实验 本试验于 2016 年 4~6 月在甘肃省农业科学院温室和畜牧与绿色农业研究所实验室完成。用蒸馏水浸泡“陇藜 1 号”种子 30 min 后播种于装有 2 kg 沙壤土的花盆(口径 26 cm,底部直径 12 cm,高 8 cm)中,每盆播种 30 粒,播种后覆蛭石,置于温室中,室温 20~25 $^{\circ}\text{C}$,前后通风,自然光照,正常浇水。待幼苗长至 6~8 叶期时进行定苗,每盆留苗 10 株,并进行 5 个盐浓度(同 1.2.1)梯度处理,以蒸馏水为对照(CK),每个处理重复 5 次。每个花盆中浇入各浓度盐溶液 3 L,于处理后的第 5、10 和 15 天分别取全株及叶片进行形态指标及生理生化指标测定。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 萌发指标 萌发处理后以种子出现胚轴作为萌发标准^[7]。处理后每 24 h 统计发芽种子数,直至发芽试验结束,计算种子发芽率、发芽势和发芽指数。计算公式如下:

$$\text{发芽率}(GP)=\text{发芽种子数}/\text{供试种子数}\times 100\%^{[8]}$$

$$\text{发芽势}(GE)=3\text{ d 发芽种子数}/\text{供试种子数}\times 100\%^{[8]}$$

$$\text{发芽指数}(GI)=\sum(Gt/Dt)^{[9]}$$

$$\text{活力指数}(VI)=GI\times \text{第 7 天正常幼苗平均鲜重}^{[9]}$$

式中, Gt 为时间 t 天的发芽种子数, Dt 为相应天数;幼苗鲜重为 5 株幼苗的重量。

1.3.2 生长指标 分别在盐胁迫处理 5、10 和 15 d 后,将植株连根取出,洗净根部泥土,后用滤纸吸干根部及叶面水分,分别用直尺测定株高和根长。每个指标重复测定 5 次。

1.3.3 生理生化指标 叶绿素含量的测定采用乙醇法^[10];可溶性糖含量测定采用蒽酮乙酸乙酯法^[10];脯氨酸含量测定采用酸性茚三酮法^[11];丙二醛(MDA)含量测定采用硫代巴比妥酸(TBA)法^[11];超氧化物歧化酶(SOD)活性测定参照

Huang^[12] 的方法并稍作改动;过氧化物酶(POD)活性测定参照 Shi 等^[13] 方法;过氧化氢酶(CAT)活性测定参照 Abei 等^[14] 方法;抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性测定参照 Nakano 和 Asada^[15] 方法。每个指标重复测定 3 次。

1.4 数据分析

采用 Excel 2010 和 SPSS 17.0 进行数据整理和分析,数据结果以“平均值±标准误”表示,用 Sigma Plot 12.5 作图。

2 结果与分析

2.1 不同浓度盐处理对藜麦种子萌发的影响

由表 1 可知,随盐浓度的增加,藜麦种子发芽率、发芽势、发芽指数及活力指数均呈先升高后降低的趋势,并均在 NaCl 浓度为 200 mmol/L 时达到最大值,此时与 CK 相比分别显著升高了 6.40%、28.18%、20.77%和 30.91%($P<0.05$)。当 NaCl 浓度达到 500 mmol/L 时,藜麦种子发芽率、发芽势、发芽指数及活力指数最低,较 CK 处理分别显著降低了 76.92%、82.55%、80.47%和 97.27%。以上结果说明低浓度盐处理促进藜麦种子萌发,高浓度盐处理对种子萌发起到抑制作用。

2.2 不同浓度盐处理对藜麦幼苗生长的影响

由表 2 显示,相同处理时间内不同盐浓度处理下,藜麦幼苗株高随盐浓度的升高呈逐渐降低的趋势,而根长呈先升高后降低的趋势,且各处理间差异显著($P<0.05$)。其中,在处理第 5、10 和 15 天,当 NaCl 处理浓度达到 500 mmol/L 时,藜麦幼苗株高较 CK 处理分别显著降低了 35.5%、30.7%和 29.0%,而其根长在处理第 5 天比对照显著增加 40.4%,在第 10、15 天无显著变化。

在相同浓度处理下,随着处理天数的增加,藜麦幼苗株高和根长均逐渐升高。在处理的第 15 天,各

浓度 NaCl 处理藜麦幼苗株高比处理第 5 天分别升高了 8.3%、13.3%、6.9%、8.0%、14.0%、19.4%,根长则分别升高 60.6%、31.0%、23.1%、10.0%、8.6%和 9.1%。可见,各浓度盐胁迫均不同程度地促进幼苗根系生长,却显著抑制了株高生长。

2.3 盐处理对藜麦叶片叶绿素含量的影响

如图 1 所示,随着盐胁迫浓度的增大以及胁迫时间的延长,藜麦幼苗叶片中叶绿素含量呈先上升后下降的趋势(图 1,C),在处理第 5、10 和 15 天,藜麦幼苗叶片中叶绿素含量均在盐浓度为 200 mmol/L 时达到最大值,此时分别显著高于对照(CK)51.3%、46.2%和 46.4%。同时与 CK 相比,藜麦幼苗叶片中叶绿素 a 的含量随着盐浓度的升高呈先升高后下降的变化趋势,叶绿素 b 的含量在处理第 5 天和第 10 天呈先升高后下降的趋势,在第 15 天呈逐渐下降的趋势,且浓度越高下降越明显(图 1,A、B),其中,500 mmol/L 盐浓度处理显著低于对照(CK),200 和 300 mmol/L 处理下与对照(CK)差异显著。另外,随着处理时间的延长,各盐浓度下幼苗叶片叶绿素 a/b 呈先升高后下降的变化趋势,盐浓度为 500 mmol/L 时,叶绿素 a/b 最小。结果说明,500 mmol/L 盐浓度处理对藜麦幼苗叶片光合色素含量的影响最大,200~300 mmol/L 盐浓度是影响藜麦幼苗叶片光合色素的阈值。

2.4 盐处理对藜麦叶片渗透调节物质含量的影响

随着盐浓度的升高,相同处理时间内不同处理下藜麦幼苗叶片可溶性糖含量呈逐渐升高的趋势,当 NaCl 浓度达到 500 mmol/L 时,藜麦幼苗叶片内可溶性糖含量显著高于其他处理($P<0.05$),分别比对照 CK 高 54.6%、66.3%和 78.4%;同一盐浓度处理下藜麦幼苗叶片可溶性糖含量随着处理时间的延长逐渐升高,在盐胁迫处理的第 15 天,不同盐浓度处理下藜麦幼苗叶片可溶性糖含量分别较处理

表 1 不同浓度盐胁迫对藜麦种子萌发的影响
Table 1 The seed germination of quinoa under salt stress

处理 Treatment/(mmol/L)	发芽率 Germination percentage (GP)/%	发芽势 Germination energy (GE)/%	发芽指数 Germination index(GI)	活力指数 Vigor index (VI)
0(CK)	86.67±5.69bc	55.19±1.43b	44.96±2.51b	1.10±0.05c
100	91.11±1.92ab	69.26±1.43a	51.76±0.45a	1.27±0.08b
200	92.22±4.28a	70.74±5.46a	54.30±4.37a	1.44±0.15a
300	84.44±4.28c	47.78±5.77c	39.74±3.25c	0.80±0.05d
400	46.67±5.69d	18.52±3.21d	18.58±1.91d	0.24±0.05e
500	20.00±5.69e	9.63±2.85e	8.78±3.03e	0.03±0.01f

注:同列不同小写字母表示处理间在 0.05 水平差异显著;下同
Note: Different normal letters in the same column indicate significant difference among treatments at 0.05 level; The same as below

表 2 盐胁迫下藜麦幼苗生长的变化

Table 2 The seedling growth of quinoa under salt stress

生长指标 Growth index	处理 Treatment/(mmol/L)	处理时间 Treatment time/d		
		5	10	15
株高 Plant height/cm	0(CK)	20.0±1.3a	20.5±1.0a	21.7±1.5a
	100	17.5±1.0b	17.5±1.1b	19.8±0.3b
	200	16.5±1.3b	17.0±0.5bc	17.6±0.3c
	300	15.5±0.9bc	16.0±0.9cd	16.7±0.7cd
	400	14.3±1.0cd	15.3±0.3de	16.3±0.8cd
	500	12.9±0.8d	14.2±0.8e	15.4±0.2d
根长 Root length/cm	0(CK)	5.2±1.0c	7.2±0.8b	8.3±0.3ab
	100	6.3±0.7bc	7.5±0.3ab	8.3±0.7ab
	200	8.3±1.1a	8.6±0.7a	9.2±0.2a
	300	7.1±0.4ab	8.4±0.6ab	8.7±0.2ab
	400	7.7±1.3ab	7.9±1.2ab	8.4±0.1ab
	500	7.3±0.3ab	7.6±0.3ab	8.0±0.9b

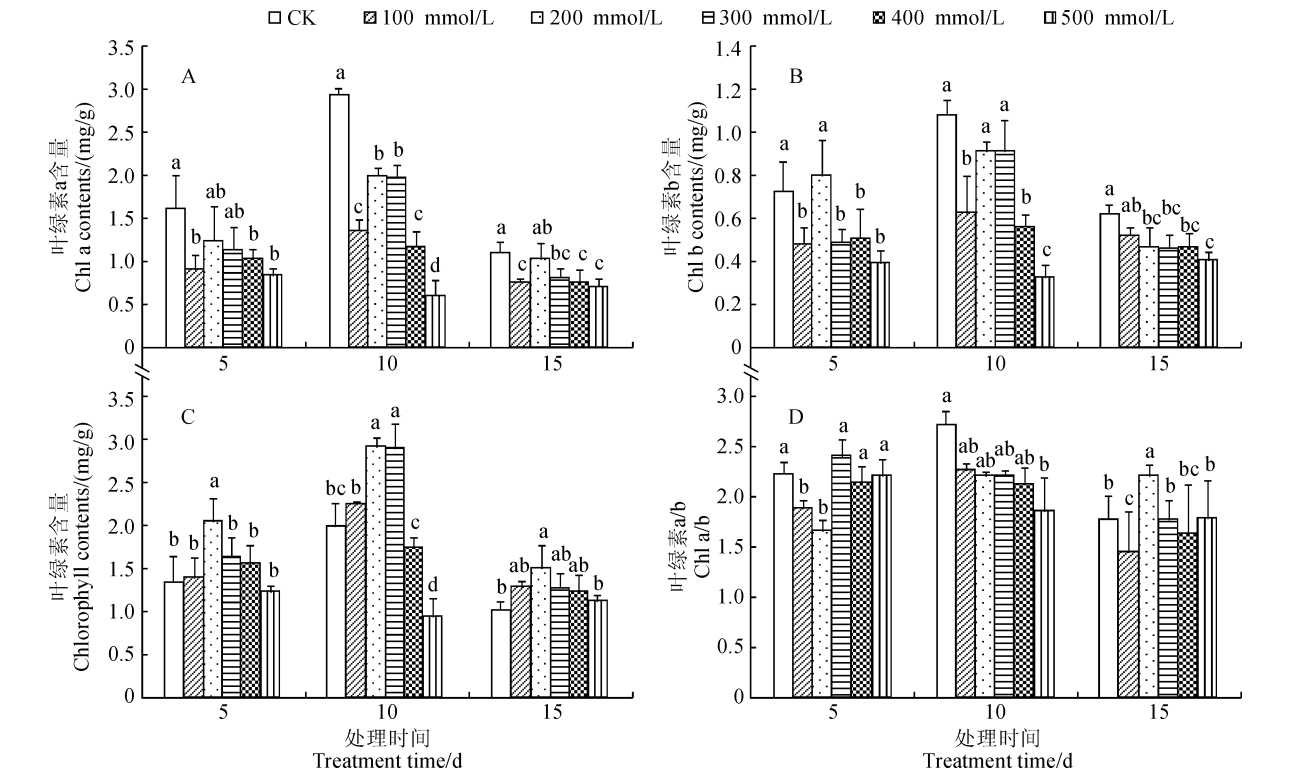


图 1 盐胁迫下藜麦幼苗叶片叶绿素含量的变化

Fig. 1 The chlorophyll content in quinoa seedling leaves under salt stress

第 5 天升高了 43.1%、59.4%、66.5%、74.1%、67.5%和 65.0%(图 2, A)。同时,在相同时间内,随着盐浓度的升高,藜麦幼苗叶片脯氨酸含量逐渐升高,当 NaCl 处理浓度为 500 mmol/L 时,藜麦幼苗叶片内脯氨酸含量达到峰值,显著高于其他处理 ($P<0.05$),较 CK 分别升高了 289.0%、177.7%和

191.2%;相同盐浓度处理下,随着处理时间的延长,藜麦幼苗叶片脯氨酸含量逐渐升高,处理第 15 天较处理第 5 天分别升高了 124.5%、51.1%、69.1%、55.7%、41.8%和 68.1%(图 2, B)。以上结果说明,不同浓度盐胁迫促进藜麦幼苗叶片可溶性糖和脯氨酸含量积累,即植物体内通过渗透调节物质的积

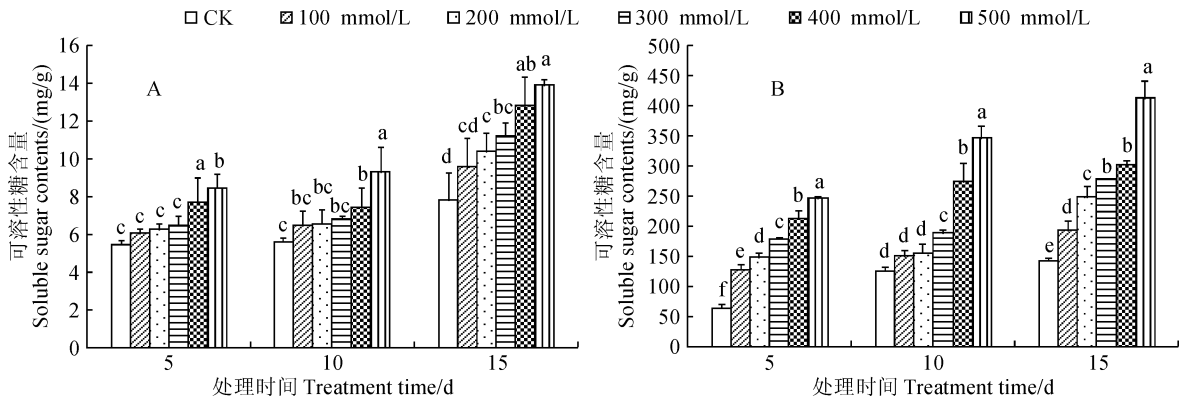


图 2 盐胁迫下藜麦幼苗叶片可溶性糖和脯氨酸含量的变化
Fig. 2 The contents of soluble sugar and proline in quinoa seedling leaves under salt stress

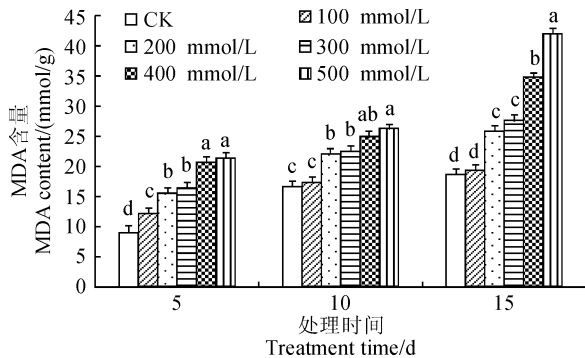


图 3 盐胁迫下藜麦幼苗叶片丙二醛含量的变化
Fig. 3 The contents of MDA in quinoa seedling leaves under salt stress

累以适应盐环境。

2.5 盐处理对藜麦叶片 MDA 含量的影响

图 3 显示,相同处理时间内随着盐浓度的升高,藜麦幼苗叶片 MDA 含量逐渐升高,当 NaCl 浓度为 500 mmol/L 时,其 MDA 含量达到峰值,分别较 CK 显著升高了 135.6%、57.5% 和 126.2%。随着处理时间的延长,相同盐浓度处理下藜麦幼苗叶片 MDA 含量逐渐升高,处理第 15 天较处理第 5 天藜麦幼苗叶片 MDA 含量分别升高了 105.1%、59.8%、66.9%、67.5%、68.9% 和 96.9%。

2.6 盐处理对藜麦叶片抗氧化酶活性的影响

首先,由图 4,A 可知,相同处理时间内藜麦幼苗叶片 SOD 活性随着盐浓度的升高呈先升高后下降的趋势,但均高于同期对照,且各处理间差异显著 ($P<0.05$)。当 NaCl 浓度为 300 mmol/L 时,处理 5、10、15 d 藜麦幼苗叶片内 SOD 活性均达到最大值,分别较 CK 相应升高了 45.8%、53.5% 和 59.8%;此后藜麦幼苗叶片 SOD 活性逐渐降低。在相同盐浓度处理下,藜麦幼苗叶片 SOD 活性随着盐胁迫处理时间的延长呈先升高后下降的趋势,各浓

度处理的第 15 天较处理的第 5 天分别下降了 33.9%、26.5%、28.1%、27.5%、15.3% 和 8.1%。

其次,如图 4,B 所示,相同处理时间内藜麦幼苗叶片 POD 活性也随着盐处理浓度的升高而先升后降,并均在 NaCl 浓度为 300 mmol/L 时,分别较 CK 显著升高了 471.4%、130.0% 和 116.7%,其后随着盐浓度的升高逐渐降低,却始终高于同期对照。相同盐浓度处理下随着处理时间的延长,藜麦幼苗叶片 POD 活性先升后降,处理第 10 天达到峰值,至处理第 15 天虽有下降,但仍高于处理第 5 天。

再次,随着盐浓度的升高,相同处理时间内藜麦幼苗叶片 CAT 活性先升高后下降,各处理间差异显著 ($P<0.05$);当 NaCl 浓度达到 200 mmol/L 时,各时间段内藜麦幼苗叶片 CAT 活性均最高,处理 5、10、15 d 时分别较 CK 升高了 98.8%、120.2% 和 86.6%。相同盐浓度处理下,藜麦幼苗叶片 CAT 活性随着处理时间的延长呈逐渐升高的趋势,各浓度在处理的第 15 天时,依次分别较处理第 5 天升高了 126.8%、134.7%、112.9%、196.0%、249.3% 和 442.2%(图 4,C)。

另外,随着盐浓度的升高,相同时间段内藜麦幼苗叶片 APX 活性呈先升高后下降的趋势,且各处理间差异显著 ($P<0.05$);当 NaCl 浓度为 200 mmol/L 时,各期藜麦幼苗叶片 APX 活性均达到峰值,此时分别较 CK 升高了 201.6%、18.3% 和 17.3%。在相同盐浓度处理下,藜麦幼苗叶片 APX 活性随处理时间的延长逐渐升高,处理第 15 d 时,各盐浓度处理下藜麦幼苗叶片 APX 活性均最强,分别较处理第 5 d 升高了 498.4%、131.6%、132.6%、179.8%、259.5% 和 470.5%(图 4,D)。

以上结果说明不同盐浓度处理对藜麦幼苗叶片抗氧化酶活性的影响不同,但基本上都有诱导增强作

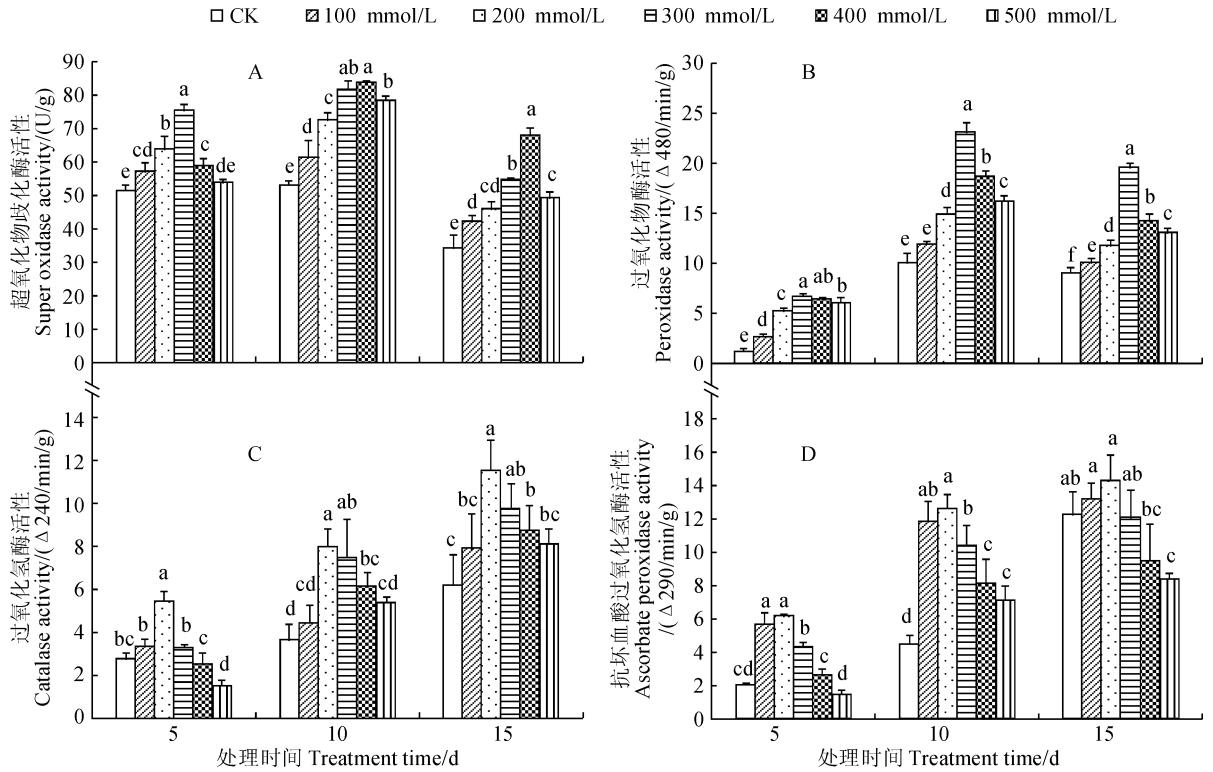


图 4 盐胁迫下藜麦幼苗叶片抗氧化酶活性的变化

Fig. 4 The activities of antioxidant enzymes in quinoa seedling leaves under salt stress

用,随着处理时间的延长,各种酶活性变化趋势也不尽相同;藜麦的耐盐阈值为 200~300 mmol/L。

3 讨论

3.1 藜麦种子萌发和幼苗生长对 NaCl 胁迫的响应

植物能否在盐渍化环境下生长主要取决于其种子的萌发和早期幼苗生长的状况^[16]。研究表明小麦种子发芽率随着盐浓度的升高呈现升高后下降的趋势^[17]。本试验结果发现,藜麦种子发芽率、发芽势、发芽指数和活力指数均随着盐浓度的升高呈先升高后下降的趋势。其发芽势在 200 mmol/L NaCl 处理下由对照处理的 86.67% 上升到 92.22%,而在 500 mmol/L 的盐浓度处理下下降到 20.00%,说明低盐浓度处理可有效促进藜麦种子萌发,高盐浓度则抑制萌发,这与吴琼^[18]对 NaCl 胁迫甘草种子萌发的研究结果相一致。造成这一现象的可能原因是较低的 NaCl 浓度提高了种子的吸胀吸水能力,从而促进藜麦种子的萌发,而高盐环境下种子不能从外界吸收足够的水分来合成萌发所需的各种酶和结构蛋白,难以完成细胞分裂分化、胚的生长^[19]。

植物生长发育过程中幼苗初期是感受土壤盐分含量变化最敏感的时期,其生长形态指标的变化量

是评估盐胁迫程度和植物耐盐能力的可靠标准^[20]。生物量是植物对盐胁迫反应的综合体现,也是体现植物耐盐性的直接指标之一^[21]。本试验结果发现,盐胁迫对藜麦幼苗地上部分生长的抑制作用强于地下部分,随着盐浓度的升高,相同时间段内藜麦幼苗茎叶生长受到显著抑制,株高逐渐下降,而藜麦幼苗根的生长在 0~200 mmol/L NaCl 处理得到促进,根长逐渐增加,在 300~500 mmol/L NaCl 处理下藜麦幼苗根的生长也受到抑制。这可能是低盐浓度促进了藜麦幼苗根尖的分生组织细胞的分裂速度,加速根系伸长生长,增强根系的吸水能力,而高盐浓度导致了藜麦幼苗根系发生渗透胁迫,从而抑制其生长。另外,叶绿素是植物进行光合作用最重要的光合色素,其含量的多少是反映植物光合能力的重要指标之一^[22]。本试验中随着 NaCl 浓度的升高和处理时间的延长,藜麦幼苗叶片叶绿素 a、b 含量、总叶绿素含量和叶绿素 a/b 先升高后下降,这与聂文鑫^[23]、常青山^[24]、周丹丹^[25]等在朴树、速生白榆上的研究结果一致。盐胁迫导致植物叶绿素含量下降的原因有两方面,一方面 NaCl 能提高叶片叶绿素酶活性,促进叶绿素分解;另一方面是类胡萝卜素含量降低,减少了对活性氧的猝灭,导致细胞内积累较多的氧自由基,加速了叶绿素的分解^[26]。

3.2 藜麦渗透调节物质对 NaCl 胁迫的响应

渗透调节是植物细胞中溶质颗粒数目净增的过程,是植物适应盐胁迫的化学机制^[27]。有机小分子,如可溶性糖、脯氨酸和可溶性蛋白在渗透调节中起重要作用。有研究显示,盐胁迫下萌发期甜高粱和春小麦脯氨酸和可溶性糖含量随盐浓度升高而增加^[28]。研究结果显示,0~200 mmol/L NaCl 处理时藜麦幼苗叶片可溶性糖含量差异不显著,其后随着 NaCl 浓度的升高而显著上升;随着胁迫处理时间的延长,幼苗叶片可溶性糖含量也呈上升趋势。这可能是由于高浓度的盐溶液改变了细胞膜透性,大量的细胞内物质外渗,导致可溶性糖含量增加。同时,藜麦幼苗叶片脯氨酸含量与可溶性糖变化趋势一致。以上结果进一步说明可溶性糖能提高细胞渗透调节能力和原生质胶体的稳定性,脯氨酸在调节细胞渗透势、稳定生物大分子结构、提高酶活、清除活性氧等方面起到重要作用^[9]。

3.3 藜麦活性氧代谢对 NaCl 胁迫的响应

盐胁迫导致的氧化胁迫会使细胞膜的透性发生改变,一方面对离子的选择性、流速、运输等产生影响;另一方面也造成了磷和有机物质的外渗,从而使细胞的生命活动受到影响^[29-30]。MDA 是植物逆境胁迫下产生的一种膜脂过氧化产物,其含量高低反映了植物受伤害程度^[31]。SOD、POD、CAT 和

APX 是植物体内重要的抗氧化酶,在植物体内可以清除逆境胁迫下细胞产生的活性氧,维持活性氧代谢平衡,保护膜结构,从而增强植物抵抗逆境胁迫的能力^[20, 24]。韩浩章等研究发现盐胁迫下秋季香樟幼苗叶片 MDA 含量随 NaCl 浓度的升高而增加, SOD 和 POD 活性呈先升后降的趋势^[32]。本试验结果发现,随 NaCl 处理浓度的升高,藜麦幼苗叶片 MDA 含量逐渐增加,抗氧化酶 SOD、POD、CAT 和 APX 活性在 0~300 mmol/L NaCl 处理时逐渐升高,在 400~500 mmol/L NaCl 处理下降低。说明低盐浓度下,细胞内抗氧化酶可以较好地清除细胞内产生的活性氧代谢物质,保护膜系统的完整性;在高盐土壤中,藜麦植株体内活性氧的产生速度大于降解速度,导致细胞膜损伤,蛋白质降解,抗氧化酶活性降低,清除活性氧能力下降。

综上所述,0~300 mmol/L NaCl 胁迫有利于藜麦种子的萌发,叶绿素含量增加,藜麦幼苗抗氧化酶活性增强,MDA 含量降低,促进藜麦幼苗生长;400~500 mmol/L NaCl 胁迫抑制种子萌发,幼苗叶片叶绿素含量下降,同化物减少,SOD、POD、CAT 和 APX 活性减弱,细胞内活性氧物质含量增加,膜质过氧化程度加剧,最终导致藜麦幼苗地上部分生长受到抑制,甚至枯萎死亡。因此,初步推断藜麦耐盐阈值为 200~300 mmol/L。

参考文献:

- [1] 郭世乾,崔增团,傅亲民. 甘肃省盐碱地现状及治理思路与建议[J]. 中国农业资源与区划, 2013, **34**(4): 75-79.
GUO S Q, CUI Z T, FU Q M. Idea and suggestions on saline-alkali soil status quo and managements in Gansu Province[J]. *Chinese journal of Agricultural Resources and Regional Planning*, 2013, **34**(4): 75-79.
- [2] ADEYEMI O A, NQOBILE A M, TAOFIK O S, *et al.* A novel inhibitor of cytokinin degradation (INCYDE) influences the biochemical parameters and photosynthetic apparatus in NaCl-stressed tomato plants[J]. *Plata*, 2014, 240: 877-889.
- [3] 顾 炯,黄 杰,魏玉明,等. 藜麦研究进展及发展前景[J]. 中国农学通报, 2015, **31**(30): 201-204.
GU X, HUANG J, WEI Y M, *et al.* Development prospects and research of *Chenopodium quinoa*[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2015, **31**(30): 201-204.
- [4] 杨发荣,黄 杰,魏玉明,等. 藜麦生物学特性及应用[J]. 草业科学, 2017, **34**(3): 607-613.
YANG F R, HUANG J, WEI Y M, *et al.* A review of biological characteristic, applications, and culture of *Chenopodium quinoa*[J]. *Pratacultural Science*, 2017, **34**(3): 607-613.
- [5] 黄 杰,杨发荣,李敏权,等. 13 个藜麦材料在甘肃临夏旱作区适应性的初步评价[J]. 草业学报, 2016, **25**(3): 191-201.
HUANG J, YANG F R, LI M Q, *et al.* Preliminary evaluation of adaptability of 13 quinoa varieties in the Linxia arid region of Gansu Province, China[J]. *Acta Pratacultural Sinica*, 2016, **25**(3): 191-201.
- [6] 龙卫华. 油菜发芽期耐盐评价、筛选与盐胁迫下根转录组分析[D]. 北京:中国农业科学院, 2015.
- [7] MARIA A, FELIPE A, JUAN A. Germination and ROS detoxification in bell pepper (*Capsicum annuum* L.) under NaCl stress and treatment with microalgae extracts[J]. *Protoplasma*, 2013, 250: 33-42.
- [8] 刘凤岐,刘杰淋,朱瑞芬,等. 4 种燕麦对 NaCl 胁迫的生理响应及耐盐性评价[J]. 草业学报, 2015, **24**(1): 183-189.
LIU F Q, LIU J L, ZHU R F, *et al.* Physiological responses and tolerance of four oat varieties to salt stress[J]. *Acta Pratacultural Sinica*, 2015, **24**(1): 183-189.
- [9] 刘文瑜,杨宏伟,魏小红,等. 外源 NO 调控盐胁迫下蒺藜苜蓿种子萌发生理特性及抗氧化酶的研究[J]. 草业学报, 2015, **24**(2): 85-95.
LIU W Y, YANG H W, WEI X H, *et al.* Effects of exogenous nitric oxide on seed germination, physiological characteristics and active oxygen metabolism of *Medicago truncatula* under NaCl stress[J]. *Acta Pratacultural Sinica*, 2015, **24**(2): 85-95.
- [10] 邹 琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京:中国农业出版社, 2000: 62-174.

[11] 李合生. 植物生理生化实验原理与技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 169-184.

[12] HUANG X S, LIU J H, CHEN X J. Overexpression of *PtrABF* gene, a bZIP transcription factor isolated from *Poncirus trifoliata*, enhances dehydration and drought tolerance in tobacco via scavenging ROS and modulating expression of stress-responsive genes[J]. *BMC Plant Biology*, 2010, 10: 230

[13] SHI S, FU X Z, PENG T, *et al.* Spermine pretreatment confers dehydration tolerance of citrus in vitro plants via modulation of antioxidative capacity and stomatal response[J]. *Tree Physiology*, 2010, 30: 914-922

[14] AEBI H. Catalase in vitro[J]. *Methods Enzymology*, 1984, 105:121-126.

[15] NAKANO Y, ASADA K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts[J]. *Plant Cell Physiology*, 1981, 22(5): 867-880.

[16] 彭云玲, 保杰, 叶龙山, 等. NaCl 胁迫对不同耐盐性玉米自交系萌动种子和幼苗离子稳态的影响[J]. 生态学报, 2014, 34(24): 7 320-7 328.

PENG Y L, BAO J, YE L S, *et al.* Ion homeostasis in germinating seeds and seedlings of three maize inbred lines under salt stress[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(24): 7 320-7 328.

[17] 王康君, 王龙, 顾正中, 等. 盐胁迫对小麦种子萌发与幼苗生长的影响及外源物质调控效应[J]. 江苏农业科学, 2016, 44(1): 111-115

WANG K J, WANG L, GU Z Z, *et al.* Effects on seed germination and seedling growth on wheat under salt stress[J]. *Journal of Jiangsu Agricultural Sciences*, 2016, 44(1): 111-115.

[18] 吴琼, 韩亚楠, 高睿, 等. 乌拉尔甘草种子对 3 种盐胁迫的萌发响应[J]. 西北农业学报, 2014, 23(12):184-188.

WU Q, HAN Y N, GAO R, *et al.* The responses of seed germination of *Glycyrrhiza uralensis* under three kinds of salt stress[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2014, 23(12):184-188.

[19] 韩润燕, 陈彦云, 周志红, 等. NaCl 胁迫对草木樨种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2014, 32(5): 78-83.

HAN R Y, CHEN Y Y, ZHOU Z H, *et al.* Effects of NaCl stress on seed germination and seedling growth of sweet clover[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2014, 32(5): 78-85.

[20] 周艳, 刘慧英, 王松, 等. 外源 GSH 对盐胁迫下番茄幼苗生长及抗逆生理指标的影响[J]. 西北植物学报, 2016, 36(3): 515-520.

ZHOU Y, LIU H Y, WANG S, *et al.* Effect of exogenous GSH on tomato seedlings growth and physiological indexes of resistance stress under salt stress[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*, 2016, 36(3): 515-520.

[21] 李强, 刘雅辉, 张国新, 等. NaCl 胁迫对碱蓬幼苗生长及生理指标的影响[J]. 河北农业科学, 2015, 19(1): 18-21, 98.

LI Q, LIU Y H, ZHANG G X, *et al.* Effects of NaCl stress on growth and physiological indexes of *Suaeda glauca* Bge seedling[J]. *Journal of Hebei Agricultural Sciences*, 2015, 19(1): 18-21, 98.

[22] 邵志广. NaCl 处理对竹柳苗光合特性的影响[J]. 安徽农业科学, 2014, 42(19): 6 139-6 141.

SHAO Z G. Effects of NaCl treatment on photosynthetic characteristics of *Bamboo Willow* seedlings[J]. *Journal of Anhui Sci.*, 2014, 42(19): 6 139-6 141.

[23] 聂文鑫, 徐晓芳, 杨林. NaCl 胁迫对 3 中李属彩叶植物光合特性的影响[J]. 安徽农业科学, 2015, 43(35): 243-245.

NIE W X, XU X F, YANG L. Effect of NaCl on photosynthetic characteristics of three colored leaf species in *Prunus*[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sci.*, 2015, 43(35): 243-245.

[24] 常青山, 张利霞, 杨伟, 等. 外源 NO 对 NaCl 胁迫下夏枯草幼苗抗氧化能力及光合特性的影响[J]. 草业学报, 2016, 25(7): 121-130.

CHANG Q S, ZHANG L X, YANG W, *et al.* Effects of exogenous nitric oxide on antioxidant activity and photosynthetic characteristics of *Prunella vulgaris* seedlings under NaCl stress[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2016, 25(7): 121-130.

[25] 周丹丹, 刘德玺, 李存华, 等. 盐胁迫对朴树和速生白榆幼苗光合特性及叶绿素荧光参数的影响[J]. 西北植物学报, 2016, 36(5): 1 004-1 011.

ZHUO D D, LIU D X, LI C H, *et al.* Photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Celtis sinensis* and *Ulmus pumila* L. seedlings under salt stress[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*, 2016, 36(5): 1 004-1 011.

[26] 刘伟成, 郑春芳, 陈琛, 等. 花期海蓬子对盐胁迫的生理响应[J]. 生态学报, 2013, 33(17): 5 184-5 193.

LIU W C, ZHENG C F, CHENG C, *et al.* Physiological responses of *Salicornia bigelovii* to salt stress during the flowering stage[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(17): 5 184-5 193.

[27] 薛炎, 王迎春, 王同智. 濒危植物长叶红砂适应盐胁迫的生理生化机制研究[J]. 西北植物学报, 2012, 32(1): 136-142.

XUE Y, WANG Y CH, WANG T ZH. Physiological and biochemical mechanisms of an endemic halophyte *Reaumuria trigyna* Maxim. under salt stress[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*, 2012, 32(1): 136-142.

[28] 刘海波, 魏玉清, 周维松, 等. NaCl 胁迫对萌发期甜高粱和春小麦生理生化特性的影响[J]. 江苏农业科学, 2016, 44(8): 106-111.

LIU H B, WEI Y Q, ZHOU W S, *et al.* Effects on physiological and biochemical characteristics of Sorghum and wheat seedlings under NaCl stress[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2016, 44(8): 106-111.

[29] ZHANG J L, SHI H Z. Physiological and molecular mechanisms of plant salt tolerance[J]. *Photosynthesis Research*, 2013, 115: 1-22.

[30] 张金林, 李惠茹, 郭姝媛, 等. 高等植物适应盐逆境研究进展[J]. 草业学报, 2015, 24(12): 220-236

ZHANG J L, LI H R, GUO S Y, *et al.* Research advances in higher plant adaptation to salt stress[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2015, 24(12): 220-236.

[31] 刘庆, 董元杰, 刘双, 等. 外源水杨酸(SA)对 NaCl 胁迫下棉花幼苗生理生化特性的影响[J]. 水土保持学报, 2014, 28(2): 165-168, 174.

LIU Q, DONG Y J, LIU S, *et al.* Effects of exogenous salicylic acid on the physiological and biochemical characteristics of cotton seedlings under salt stress[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2014, 28(2): 165-168, 174.

[32] 韩浩章, 王晓立, 等. 盐胁迫对秋季香樟幼苗抗氧化酶系统和光合特性的影响[J]. 浙江农业学报, 2014, 26(5): 1 235-1 239.

HAN H Z, WANG X L, *et al.* Effect of salt stress on photosynthetic characteristic and antioxidant enzyme system of *Cinnamomum camphora* seedlings in autumn[J]. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 2014, 26(5): 1 235-1 239.

(编辑:裴阿卫)