

刘赵月, 李蕊彤, 李 晶, 等. 盐碱胁迫下京尼平苷对玉米种子萌发及根系 AsA-GSH 循环的影响[J]. 江苏农业学报, 2020, 36(4): 842-850.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2020.04.006

## 盐碱胁迫下京尼平苷对玉米种子萌发及根系 AsA-GSH 循环的影响

刘赵月, 李蕊彤, 李 晶, 顾万荣, 左师宇, 任晓松, 左月桃, 魏 湜  
(东北农业大学农学院, 黑龙江 哈尔滨 150300)

**摘要:** 为探究京尼平苷(Geniposide, GD)对盐碱胁迫下玉米种子萌发及玉米幼苗形态、生理特性变化的影响, 以吉龙 2(耐盐碱)和欣焯 58(不耐盐碱)为材料, 采用营养液水培法培养玉米幼苗, 探讨 150 mmol/L 盐碱胁迫( $\text{NaCl} : \text{Na}_2\text{SO}_4 : \text{NaHCO}_3 : \text{Na}_2\text{CO}_3 = 1 : 9 : 9 : 1$ , 摩尔浓度比)条件下, GD 对玉米种子萌发、幼苗生长形态、根系抗坏血酸-谷胱甘肽循环(AsA-GSH 循环)中抗氧化酶(APX、GR、MDHAR、DHAR)活性及抗氧化物(AsA、GSH)含量的影响。结果表明, 在盐碱胁迫下, GD 处理能有效缓解盐碱胁迫对玉米种子萌发和玉米幼苗生长的抑制程度; 促进吉龙 2 和欣焯 58 根系可溶性蛋白质和可溶性糖含量增加, 使渗透物质积累保持渗透调节平衡; 提高抗氧化酶活性、抗氧化物含量以及 AsA/DHA 和 GSH/GSSG。表明 GD 能提高植物细胞内的 AsA-GSH 循环运转效率和玉米幼苗的抗盐碱胁迫能力, 本研究为黑龙江盐碱地种植玉米提供了理论依据。

**关键词:** 盐碱胁迫; 京尼平苷; 玉米; 抗坏血酸-谷胱甘肽循环

**中图分类号:** S513 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2020)04-0842-09

## Effects of geniposide on seed germination and AsA-GSH cycle in root of maize under saline-alkali stress

LIU Zhao-yue, LI Rui-tong, LI Jing, GU Wan-rong, ZUO Shi-yu, REN Xiao-song, ZUO Yue-tao, WEI Shi

(College of Agriculture, Northeast Agricultural University, Harbin 150300, China)

**Abstract:** To explore the effects of geniposide (GD) on the seed germination, morphological and physiological characteristics of maize seedlings under saline-alkali stress, Jilong 2 (tolerant to saline-alkali) and Xinxuan 58 (intolerant to saline-alkali) were used as materials. The effects of GD on seed germination, seedling growth morphology, activities of antioxidant enzymes (APX, GR, MDHAR, DHAR) and contents of antioxidants (AsA, GSH) in the ascorbate-glutathione (AsA-GSH) cycle were investigated under 150 mmol/L saline-alkali stress (molar concentration ratio was  $\text{NaCl} : \text{Na}_2\text{SO}_4 : \text{NaHCO}_3 : \text{Na}_2\text{CO}_3 = 1 : 9 : 9 : 1$ ) by hydroponic experiment. The results showed that GD significantly promoted seed germination and the growth of maize seedlings under saline-alkali stress, promoted the increase of soluble protein and soluble sugar content in the roots of Jilong 2 and Xinxuan 58, maintained osmotic adjustment balance in osmotic material accumulation, improved antioxidant enzyme activity, the content of antioxidant, AsA/GSH and GSH/GSSG. It was found that

收稿日期: 2020-01-06

**基金项目:** 国家重点研发计划项目(2016YFD0300103、2017YFD0300506); 国家重点研发计划项目黑龙江省配套资金项目(GX18B029); 东北农业大学“学术骨干”基金项目(17XG23); 黑龙江省博士后科研启动基金项目(LBH-Q16031); 东北农业大学大学生 SIPT 计划项目

**作者简介:** 刘赵月(1995-), 女, 黑龙江哈尔滨人, 硕士研究生, 主要从事玉米逆境生理生态及其调控技术的研究。(Tel) 13339415750; (E-mail) liuzhaoyue95@163.com

**通讯作者:** 李 晶, (E-mail) jingli1027@126.com; 顾万荣, (E-mail) wanronggu@163.com

GD could improve the efficiency of AsA/GSH cycle in plant cells and the resistance of maize seedlings under saline-alkali stress. The results of this study provide theoretical basis for maize production in saline-alkali land in Heilongjiang province.

**Key words:** saline-alkali stress; geniposide; maize; ascorbate-glutathione cycle

土壤盐化和碱化是 2 种不同的非生物胁迫,但经常同时发生。土壤中的可溶性盐碱浓度超出一定范围会影响土壤的理化性质,造成土壤盐碱化。全球土壤盐碱化日益严重,盐碱地面积的逐年增加与过量使用肥料及不合理灌溉等因素密切相关,目前盐碱化已成为制约农业发展的全球性问题<sup>[1]</sup>。盐碱地在中国的西北、华北和东北等粮食主产区均有分布且影响着粮食的生产及其品质<sup>[2]</sup>。黑龙江省盐碱地面积达  $1.34 \times 10^6 \text{ hm}^2$ ,大部分属于苏打碱化型,多为轻度盐碱化土地,占黑龙江耕地面积的 7%,主要分布在松嫩平原西部。种子萌发是幼苗生长的前提,也是衡量植物耐盐碱能力的标准之一<sup>[3]</sup>。衡量种子萌发程度和能力的指标有多种,其中发芽率、发芽势和发芽指数可以较为准确地反应种子萌发能力,研究结果表明在混合盐碱条件下,相关种子萌发指标均显著降低<sup>[4-5]</sup>。土壤中盐碱浓度超过 0.2% 就会抑制玉米植株吸水,超过 0.4% 玉米植株体内水分开始外渗。植物遭受盐碱危害首先发生渗透胁迫,使植株产生生理性缺水并抑制植物对水分、养分及矿物质的吸收,盐碱胁迫还会抑制植物组织的生长和分化,使植株产生离子胁迫,影响呼吸作用,导致植株发育迟缓,甚至死亡<sup>[6-7]</sup>。盐碱胁迫还会使细胞内积累大量活性氧(ROS),使细胞膜过氧化,发生氧化胁迫<sup>[8]</sup>。抗坏血酸-谷胱甘肽循环(AsA-GSH)是植物体内清除 ROS 的重要途径,通过相关抗氧化酶和抗氧化物形成抗氧化系统,该系统对保障植物在逆境胁迫下的抗氧化能力起着重要作用<sup>[9]</sup>。增强作物抗盐碱能力的措施包括改变土壤物理性质,改良耕作措施,培育耐盐碱品种以及施用外源物调节作物生理代谢过程等<sup>[10-12]</sup>。目前在农业生产上应用外源物增强作物抗盐碱性已经取得一定进展,如亚精胺<sup>[13]</sup>、水杨酸<sup>[14]</sup>、 $\gamma$ -氨基丁酸<sup>[15]</sup>、油菜素内酯<sup>[16]</sup>等均可有效缓解盐碱胁迫对作物的伤害。

环烯醚萜类化合物主要广泛分布于双子叶植物中,具有多种生物活性,主要包括龙胆苦苷、香草酰醇和京尼平苷等。京尼平苷(GD)也称栀子苷,在栀子中含量约 5%,为天然提取物,无毒,具有很高的生物活性,易溶于水,使用安全方便。GD 在药理中应用广泛,是栀子中保肝利胆功效的主要成分<sup>[17]</sup>,

在神经保护<sup>[18]</sup>、抗糖尿病<sup>[19]</sup>、抗炎<sup>[20]</sup>等方面均有显著疗效。张伯熙等<sup>[21-24]</sup>的研究结果表明,GD 配制的复方增产剂能有效提高黄瓜、棉花、小麦和豇豆产量。钱善勤等<sup>[25-26]</sup>的研究结果表明,喷施 GD 能显著促进玉米幼苗生长,并且提高青菜叶片中叶绿素含量和叶绿素光能转换效率,增强叶片光合能力,进而增加可溶性糖和可溶性蛋白质含量。GD 有促进植物根系生长,增加根系活性,提高植株成活率的作用,并具有抗氧化活性<sup>[27-28]</sup>,在盐碱胁迫下 GD 对玉米种子萌发及玉米幼苗生长发育的影响尚未见报道。本研究采用营养液水培法,以不同耐盐碱玉米品种为供试材料,探究外源 GD 对盐碱胁迫下不同耐盐碱性玉米种子萌发、幼苗生长形态、幼苗生物量、根系渗透调节物质含量及抗氧化系统的缓解效应,为 GD 应用于玉米盐碱地生产提供理论和依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

供试玉米品种为吉龙 2(耐盐碱)和欣焯 58(不耐盐碱),由黑龙江省久龙种业有限公司和沈阳市欣焯农业科技有限公司提供。根据前期预备试验结果,盐碱胁迫处理的盐碱组成为  $\text{NaCl} : \text{Na}_2\text{SO}_4 : \text{NaHCO}_3 : \text{Na}_2\text{CO}_3 = 1 : 9 : 9 : 1$ (摩尔浓度比),供试试剂为京尼平苷(GD),GD 处理质量浓度为 5 mg/L,相对分子质量为 388.37,由广西山云生化科技有限公司提供,纯度>98%。

### 1.2 试验方法

发芽试验和水培试验于 2019 年 6 月在东北农业大学农学院 220 栽培生理研究室内进行。

发芽试验:选取籽粒饱满的玉米种子进行消毒处理,先将种子浸泡在 10% 次氯酸钠( $\text{NaClO}$ )中消毒 2 min,用蒸馏水反复冲洗并在室温下浸种 8 h 后置于培养皿中,每个培养皿(底部铺放 2 层滤纸)各放置 50 粒种子。设 4 个处理组,分别加入:(1) 1/2 Hoagland 营养液(CK);(2) 京尼平苷+1/2 Hoagland 营养液(GD);(3) 盐碱溶液+1/2 Hoagland 营养液(SAS);(4) 京尼平苷+盐碱溶液+1/2 Hoagland 营养液(SAS+GD)。京尼平苷质量浓度为 5 mg/L,盐碱

溶液浓度为 150 mmol/L。将各处理的培养皿置于黑暗条件下的 (25±1) °C 恒温培养箱中,每个培养皿分别添加 20 ml 相应处理液,进行种子萌发,3 次重复。为了保持种子萌发环境不变,每天更换滤纸和处理液。每天定时记录种子发芽数,以胚根或胚芽冲破种皮为发芽标准,连续 4 d 不再有种子发芽为萌发截止。

水培试验:选取饱满均匀的玉米种子,用 10% NaClO 溶液浸泡消毒 2 min,用蒸馏水冲洗 3 次并浸种 8 h,移至 (25±1) °C 恒温培养箱中进行催芽,48 h 后选取 25 株长势一致的出芽种子转移至培养盆 (长 60 cm、宽 30 cm、高 15 cm) 里,每盆盛有 15 L 1/2 Hoagland 营养液 (pH 为 6.0±0.1)。环境条件为:保证光照 12 h,温度 (28±1) °C,光照度 4 000 lx,相对湿度 65%~75%,每 3 d 更换 1 次营养液,每天定时用气泵通气 40 min。设 4 个处理组,待幼苗长至三叶一心时,选取株高整齐一致的幼苗进行处理,各组处理如下:(1)对照组 (CK),1/2 Hoagland 营养液;(2)GD 处理 (GD),1/2 Hoagland 营养液中添加 5 mg/L GD;(3)盐碱胁迫处理 (SAS),1/2 Hoagland 营养液中添加混合盐碱试剂使盐碱浓度达到 150 mmol/L;(4)GD 和盐碱胁迫结合处理 (SAS+GD),在 1/2 Hoagland 营养液中施用 5 mg/L GD,再添加混合盐碱试剂使盐碱浓度达到 150 mmol/L。为避免盐碱胁迫对玉米幼苗产生冲击,玉米三叶一心时加入 5 mg/L GD 12 h 后,分 3 次加入盐碱溶液至 150 mmol/L,每次加入 50 mmol/L 混合盐碱,间隔为 12 h,GD 浓度和盐碱胁迫浓度均是基于前期预备试验筛选而来。处理第 4 d 取样测定相应指标,以盐碱溶液浓度达到 150 mmol/L 记为处理 0 d,各项指标均重复 3 次。

### 1.3 测定项目与方法

发芽试验测定:发芽率=[第 7 d 发芽种子数/培养皿内种子总数]×100%;发芽势=[第 4 d 发芽的种子数/培养皿内种子总数]×100%;发芽指数=Σ(每日发芽种子数/发芽天数)。

水培试验测定:于处理第 4 d,在各处理组取 3 株长势一致的幼苗,蒸馏水清洗后用滤纸吸去水分,称量茎叶与根系鲜质量。将样品放入烘箱,105 °C 下杀青 30 min,然后在 80 °C 下烘至恒质量,称量干质量,结果取平均值。选取各处理组 3 株长势一致的幼苗,用直尺从幼苗叶片最高点测量垂直高度,计

算平均值。根冠比 ( $R/T$ ) = 根干质量/地上部干质量。取幼苗根系,采用蒽酮比色法和考马斯亮蓝 G-250 染色法分别测定可溶性糖和可溶性蛋白质含量。取幼苗根系分别测定还原型抗坏血酸 (AsA)、还原型谷胱甘肽 (GSH)、脱氢抗坏血酸 (DHA) 含量以及氧化型谷胱甘肽 (GSSG) 含量<sup>[29-30]</sup>,单脱氢抗坏血酸还原酶 (MDHAR) 活性、脱氢抗坏血酸还原酶 (DHAR) 活性、抗坏血酸过氧化物酶 (APX) 活性以及谷胱甘肽还原酶 (GR) 活性<sup>[31]</sup>。

### 1.4 数据统计

试验数据处理使用 Excel2010,方法分析使用 SPSS17.0 软件,采用 LSD 法进行差异显著性分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 京尼平苷对盐碱胁迫下玉米种子萌发的影响

构建良好的玉米种子萌发率和整齐度对于群体保障和产量保障均具有重要意义。生产上通常用发芽势、发芽率和发芽指数来反映种子萌发的能力。如表 1 所示,与 CK 相比,在盐碱胁迫下吉龙 2 和欣焯 58 的发芽势、发芽率和发芽指数均显著下降,欣焯 58 的下降幅度大于吉龙 2;在 SAS+GD 处理下,与 SAS 处理相比,吉龙 2 发芽势以及两品种玉米种子的发芽率和发芽指数均明显提高,欣焯 58 增加幅度大于吉龙 2。

表 1 京尼平苷对盐碱胁迫下玉米种子发芽势、发芽率和发芽指数的影响

Table 1 Effects of geniposide (GD) on the germination vigor, germination rate and germination index of maize seeds under saline-alkali stress

品种	处理	发芽势 (%)	发芽率 (%)	发芽指数
吉龙 2	CK	53b	89a	32.85b
	SAS	11c	19c	5.90d
	SAS+GD	13c	29b	14.37c
	GD	77a	91a	69.45a
欣焯 58	CK	95a	99a	96.00b
	SAS	9c	11c	9.75d
	SAS+GD	33b	39b	39.48c
	GD	93a	97a	107.35a

同一列同一品种数据后不同小写字母表示处理间在 0.05 水平上差异显著。CK:1/2 Hoagland 营养液 (对照);SAS:1/2 Hoagland 营养液+150 mmol/L 盐碱;SAS+GD:1/2 Hoagland 营养液+150 mmol/L 盐碱+5 mg/L GD;GD:1/2 Hoagland 营养液+5 mg/L GD。

### 2.2 京尼平苷对盐碱胁迫下玉米幼苗形态的影响

如图 1 所示,与 CK 相比,两品种幼苗在盐碱胁迫

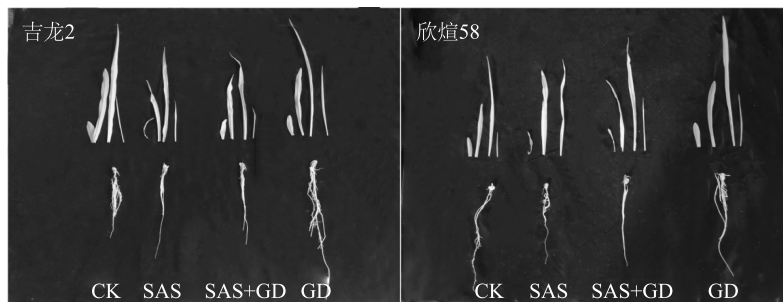


迫(SAS)处理4 d后明显受到盐碱胁迫的伤害,其叶片和根系长度变短,株高明显低于对照组,叶片萎蔫失绿,根系发黄,须根减少,植株生长受到抑制,欣焯58 叶片发黄面积多于吉龙 2;SAS+GD 处理有效减少叶片萎蔫失绿面积,增加须根;与 CK 相比,GD 处理下幼苗长势旺盛,叶片宽长,根系发白,须根增多。

### 2.3 京尼平苷对盐碱胁迫下玉米干质量、鲜质量、株高及根冠比的影响

如表 2 所示,两品种玉米幼苗生长明显受到盐碱胁迫抑制,与 CK 相比,吉龙 2 和欣焯 58 在 SAS 处理

下,玉米幼苗地上部和地下部的鲜质量和干质量均显著降低,株高显著降低,根冠比显著增加。与 SAS 处理相比,在 SAS+GD 处理下,吉龙 2 和欣焯 58 幼苗地上部分鲜质量、地上部干质量、地下部鲜质量均显著增加,株高显著增加,根冠比显著降低。单纯 GD 处理下两品种玉米幼苗干质量和鲜质量明显高于 CK,同时株高增加,根冠比则无显著变化。这表明玉米幼苗生长受到盐碱胁迫的抑制,GD 能有效缓解盐碱胁迫造成的伤害,对地上部分促进作用尤其显著,且对耐盐碱性较弱的品种欣焯 58 效果更为明显。



CK、SAS、SAS+GD、GD 处理分别见表 1 注。

图 1 京尼平苷对盐碱胁迫下处理 4 d 玉米生长形态的影响

Fig.1 Effects of GD on growth morphology of maize under saline-alkali stress for four days

表 2 京尼平苷对盐碱胁迫下处理 4 d 玉米干质量、鲜质量、株高及根冠比的影响

Table 2 Effects of GD on the dry weight, fresh weight, plant height and root-shoot ratio of maize under saline-alkali stress for four days

品种	处理	鲜质量(g, 3 株)		干质量(g, 3 株)		株高 (cm)	根冠比
		地上部	地下部	地上部	地下部		
吉龙 2	CK	4.81±0.37b	2.59±0.13b	0.29±0.040b	0.23±0.040b	52.40±2.48b	0.54±0.04b
	SAS	1.63±0.18d	1.95±0.06c	0.19±0.031d	0.15±0.010c	41.90±1.93d	1.21±0.17a
	SAS+GD	2.44±0.15c	2.55±0.13b	0.25±0.021c	0.36±0.030b	48.40±1.40c	1.04±0.02b
	GD	5.89±0.19a	2.95±0.12a	0.37±0.036a	0.22±0.042a	71.60±1.70a	0.50±0.04b
欣焯 58	CK	2.70±0.17b	1.89±0.12b	0.21±0.055b	0.19±0.040b	51.80±1.69a	0.70±0.08b
	SAS	0.66±0.13c	1.50±0.13b	0.11±0.038c	0.18±0.044b	43.50±1.94b	2.39±0.39a
	SAS+GD	2.59±0.25b	2.34±0.31a	0.28±0.066b	0.30±0.044a	54.50±2.12a	0.92±0.20b
	GD	4.96±0.12a	2.64±0.21a	0.39±0.020a	0.28±0.067a	54.40±1.91a	0.53±0.04b

同一列同一品种数据后不同小写字母表示处理间在 0.05 水平上差异显著。CK、SAS、SAS+GD、GD 处理分别见表 1 注。

### 2.4 京尼平苷对盐碱胁迫下玉米根系可溶性蛋白质和可溶性糖含量的影响

作为重要的渗透调节物质和营养物质,可溶性蛋白质对调节植物细胞内代谢和保护细胞膜起着重要作用。如图 2 所示,在盐碱胁迫下,与 CK 相比,吉龙 2 可溶性蛋白质含量提高 66.42%,欣焯 58 可溶性蛋白质含量降低 48.2%。与 SAS 处理相比,SAS+GD 处理下吉龙 2 和欣焯 58 玉米幼苗根系中

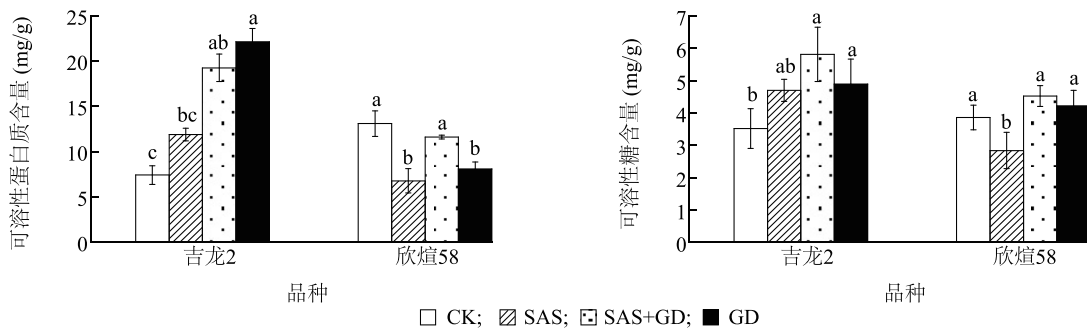
可溶性蛋白质含量分别提高 38.2%和 41.5%,吉龙 2 根系中可溶性蛋白质增加不显著,欣焯 58 根系中可溶性蛋白质含量增加显著,施用 GD 能够缓解盐碱胁迫对玉米根系造成的伤害。可溶性糖对稳定细胞分子结构具有重要作用。在盐碱胁迫下,与 CK 相比,吉龙 2 可溶性糖提高 25.1%,欣焯 58 降低 26.4%。与 SAS 处理相比,在 SAS+GD 处理下两品种可溶性糖含量分别提高 19.1%和 37.2%,差异显

著。这表明耐盐碱玉米对盐碱胁迫的适应性途径之一是通过提高可溶性蛋白质和可溶性糖含量实现的,在盐碱胁迫下,GD处理可以促进渗透调节物质积累,进而缓解玉米根系受到逆境伤害。

## 2.5 京尼平苷对盐碱胁迫下玉米根系 MDHAR、DHAR、APX 和 GR 活性的影响

MDHAR、DHAR、APX 和 GR 均是 AsA-GSH 循环中的关键抗氧化酶。如图 3 所示,在 SAS 处理下,吉龙 2 和欣焯 58 幼苗根系中 MDHAR 活性显著高

于 CK,分别提高 35.8% 和 38.4%,DHAR 活性显著低于 CK,分别降低 15.9% 和 21.5%,APX 和 GR 活性与 CK 无显著差异;与 SAS 处理相比,在 SAS+GD 处理下吉龙 2 和欣焯 58 玉米根系 MDHAR 活性分别显著提高 11.0% 和 10.7%,DHAR 活性提高 43.2% 和 43.1%,APX 活性提高 38.3% 和 43.5%,GR 活性提高 22.4% 和 43.9%,均差异显著,这表明 GD 可有效提高抗氧化酶活性以缓解幼苗根系遭受的盐碱胁迫。



同一品种不同小写字母表示处理间在 0.05 水平上差异显著。CK、SAS、SAS+GD、GD 处理分别见表 1 注。

图 2 京尼平苷对盐碱胁迫下处理 4 d 玉米根系可溶性蛋白质和可溶性糖含量的影响

Fig.2 Effects of GD on soluble protein and soluble sugar content in roots of maize under saline-alkali stress for four days

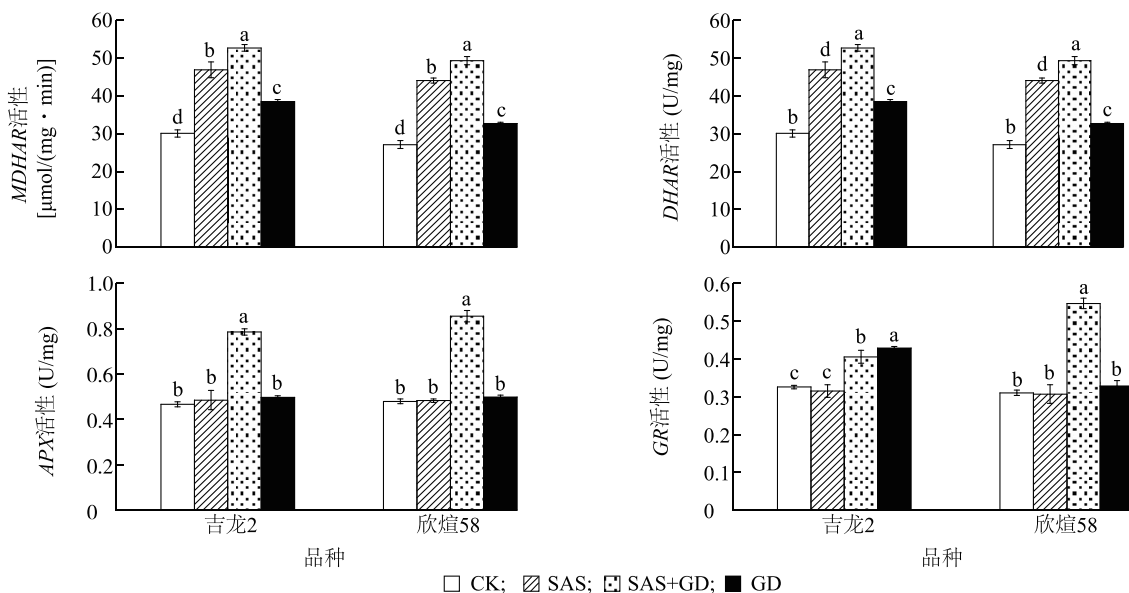


图 3 京尼平苷对盐碱胁迫下处理 4 d 玉米根系 APX、GR、DHAR 和 MDHAR 活性的影响

Fig.3 Effects of GD on the activities of APX, GR, DHAR and MDHAR in roots of maize under saline-alkali stress for four days

## 2.6 京尼平苷对盐碱胁迫下玉米根系 AsA 含量及 AsA/DHA 的影响

抗坏血酸(AsA)和脱氢抗坏血酸(DHA)均为重要的抗氧化物质,在植物细胞中起着重要作用,AsA

的氧化还原势可以用抗坏血酸与脱氢抗坏血酸的比值(AsA/DHA)来表示,在逆境胁迫下 AsA/DHA 会发生变化,AsA/DHA 降低抗氧化能力随之降低。如图 4 所示,SAS 处理下,吉龙 2 和欣焯 58 的 AsA 含量显著

低于 CK,分别降低 14.6%和 16.3%,AsA/DHA 也均显著低于 CK;与 SAS 处理相比,在 SAS+GD 处理下,两品种 AsA 含量分别显著提高 31.2%和 50.0%,吉龙 2 中 AsA/DHA 无显著差异,欣焯 58 中 AsA/DHA 则显著增加。这表明 GD 能有效促进抗氧化物含量提高,增强玉米幼苗根系在盐碱胁迫下的抗氧化能力,且对欣焯 58 的促进作用高于吉龙 2。

## 2.7 京尼平苷对盐碱胁迫下玉米根系 GSH 含量及 GSH/GSSG 的影响

植物细胞中的 ROS 通过消耗 GSH 而被清除,同时生成了 GSSG,GSH 的氧化还原势可以用 GSH/

GSSG 来表示。如图 5 所示,与 CK 相比,SAS 处理下吉龙 2 和欣焯 58 的 GSH 含量分别降低 27.7%和 47.6%,吉龙 2 中 GSH/GSSG 与 CK 无显著差异,欣焯 58 中 GSH/GSSG 则显著低于 CK;比起 SAS 处理,在 SAS+GD 处理下,吉龙 2 和欣焯 58 的 GSH 含量分别显著提高 81.6%和 88.2%,吉龙 2 中 GSH/GSSG 无显著变化,欣焯 58 中 GSH/GSSG 则显著高于 SAS 处理。在盐碱胁迫下,GD 处理对两品种的 GSH 含量和 GSH/GSSG 的促进效果不同,欣焯 58 根系中 GSH 含量和 GSH/GSSG 变化幅度均大于吉龙 2,这说明 GD 对不耐盐碱品种的影响作用更明显。

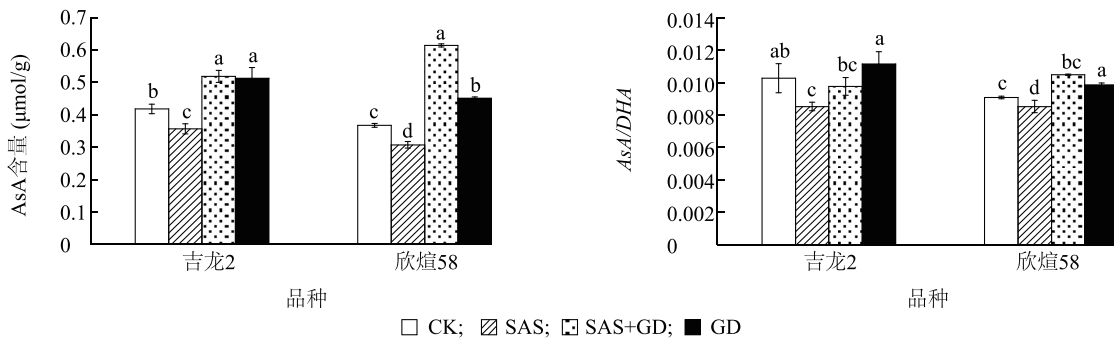


图4 京尼平苷对盐碱胁迫下处理 4 d 玉米根系 AsA 含量及 AsA/DHA 的影响

Fig.4 Effects of GD on the content of AsA and AsA/DHA in roots of maize under saline-alkali stress for four days

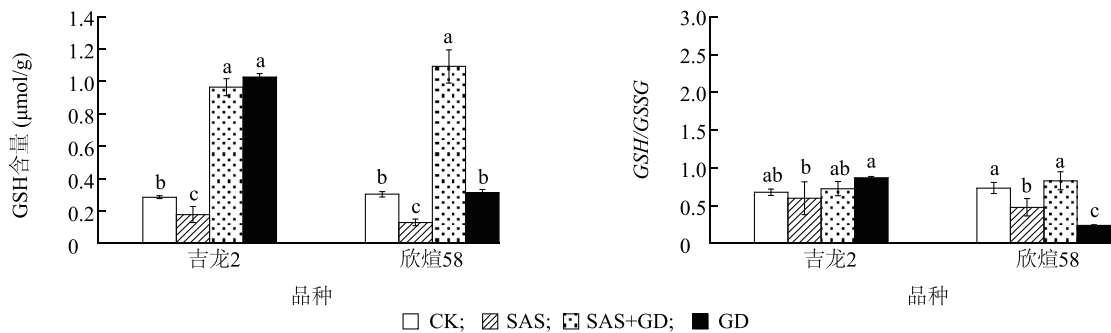


图5 京尼平苷对盐碱胁迫下处理 4 d 玉米根系 GSH 含量及 GSH/GSSG 的影响

Fig.5 Effects of GD on the content of GSH and GSH/GSSG in roots of maize under saline-alkali stress for four days

## 3 讨论

两个品种玉米种子发芽势、发芽率和发芽指数在盐碱胁迫下明显降低,同时还降低玉米幼苗干质量、鲜质量及株高,增加根冠比,导致叶片萎蔫失绿,根系短黄,吉龙 2 根系中可溶性蛋白质和可溶性糖含量无显著变化,不足以缓解盐碱胁迫条件下活性氧积累造成的氧化胁迫,欣焯 58 根系中可溶性蛋白质和可溶性糖含量均显著降低,两品种根系中

MDHAR 酶活性增加,DHAR 活性降低,AsA 和 GSH 含量减少,AsA/DHA 降低,吉龙 2 根系中 GSH/GSSG 无显著变化,欣焯 58 根系中 GSH/GSSG 降低,5 mg/L GD 处理能有效缓解盐碱胁迫对玉米种子萌发和幼苗生长造成的伤害,并提高植株干质量、鲜质量及株高,降低根冠比,促进不耐盐碱品种欣焯 58 根系中可溶性糖和可溶性蛋白含量积累,两玉米品种根系中抗氧化酶(MDHAR、DHAR、APX 和 GR)活性提高,抗氧化物 AsA 和 GSH 含量增加,欣焯 58 根

系中 AsA/DHA 和 GSH/GSSG 明显提高, GD 使 AsA-GSH 循环中清除 ROS 的代谢途径达到稳定和平衡, 玉米根系的抗氧化能力得到增强。GD 有助于缓解盐碱胁迫对玉米种子萌发和幼苗生长的抑制作用, 且 GD 的促进作用对不耐盐碱品种欣焯 58 的效果更为明显。

### 3.1 京尼平苷对盐碱胁迫下玉米种子萌发和生长的影响

在大田生产中, 种子的萌发率和整齐度对作物生产具有重要意义, 而发芽能力是保证作物高产的基础。本研究结果表明, 两品种玉米种子发芽势、发芽率和发芽指数在盐碱胁迫下显著降低, 说明盐碱胁迫抑制玉米种子萌发, 与李玉梅等<sup>[32]</sup>的研究结果一致。这说明高浓度盐碱胁迫导致渗透压过高, 种子在高渗透压环境下吸水不充分, 进而影响种子萌发<sup>[33]</sup>, 而 GD 处理明显增强种子活力, 提高欣焯 58 的发芽势以及两品种玉米种子的发芽率和发芽指数, 缓解盐碱胁迫对种子萌发的伤害, 其中对耐盐碱性较弱的欣焯 58 效果更为明显。钱善勤等<sup>[25-26, 34]</sup>的研究结果表明, 喷施 1 mg/L、10 mg/L 和 100 mg/L GD 均对玉米幼苗株高有显著促进作用, 喷洒 25 mg/L GD 显著提高青菜干质量和鲜质量, 同时对萝卜块茎和叶鲜质量及其根冠比也有显著的提高作用, 张伯熙等<sup>[21-24]</sup>的研究结果表明, 京尼平苷及其复方能显著提高黄瓜与豇豆幼苗根茎的干质量和鲜质量, 本研究结果表明, 与对照相比, 单纯 GD 处理能明显提高玉米幼苗干质量和鲜质量, 与前人研究结果一致, 这说明 GD 可作为生长调节剂促进玉米幼苗生长。盐碱胁迫通过抑制玉米组织和器官的生长及分化, 使玉米植株发育迟缓, 叶片短窄, 根系发黄变短, 植株的光合面积减少, 根系吸收也受到抑制, 植株的碳同化量随之降低, 进而导致植株干质量和鲜质量降低<sup>[35]</sup>。本研究结果还表明, 在盐碱胁迫下两品种玉米幼苗生长发育均受到明显抑制, 叶片萎蔫失绿, 根系发黄, 叶片、根系长度低于对照, 干质量、鲜质量降低, 根冠比增加, 与景宇鹏等<sup>[36]</sup>的研究结论一致。而在盐碱胁迫下, GD 处理能减少叶片枯黄面积, 增加干质量、鲜质量及株高, 使根冠比降低, 有效缓解盐碱胁迫对玉米幼苗的伤害。这说明 GD 不仅能作为促根生长剂应用, 还能增强玉米幼苗的抗盐碱性。

### 3.2 京尼平苷对盐碱胁迫下玉米根系可溶性蛋白和可溶性糖含量的影响

盐碱胁迫通常导致土壤渗透压高于植物细胞, 进而导致玉米细胞内水势降低, 植物根部产生渗透胁迫。严重时会引起植株生理性干旱, 缺水死亡, 同时对植物的养分及矿物质吸收产生抑制<sup>[37]</sup>。玉米幼苗的根系比茎叶更容易受盐碱胁迫的影响, 为了保证根系对水分和养分的吸收, 营养物质优先分配给根系, 盐碱胁迫下可溶性蛋白质和可溶性糖的积累对调节玉米幼苗渗透代谢过程有着重要意义, 一来渗透调节物质可平衡渗透, 增加膨压降低水势, 缓解植株细胞吸水困难, 维持细胞的稳定性; 二来可溶性糖还能通过调节产生活性氧的代谢途径来调节 ROS 的产生, 也可通过增加 NADPH 的代谢来参与抗氧化过程<sup>[38]</sup>。Kholova 等<sup>[39]</sup>的研究结果表明, 盐碱胁迫下, 渗透物质含量增加。本研究结果表明, 在盐碱胁迫下, 与 CK 相比, 吉龙 2 根系中可溶性蛋白质和可溶性糖含量差异不显著, 而欣焯 58 根系可溶性蛋白质和可溶性糖含量均显著降低, 这说明耐盐碱品种在盐碱胁迫条件下能通过调节渗透物质含量提高耐盐碱能力。而 GD 处理能有效缓解盐碱胁迫对幼苗根系的抑制作用, 在盐碱胁迫下, GD 使欣焯 58 根系中可溶性蛋白质和可溶性糖含量均显著增加, 这表明根系渗透调节能力提高, 能缓解盐碱胁迫伤害, 对根系细胞吸水性增强和维持细胞膜稳定有着重要作用。钱善勤等<sup>[25-26]</sup>的研究结果表明, GD 处理能有效促进玉米幼苗、青菜叶片中可溶性蛋白质和可溶性糖含量增加。张颖等<sup>[40]</sup>的研究结果表明, 喷施 30 mg/L GD 柳树叶片中可溶性蛋白质和可溶性糖含量明显增加。本研究中, GD 处理能明显提高欣焯 58 根系中可溶性糖和可溶性蛋白质含量, 这说明 GD 有利于不耐盐碱品种根系中可溶性蛋白质和可溶性糖的合成和积累, 促进根系生长, 根系的吸收能力提高对植株生长发育有重要作用。

### 3.3 京尼平苷对盐碱胁迫下玉米根系 AsA-GSH 循环的影响

盐碱胁迫会使植物体内积累大量的活性氧 (ROS), 破坏生物膜结构, 使电解质外渗、酶失活。清除植物体内的 ROS 是保证细胞正常生理代谢的基础, 抗氧化系统主要有两类, 一种是非酶促类, 包括 GSH 和 AsA 等抗氧化物质; 另一种是酶促类, 包括过氧化氢酶 (CAT)、超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧



化物酶 (POD)、APX、GR、DHAR 以及 MDHAR 等<sup>[41-42]</sup>。AsA-GSH 循环是植物体内重要的抗氧化系统,该循环中 AsA 在 APX 酶的作用下与  $H_2O_2$  发生反应生成 MDHA,MDHA 在 MDHAR 酶的作用下,一部分歧化生成 AsA,一部分则氧化生成 DHA,DHA 以 GSH 为底物,在 DHAR 作用下生成 AsA。GSH 作为中介将  $H_2O_2$  还原成  $H_2O$ 。GSH 氧化成 GSSG,GSSG 在 GR 作用下还原为 GSH<sup>[43]</sup>。AsA/DHA 和 GSH/GSSG 反映了 AsA-GSH 循环转运速率和植株对逆境胁迫的适应性,可作为调节抗氧化机制的信号<sup>[44]</sup>。GSH 是重要的酶活性调节物质,GSH 含量和 GSH/GSSG 是激活植物抗性基因的信号分子之一,因此 GSH 含量与植物抗逆能力密切相关<sup>[45]</sup>。孙德智等<sup>[46]</sup>研究发现盐碱胁迫明显降低 AsA 和 GSH 含量以及 AsA/DHA、GSH/GSSG。本研究中,在盐碱胁迫下,与 CK 相比,两品种玉米根系中 MDHAR 活性均显著升高,DHAR 活性降低,抗氧化物质 AsA 和 GSH 含量显著减少,AsA/DHA 以及欣焯 58 根系中 GSH/GSSG 亦降低。这说明盐碱胁迫下根系中活性氧大量积累,AsA 和 GSH 作为抗氧化剂清除过量活性氧自由基被大量消耗,AsA 含量减少促使 MDHA 歧化过程加快,MDHAR 活性增加,MDHA 大量歧化抑制了 MDHA 氧化为 DHA 的过程,因此 AsA/DHA 降低,同时 GSH 含量减少,DHAR 活性降低,GR 活性无明显变化,这表明 GSH 氧化途径受到抑制,还原途径则正常转化,对不耐盐碱品种影响明显,因此欣焯 58 根系中 GSH/GSSG 降低,盐碱胁迫明显抑制根系细胞内抗氧化系统的速率和能力。吉龙 2 根系中抗氧化酶活性和抗氧化物含量变化幅度明显小于欣焯 58,这表明耐盐碱品种对逆境的适应性明显高于不耐盐碱品种。本研究结果还表明,在盐碱胁迫下,GD 处理显著促进两玉米品种根系中 APX、MDHAR、DHAR 和 GR 酶活性增加,并提高了 AsA 和 GSH 含量以及欣焯 58 根系中 AsA/DHA 和 GSH/GSSG。这表明 GD 通过促进抗氧化酶活性增加以及抗氧化物 AsA 和 GSH 再生,进而提高了两品种根系抗氧化系统的运行效率和抗氧化能力,根系受到的氧化胁迫伤害得到明显缓解,这说明 GD 有助于提高玉米幼苗根系的耐盐碱性,对不耐盐碱品种作用更为明显。

## 参考文献:

- [1] LITALIEN A, ZEEB B. Curing the earth: a review of anthropogenic soil salinization and plant-based strategies for sustainable mitigation[J]. Science of the Total Environment, 2020, 698: 134235.
- [2] 王晓炜,冉成,张巳奇,等. 苏打盐碱稻区不同栽培模式水稻产量构成及物质生产比较[J]. 华南农业大学学报, 2019, 40(6):45-50.
- [3] 詹振楠,纪婷. 探析植物对盐碱胁迫的响应机制[J]. 种子科技, 2019, 37(2):113.
- [4] 范惠玲,白生文,朱雪峰,等. 油菜及其近缘种种子萌发期耐盐碱性差异[J]. 作物杂志, 2019(3):178-184.
- [5] 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.
- [6] 赵霞,叶林,纳学伟,等. 盐碱胁迫下丛枝菌根真菌对紫花苜蓿渗透调节物质及抗氧化能力的影响[J]. 江苏农业学报, 2017, 33(4):782-787.
- [7] ROBERTO C, VALDEZ-AGUILAR L A, CARTMILL D L, et al. Supplementary calcium and potassium improve the response of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) to simultaneous alkalinity, salinity and boron stress[J]. Communications in Soil Science and Plant Analysis, 2016, 47(4):505-511.
- [8] SINGH N, BHATLA S C. Nitric oxide and iron modulate heme oxygenase activity as a long distance signaling response to salt stress in sunflower seedling cotyledons[J]. Nitric Oxide, 2016, 53:54-64.
- [9] WANG Y, YE X Y, QIU X M, et al. Methylglyoxal triggers the heat tolerance in maize seedlings by driving AsA-GSH cycle and reactive oxygen species-/methylglyoxal-scavenging system[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2019, 138:91-99.
- [10] 乔雪涛,何欣燕,何俊,等. 不同秸秆埋埋量对盐碱土盐运移及垂柳反射光谱的影响[J]. 生态学报, 2018, 38(22):8107-8117.
- [11] 张春青,李淑芳,金峰学,等. 用 3 种方法定位玉米萌发期和苗期的耐盐和耐碱相关性状 QTL[J]. 作物学报, 2019, 45(4):508-521.
- [12] 张旭龙,马森,吴振振,等. 不同油菜品种对盐碱地根际土壤酶活性及微生物群落功能多样性的影响[J]. 生态学报, 2017, 37(5):1659-1666.
- [13] 张毅,石玉,胡晓辉. 外源亚精胺对盐碱胁迫下番茄幼苗光合特性的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2016, 44(2):144-150.
- [14] 闫改各,周建. 外源水杨酸对盐碱胁迫下海滨锦葵生长、 $Na^+$  富集与转运的影响[J]. 河南科技学院学报(自然科学版), 2019, 47(2):10-15.
- [15] 靳晓青. 外源  $\gamma$ -氨基丁酸调控活性氧和叶绿素代谢增强甜瓜幼苗盐碱胁迫耐性[D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2019.
- [16] 李彩凤,刘丹,邹春雷,等. 盐碱胁迫下喷施 BR 对甜菜光系统 II 和氮代谢关键酶的影响[J]. 东北农业大学学报, 2018, 49(8):39-47.
- [17] YANG S, KUANG G, JIANG R, et al. Geniposide protected hepatocytes from acetaminophen hepatotoxicity by down-regulating CYP 2E1 expression and inhibiting TLR 4/NF- $\kappa$ B signaling path-



- way[J]. *International Immunopharmacology*, 2019, 74: 105625.
- [18] WU J, WANG B, LI M, et al. Network pharmacology identification of mechanisms of cerebral ischemia injury amelioration by Bicalin and Geniposide[J]. *European Journal of Pharmacology*, 2019, 859:172484.
- [19] 白涛,刘萌萌,刘涛,等. 京尼平苷对 db/db 鼠的降糖减重作用研究[J]. *中国临床药理学杂志*, 2019, 35(14):1479-1481.
- [20] MA S L, ZHANG C, ZHANG Z Y, et al. Geniposide protects PC12 cells from lipopolysaccharide-evoked inflammatory injury via up-regulation of miR-145-5p[J]. *Artificial Cells*, 2019, 47(1): 2875-2881.
- [21] 张伯熙,詹选怀,单永年,等. 京尼平苷及其复方对黄瓜增产效果的研究[J]. *江西农业大学学报*, 2003,25(3):351-355.
- [22] 张伯熙,单永年,叶显荣,等. 京尼平苷对小麦产量影响的研究[J]. *江西农业学报*, 1999, 11(2):2-6.
- [23] 张伯熙,单永年,张劫,等. 京尼平苷及其复方对豇豆的增产效果[J]. *上海蔬菜*, 1999(1):33-34.
- [24] 张伯熙,刘金定,单永年,等. 京尼平苷对棉花的增产效果[J]. *中国棉花*, 1998(9):17.
- [25] 钱善勤,龙茜,陈盼,等. 京尼平苷对玉米幼苗生长的促进作用[J]. *江苏农业科学*, 2015, 43(2):108-110.
- [26] 钱善勤,陈刚,朱梅,等. 京尼平苷对青菜叶绿素 SPAD 值及生长的影响[J]. *北方园艺*, 2016(16):18-21.
- [27] TRISHNA D, PYO J P, NARAYAN C D N, et al. Antioxidant activity of *Gardenia jasminoides* Ellis fruit extracts[J]. *Food Chemistry*, 2011, 128(3):697-703.
- [28] FAN Y, GE Z, LUO A. *In vitro* antioxidant activity of polysaccharide from *Gardenia jasminoides* Ellis[J]. *Journal of Medicinal Plant Research*, 2011, 5(14):2963-2968.
- [29] WANG S Y, JIAO H J, FAUST M. Changes in ascorbate, glutathione, and related enzyme activities during thidiazuron-induced bud break of apple[J]. *Physiologia Plantarum*, 1991, 82(2): 231-236.
- [30] ANDERSON M E. Determination of glutathione and glutathione disulfide in biological samples[J]. *Methods and Enzymology*, 1985, 113(4):548-555.
- [31] NAKANO Y, ASADA K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts[J]. *Plant and Cell Physiology*, 1981, 22(5):867-880.
- [32] 李玉梅,冯颖,姜云天,等. 混合盐胁迫对东北薄荷种子萌发及幼苗生长的影响[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2019, 47(10):52-62.
- [33] 王明华,李明,高祺,等. 改良剂对苏打盐碱土玉米幼苗生长和生理特性的影响[J]. *生态学杂志*, 2016, 35(11):2966-2973.
- [34] 钱善勤,陈刚,朱梅,等. 京尼平苷对萝卜光合反应及生物量的影响[J]. *江苏农业科学*, 2016, 44(3):171-174.
- [35] 田礼欣,李丽杰,刘旋,等. 外源海藻糖对盐胁迫下玉米幼苗根系生长及生理特性的影响[J]. *江苏农业学报*, 2017, 33(4):754-759.
- [36] 景宇鹏,李跃进,蒯亚莉,等. 玉米耐  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  胁迫的生理响应及耐盐碱性综合评价[J]. *中国土壤与肥料*, 2019(5):179-186.
- [37] 王俭珍,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.
- [38] COUEE I, SULMON C, GOUESBET G, et al. Involvement of soluble sugars in reactive oxygen species balance and responses to oxidative stress in plants[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57(3):449-459.
- [39] KHOLOVA J, SAIRAM R K, MEENA R C, et al. Response of maize genotypes to salinity stress in relation to osmolytes and metal-ions contents, oxidative stress and antioxidant enzymes activity[J]. *Biologia Plantarum(Prague)*, 2009, 53(2):249-256.
- [40] 张颖,钱善勤,陈娟. 京尼平苷对柳树叶片生理代谢的影响[J]. *江苏农业科学*, 2018, 46(23):141-143.
- [41] 刘奕嫩,于洋,方军. 盐碱胁迫及植物耐盐碱分子机制研究[J]. *土壤与作物*, 2018, 7(2):201-211.
- [42] 刘涛,徐刚,高文瑞,等. ALA 对低温胁迫下辣椒植株叶片中 AsA-GSH 循环的影响[J]. *江苏农业学报*, 2011, 27(4): 830-835.
- [43] 曲丹阳,顾万荣,李丽杰,等. 壳聚糖对镉胁迫下玉米幼苗叶片 AsA-GSH 循环的调控效应[J]. *植物科学学报*, 2018, 36(2): 291-299.
- [44] SETH C S, REMANS T, KEUNEN E, et al. Phytoextraction of toxic metals: a central role for glutathione[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2012, 35(2):334-346.
- [45] PUKACKA S, RATAJCZAK E. Antioxidative response of ascorbate-glutathione pathway enzymes and metabolites to desiccation of recalcitrant *Acer saccharinum* seeds[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2006, 163(12):1259-1266.
- [46] 孙德智,韩晓日,彭靖,等. 外源 NO 和 SA 对盐胁迫下番茄幼苗叶片膜脂过氧化及 AsA-GSH 循环的影响[J]. *植物科学学报*, 2018, 36(4): 612-622.

(责任编辑:陈海霞)