

DOI: 10.5846/stxb201408011539

李晓荣, 姚世响, 陈莎莎, 兰海燕. 藜异型性种子后代植株盐响应生理机制. 生态学报, 2015, 35(24): - .

Li X R, Yao S X, Chen S S, Lan H Y. Physiological responses to salt stress of plants derived from heteromorphic seeds of *Chenopodium album*. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(24): - .

藜异型性种子后代植株盐响应生理机制

李晓荣, 姚世响, 陈莎莎, 兰海燕*

新疆大学生命科学与技术学院/新疆生物资源基因工程重点实验室, 乌鲁木齐 830046

摘要: 种子异型性是植物适应异质生境的重要策略, 异型性对后代植株的影响值得深入研究。本实验以具有种子异型性的荒漠植物藜为材料, 测定了异型种子后代植株在不同浓度(0, 50, 300 mmol/L) NaCl 胁迫下的表型及与耐盐相关的生理指标变化, 探讨了异型种子后代植株之间对盐胁迫生理响应机制的差异。结果显示, 褐色种子后代植株在各浓度盐胁迫下的表型(株高、分枝数)均优于黑色种子。对其生理指标测定结果显示, 褐色种子植株除电导率显著低于黑色种子植株外, 氧化损伤指标(氧自由基、丙二醛含量)及抗氧化酶(SOD、CAT、POX)活性、抗氧化剂(Car、AsA)含量、渗透物质(可溶性糖、脯氨酸、甜菜碱)含量等在两者之间无明显差异。本研究结果暗示, 藜异型性种子后代植株的早期生长表型在盐胁迫下所产生的差异可能是由种子胚的大小及萌发快慢差异所导致, 而这种差异并未引起盐胁迫下两种植株抗氧化系统响应的差异。

关键词: 藜; 异型性种子后代植株; 抗氧化系统; 盐胁迫

Physiological responses to salt stress of plants derived from heteromorphic seeds of *Chenopodium album*

LI Xiaorong, YAO Shixiang, CHEN Shasha, LAN Haiyan*

Xinjiang Key Laboratory of Biological Resources and Genetic Engineering, College of Life Science and Technology, Xinjiang University, Urumqi 830046, China

Abstract: Seed heteromorphism is an important strategy of plants for adapting to heterogeneous environments, and the effect of heteromorphism on the descendant is worth studying in detail. In the present study, a comparison of the physiological responses to salinity stress between the brown seed plant and black seed plant of *Chenopodium album* (Imbikicane) was performed by analyzing the effects on growth and physiological changes under different concentrations (0, 50, and 300 mmol/L NaCl) of salt stress. The results indicated that the growth characteristics (plant height and branch number) of plants from the brown seed performed better than those of plants from the black seed under various salt concentrations. In addition to electrolyte leakage, for which the black seed plant had significantly higher values than the brown seed plant, all salt tolerance-related indices, such as oxidative damage parameters (O_2^- , MDA), antioxidants (Car, AsA), antioxidant enzymes (SOD, CAT, POX), and osmolytes (Soluble sugar, Pro, and GB) showed no significant difference between two types of plants. This suggests that the difference between early growth characteristics of the two types of plants might be caused by diverse differences in the seed embryo size and germination speed, which did not to apply to the antioxidative system.

Key Words: *Chenopodium album*; descendants of heteromorphic seeds; antioxidative system; salt stress

基金项目: 国家自然科学基金(31260037, 31060027); 新疆自治区优秀青年科技人才培养项目(2013721013); 新疆生物资源基因工程重点实验室开放基金(XJDX0201-2011-03)

收稿日期: 2014-08-01; **网络出版日期:** 2015- -

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lanhaiyan@xju.edu.cn

种子异型性指同一植株上产生两种或多种在形态结构、萌发、休眠等特性有显著差异的种子的现象^[1-4]。它是植物长期进化过程中应对频繁扰动、强烈胁迫等异质生境形成的适应性策略^[5]。许多盐生植物具有种子异型性(如褐色和黑色种子),如中亚滨藜(*Atriplex centralasiatica*)^[6],异子蓬(*Suaeda aralocaspica*)^[7],盐地碱蓬(*Suaeda salsa*)^[8]和 *Suaeda splendens*^[9]等。通常异型性种子中褐色种子较大、不休眠、萌发率高,能在盐胁迫较强的生境中迅速萌发,以完成种群的建立及扩张。但由于盐碱地环境异质多变,当褐色种子一次性大量萌发,其幼苗死亡风险也较高,属于高风险萌发策略^[10];黑色种子较小、休眠、萌发率较低,对盐分较敏感,在萌发季节,一部分种子打破休眠状态萌发,其余黑色种子则形成持久种子库,在无法预测环境下补充种群个体数,属于谨慎萌发策略^[10]。盐生植物种子异型性拓宽了种子萌发时间,分散了单次萌发的风险,降低了环境时空异质性的变化,确保至少部分后代在剧烈变化的生境中存活^[11],有效保证了种群的顺利繁殖,这是盐生植物在种子阶段适应高盐环境的重要策略^[12],同时也具有重要的进化生态学意义^[13]。

目前对种子异型性已有较多报道,大多集中在异型性种子的形态差异以及由此引起的萌发、休眠及耐盐性的差异等方面^[7,14-16]。然而,种子异型性的形态特征除了通过种子阶段(萌发、休眠等特性)的差异确保植物对环境的适应,是否还对后代植株的生长及生理特性产生影响,即异型种子后代的生长发育特征、抗逆能力是否有差异,目前的研究较为有限。异型性种子后代植株在幼苗发育阶段通常存在显著差异,这种差异可能会一直保持,或在后期的发育过程中消失^[17]。三角滨藜(*Atriplex triangularis*)的大种子产生的幼苗较大,而且在后续生长中一直保持这种差异,播期实验证明这种差异是由大种子萌发显著快于小种子所造成的^[18]。Mandak 的研究发现,鞑靼滨藜(*Atriplex sagittata*)的褐色种子大,萌发率高,其后代植株的生物量也较大;黑色种子在自然生境中萌发率低,导致种群密度低,但植株生长速度较褐色种子快^[3]。菊科植物 *Hedypnois cretica* 大种子产生的幼苗在前期生物量明显优于小种子,后期两者差异不显著^[19]; *Crepis aspera* 的异型种子也表现为前期幼苗叶片数和叶片长度差异显著,在随后的生长发育中差异性消失^[19]。意大利苍耳(*Xanthium italicum* Moretti)具上位和下位两种异型种子的植物,下位种子大于上位种子且不休眠,至发育中期下位种子植株的表型显著优于上位植株^[20]。菊科金盏草(*Calendula arvensis*)的瘦果具有嘴形、船形和弯曲形三种不同形态的种子,嘴形和船形种子后代植株的早期生长发育及开花期均明显优于弯曲形的^[21]。菊科植物异果菊(*Dimorphotheca sinuate*)的中间花种子和边花种子后代植株结实量有明显差异^[22]。尽管如此,目前多数研究倾向于异型性种子后代植株在结实量上并无明显差异^[2,23]。

异型种子后代植株通常在胁迫后会显示较明显差异。两种菊科植物 *Dimorphotheca siauata* 和南非雏菊(*Arctotis fastuosa*)异型种子在不同水分胁迫、播种期和生长密度下产生后代种子量会发生显著改变^[22]。*Suaeda splendens* 的黑色种子能在低盐浓度下萌发,但是对盐浓度的升高特别敏感,而且在光照条件下,萌发受到抑制。褐色种子萌发不受光照的影响,能在高盐浓度下萌发,而且萌发速率较快^[9]。菊科 *Crepis sancta* 的异型性种子植株在没有竞争情况下,营养因素对两种种子植株生物量没有影响,而在种间竞争存在的情况下,边缘种子的后代比中间种子相对具有优势^[24]。环境胁迫在影响异型性种子植株发育的同时,也会造成种子异型性比率发生改变。如盐胁迫可以改变 *Crepis sancta* 瘦果种子的异型性比例^[24];海蓬子属 *Salicornia patula* 如果生长在低于 0.1% 的土壤含盐量的环境中,则种子异型性现象消失^[25]。菊科植物 *Leontodon saxatilis* 的外围果和中央果产生的幼苗总生物量和根茎重量比均无显著差异,但水分减少会增加植株中央果的数量^[2]。藜(*Chenopodium album*)的异型性种子后代植株在非胁迫条件下生长特性及结实量均无显著差异,但盐胁迫后,两种种子后代产生褐色种子的比率显著升高^[26]。异子蓬异型种子在盐胁迫下的出苗和成苗情况不同,褐色种子出苗和成苗对高盐均较敏感,而黑色种子一旦出苗则比褐色种子更耐受盐胁迫^[27]。然而,目前对异型性种子后代植株生长发育及胁迫的生理生化响应机制的深入探索鲜见报道。

藜(*Chenopodium album*)为藜科(Chenopodiaceae)藜属(*Chenopodium*)一年生草本植物,广泛分布于新疆干旱区的荒地及轻度盐碱化土壤生境,具有较强的抗逆性^[28]。藜能在 300 mmol/L NaCl 胁迫下正常生长^[29],

因此在修复盐碱地生态过程中具有较大潜力^[30]。藜植株能产生两类种子,其中褐色种子较大,占 50% 以上,不休眠,成熟后在适宜条件下可迅速萌发;黑色种子较小,休眠,萌发较慢且萌发率较低。为了进一步搞清异型性种子后代植株在胁迫条件下的内在响应机制,本实验在前期对藜种子异型性及其产生机制的研究基础上,拟对藜褐色和黑色异型种子后代植株在盐胁迫下的生长发育以及生理响应(包括氧化/抗氧化系统改变、渗透调节物质变化等)进行分析比较,旨在深入探索异型种子后代植株耐盐性差异(如果存在)的生理生化机理。

1 材料与方法

1.1 植物材料与盐胁迫处理

将藜种子播于珍珠岩:蛭石(1:3)基质中,黑色种子和褐色种子种于同一花盆内的两边(由于异型性种子出苗率存在差异,播入的种子数量以两种种子出苗数量相当为标准),光周期为 16 h 光照/8 h 黑暗,25℃—32℃,相对湿度 28—50 %。当植株生长至三个月大小时,选取植株长势一致的花盆,每处理十盆进行两个月的盐胁迫,具体方案为:(1)不含盐溶液的 Hoagland 营养液处理作为对照;(2)含 50 mmol/L NaCl 的 Hoagland 营养液作为低盐处理;(3)含 300 mmol/L NaCl 的 Hoagland 营养液作为高盐处理。胁迫前,一周补充一次不含盐溶液的 Hoagland 营养液,胁迫后每周补充一次相应处理液(以多数盆中三分之一上层珍珠岩:蛭石变干为标准)。取样时,取生长状态一致的不同植株第三至第四片(从上往下数)嫩叶,每处理三个重复,每重复 0.1 g 样品,置于液氮中备用。

1.2 生化指标测定

叶绿素(Chl)和类胡萝卜素(Car)含量的测定参照 Porra 方法^[31];采用抽气法测定电导率^[32];参照 Li and Gong 方法检测氧自由基生成速率^[33];采用硫代巴比妥酸(TBA)比色法测定 MDA 含量^[34];氮蓝四唑(NBT)比色法测定 SOD 活性^[35];采用 H₂O₂反应测定 CAT 活性^[35];利用愈创木酚比色法测定 POX 活性^[35];参照陈建勋^[35]方法测定 AsA 含量。蒽酮比色法测定可溶性糖含量^[34];利用碘基水杨酸法测定脯氨酸含量^[34];采用比色法测定甜菜碱含量^[36];蛋白含量采用 Bradford 试剂盒(TaKaRa, 大连)测定。

1.3 统计分析

本研究中株高和分枝数由 18 株植株计算获得,其它所有数据均来自三个实验重复。图中的 bar 值表示标准误。所有的数据用 GraphPad Prism Version 4.02 Windows 软件(GraphPad Software, San Diego, CA)进行分析。独立样本用非配对 t-检验,多个样本用单因素或双因素方差分析。当存在显著效应时,再用 Tukey 多重比较检验各样本间的差异显著性。

2 实验结果

2.1 NaCl 长期处理对植株生长、叶绿素含量的影响

黑色种子和褐色种子后代植株在对照和低盐胁迫时,生长表型相似(图 1 A, B)。而 300 mmol/L 盐胁迫则显著抑制了植株生长,株高和分枝数比对照有显著降低(图 1 A, B),而褐色种子植株表型明显好于黑色种子。进一步对植株地上和地下部分质量的分析发现,300 mmol/L 盐胁迫使地上部分/地下部分质量显著下降(图 2 A, B)。而异型种子产生的两种植株的地上部分/地下部分比例在各种盐处理之间均无明显差异(图 2 A, B)。盐胁迫特别是高盐(300 mmol/L)使两种种子植株的叶绿素含量明显降低(图 3),而两种种子植株之间的叶绿素含量在各种盐浓度处理下无显著性差异。

2.2 NaCl 长期处理对叶片电导率的影响

盐处理下植株的相对电导率逐渐升高,300 mmol/L 盐处理下两种种子后代植株的电导率均比对照显著增加(图 4),且褐色种子植株的相对电导率显著低于黑色种子植株,这与植株生长表型数据相符(图 1;图 2)。

2.3 NaCl 长期处理对氧化胁迫水平的影响

通过比较盐胁迫对藜两种种子植株活性氧(氧自由基)和丙二醛含量的影响发现,氧自由基浓度在低盐

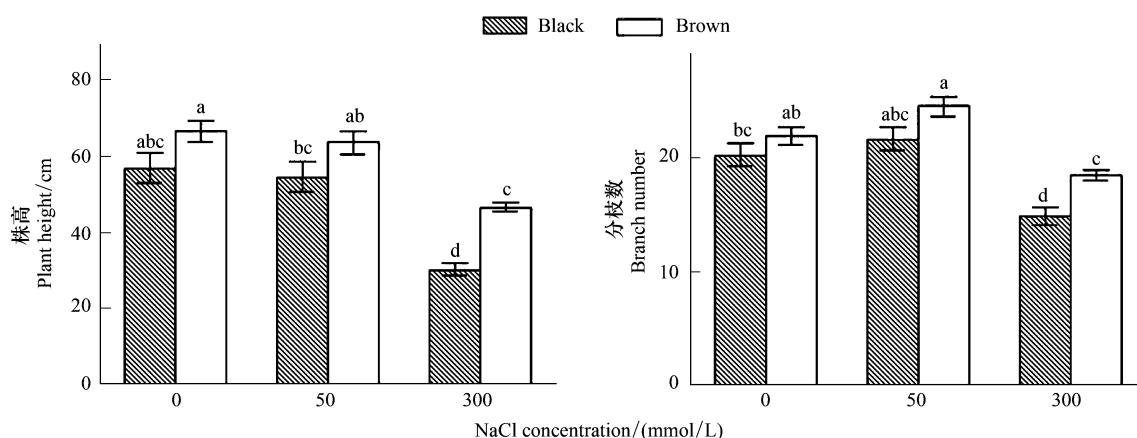


图1 NaCl胁迫对藜异型种子后代植株生长的影响。(A)株高;(B)分枝数。不同小写字母表示存在显著性差异($P<0.05$)

Fig. 1 Effect of NaCl stress on growth of plants from dimorphic seeds of *C. album*. (A) Plant height; (B) Branch number. The different lowercase letters indicate significant difference ($P<0.05$)

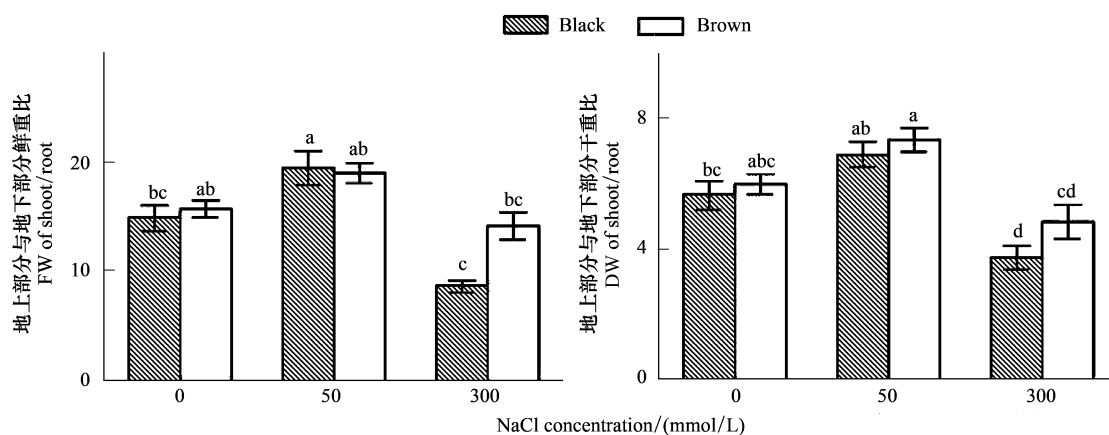


图2 NaCl胁迫对藜异型种子后代植株生物量的影响。(A)地上部分与地下部分的鲜重比;(B)地上部分与地下部分的干重比。FW:样品鲜重,DW:样品干重。不同小写字母表示存在显著性差异($P<0.05$)

Fig. 2 Effect of NaCl stress on biomass of plants from dimorphic seeds of *C. album*. (A) The fresh mass ratio of shoot to root; (B) The dry mass ratio of shoot to root. FW: Fresh weight, DW: Dry weight,. The different lowercase letters indicate significant difference ($P<0.05$)

胁迫时不变,在高盐胁迫时则明显升高(图5A);低盐胁迫和高盐胁迫对丙二醛含量的上升都有明显的促进作用(图5B)。无论是低盐还是高盐处理,两种植株之间的活性氧和丙二醛水平无明显差异。

2.4 NaCl处理对抗氧化酶活性的影响

本研究中,盐胁迫显著激活了超氧化歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)和过氧化物酶(POX)的活性(图6)。SOD的活性随着盐浓度的增加显著升高,在300 mmol/L NaCl处理时,褐色种子植株的酶活性显著高于黑色种子植株的酶活性(图6A)。CAT活性在低盐胁迫时显著升高,而高盐时与对照无显著差异,且两种植株CAT活性在300 mmol/L盐处理时无显著差异(图6B)。POX活性在低盐胁迫下与对照无明显差异,而高盐则可显著促进植株的酶活,两种植株间的POX活性无显著差异(图6C)。

2.5 NaCl对两种幼苗非酶促类抗氧化剂的影响

除了酶促类抗氧化剂参与清除过量活性氧外,还包括类胡萝卜素(Car)和抗坏血酸(AsA)在内的非酶促类抗氧化剂。本研究发现,藜叶片的Car含量在50 mmol/L盐处理时无明显变化,而300 mmol/L盐处理时则显著下降(图7A);AsA含量在50 mmol/L盐处理时呈升高趋势,而在300 mmol/L盐处理时则降至对照水平(图7B)。在各种盐浓度处理下,两种植株之间的非酶促类抗氧化剂(Car或者AsA)含量均无显著差异(图

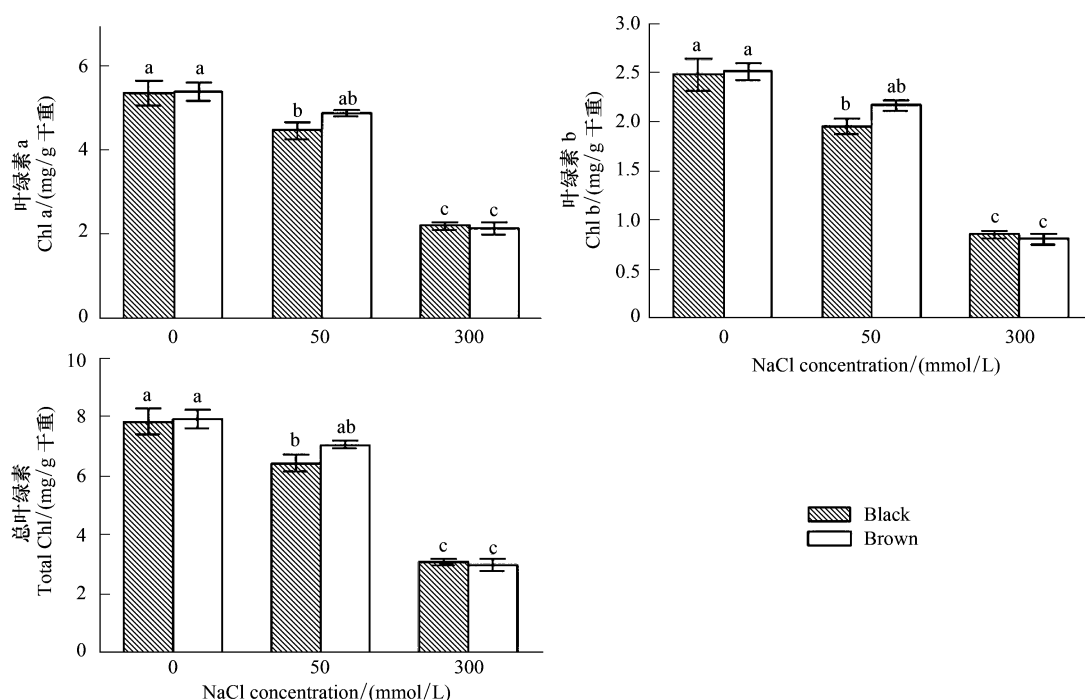


图 3 NaCl 胁迫对藜异型性种子后代植株叶绿素含量的影响. (A) 叶绿素 a; (B) 叶绿素 b; (C) 总叶绿素. DW: 样品干重. 相同小写字母表示不存在显著性差异

Fig. 3 Effect of NaCl stress on chlorophyll content in leaves of plants from dimorphic seeds of *C. album*. (A) Chlorophyll a; (B) Chlorophyll b; (C) Total chlorophyll content. DW: Dry weight. The same lowercase letter indicates no significant difference

7)。

2.6 NaCl 胁迫对两种植株渗透物质的影响

三种渗透调节物质含量在各种盐处理下变化趋势各不相同。低盐胁迫时,藜叶片中的可溶性糖含量明显上升,而高盐胁迫时则恢复至对照水平(图 8 A)。在各种盐处理时,两类植株的可溶性糖含量均无显著差异(图 8 A)。脯氨酸对盐胁迫十分敏感,在 50 和 300 mmol/L 盐处理时,藜叶片中脯氨酸含量均显著升高(图 8 A)。高盐胁迫时,两种植株的脯氨酸量无显著差异(图 8 B)。两种植株的甜菜碱含量在低盐或高盐胁迫时均无显著差异(图 8 C)。

3 讨论

种子异型性是许多植物适应胁迫生境的一种有效策略。具种子异型性的物种通常可在多种逆境(如盐碱、荒漠、干旱等)中生存,主要通过种子的异型性拓展物种萌发的时间和空间,从而有利于幼苗建成和种群繁衍^[5]。由于异型性种子之间存在种子大小的差别,而种子大小(特别是胚的大小)对幼苗大小具有决定性作用,因此异型性种子后代在生长发育方面可能会产生差异^[2]。本研究结果显示藜的两种种子后代植株在盐胁迫下早期出现生长表型的明显差异,而随后对异型种子后代植株的抗逆生理分析则未表现显著差异,本实验结果暗示藜异型性种子对后代植株的影响可能局限于早期植株表型。

最近的研究表明,盐生植物异型性种子后代在逆境适应能力方面具有差异。如藜科植物 *Suaeda splendens*

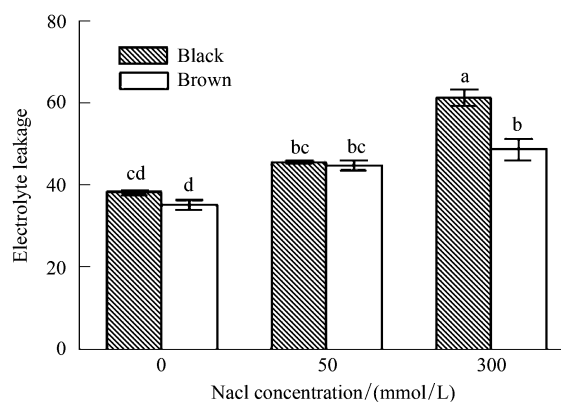


图 4 NaCl 胁迫对藜异型性种子后代植株叶片相对电导率的影响. 不同小写字母表示存在显著性差异 ($P<0.05$)

Fig. 4 Effect of NaCl stress on electrolyte leakage in leaves of plants from dimorphic seeds of *C. album*. The different lowercase letters indicate significant difference ($P<0.05$)

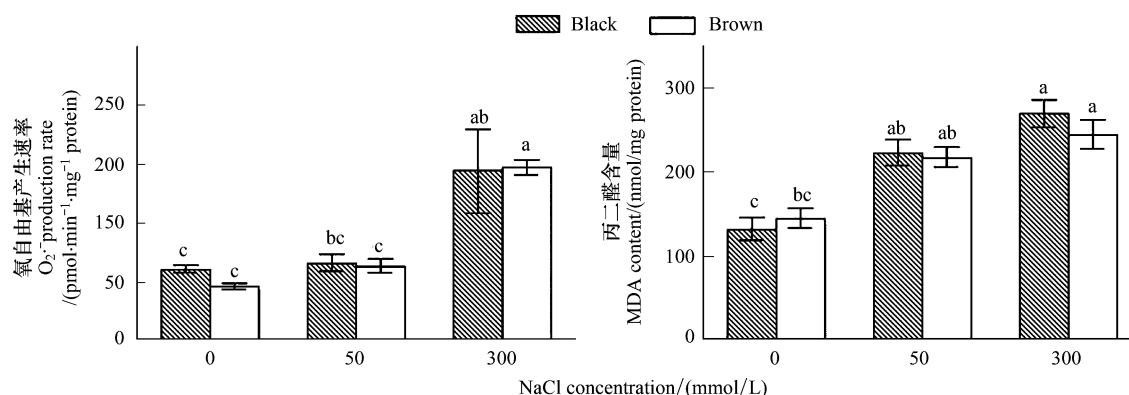


图5 NaCl胁迫对藜异型性种子后代植株氧化胁迫水平的影响。(A) 氧自由基产生速率;(B) 丙二醛含量。相同小写字母表示不存在显著性差异

Fig. 5 Effect of NaCl stress on oxidative stress level of plants from dimorphic seeds of *C. album*. (A) O₂·⁻ production rate; (B) Malondialdehyde content. The same lowercase letter indicates no significant difference

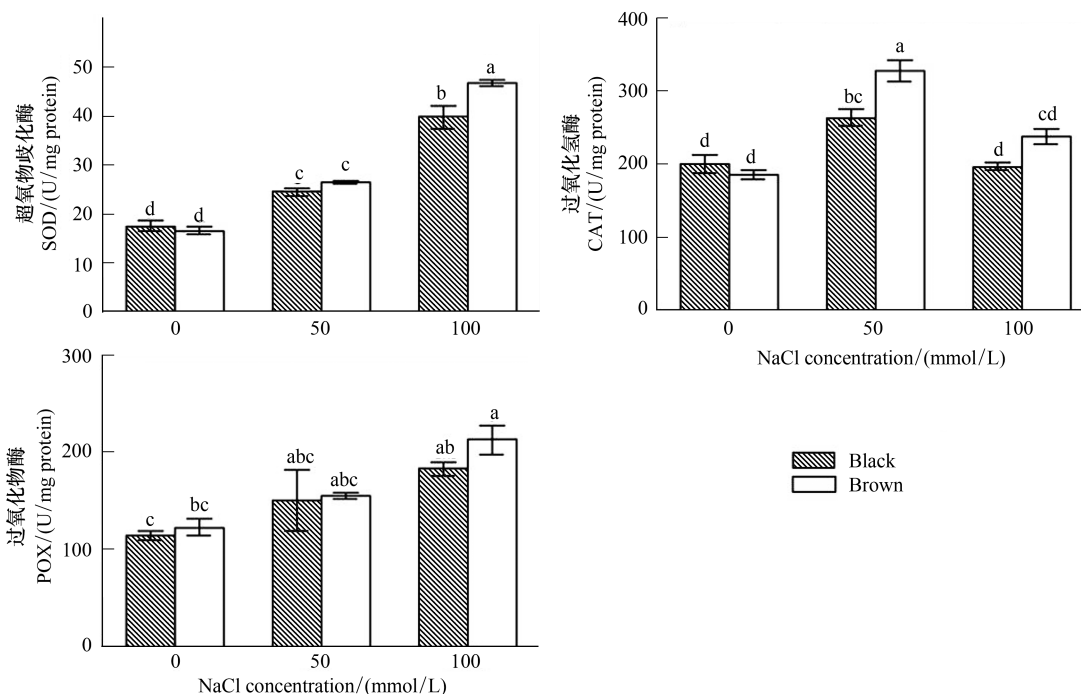


图6 NaCl胁迫对藜异型性种子后代植株抗氧化酶活性的影响。(A) 超氧化物歧化酶;(B) 过氧化氢酶;(C) 过氧化物酶。相同小写字母表示不存在显著性差异

Fig. 6 Effect of NaCl stress on activities of antioxidant enzymes in plants from dimorphic seeds of *C. album*. (A) Superoxide Dismutase; (B) Catalase; (C) Peroxidase. The same lowercase letter indicates no significant difference

异型种子后代植株在 400 mmol/L NaCl (接近其自然生境) 浓度时生长良好,而褐色种子后代植株对低盐 (200 mmol/L) 的耐受能力较弱^[9]。盐胁迫造成植物的生长发育迟缓,其最显著表型就是株高和分枝数受到抑制^[41]。本研究结果显示,高盐胁迫下藜的株高和分枝数均受到严重抑制,地上部分/地下部分质量显著下降,而褐色种子植株的株高和分枝数明显高于黑色种子植株,导致这种现象的可能原因之一是褐色种子胚大于黑色种子而引起后代植株的差异^[37];其二可能是褐色种子萌发比黑色种子快的缘故(观察数据未显示)。他人的研究结果也显示大种子具有一定的优势,可以产生较大的苗以竞争光及提高二氧化碳的固定,并且某些物种中这种优势可以保持到生殖发育完成^[37-39]。但也有研究显示种子的重量与幼苗的相对生长量呈反比,如苍耳 *Xanthium strumarium* 小种子在种内竞争存在的情况下产生的植株具有更高的相对生长率^[24,40-41]。

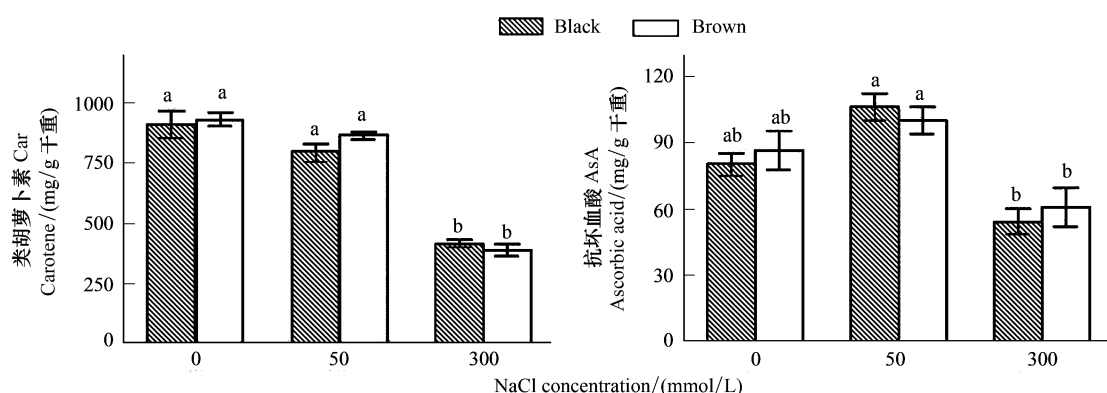


图7 NaCl胁迫对藜异型性种子后代植株非酶促抗氧化剂含量的影响。(A) 类胡萝卜素;(B) 抗坏血酸。DW: 样品干重。相同小写字母表示不存在显著性差异

Fig. 7 Effect of NaCl stress on antioxidant contents in leaves of plants from dimorphic seeds of *C. album*. (A) Carotene; (B) Ascorbic acid. DW: Dry weight. The same lowercase letter indicates no significant difference

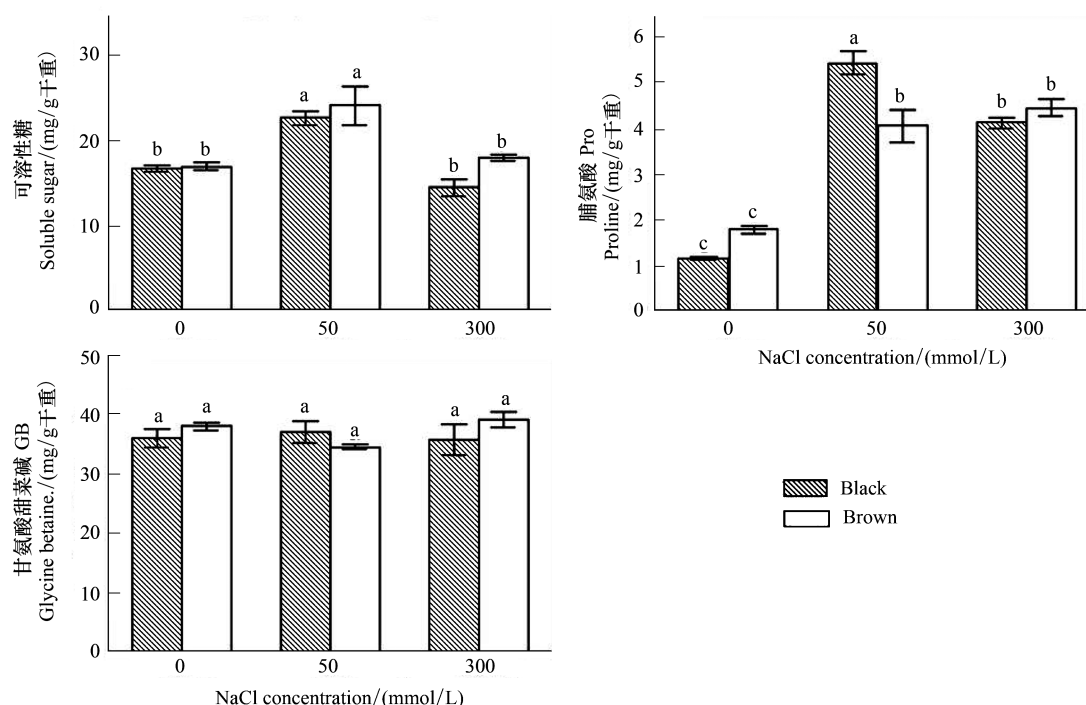


图8 NaCl胁迫对藜异型性种子后代植株渗透调节物质含量的影响。(A) 可溶性糖;(B) 脯氨酸;(C) 甘氨酸甜菜碱。DW: 样品干重。相同小写字母表示不存在显著性差异

Fig. 8 Effect of NaCl stress on osmotic adjustments contents in leaves of plants from dimorphic seeds of *C. album*. (A) Soluble sugar; (B) Proline; (C) Glycine betaine. DW: Dry weight. The same lowercase letter indicates no significant difference

对这一现象解释为,大种子产生的苗较小种子的具有更大的根/茎比,从而导致地上部分生长相对较慢^[38]。*Crepis sancta* 的大种子仅在高密度的竞争中才表现出优势^[38]。*Leontodon autumnalis* 的边花种子虽然较小,但是形成的幼苗适应能力强,活力也较大,能够在较深的土壤中发芽;而中间花的大种子正好相反^[42]。Wulff 的研究表明在干旱胁迫初期,*Desmodium paniculatum* 的大种子幼苗有一定的优势,但是种子大小对苗的存活率没有影响^[43]。

在研究过程中我们发现,作为胁迫下膜系统受损伤的标志-电导率的测定结果显示,褐色种子植株明显低于黑色种子植株,结合对表型的观测结果暗示,褐色种子后代植株与黑色种子植株的耐盐性似乎存在差异。基于此,我们对藜异型性种子后代植株间的耐盐性进行了深入研究。由于抗氧化系统对其植株耐受高盐胁迫

具有较大的贡献^[44],因此我们系统研究了盐胁迫对植株的氧化损伤(氧自由基、丙二醛)、抗氧化酶(SOD、CAT、POX)、非酶促类抗氧化剂(Car、AsA)、渗透调节物质(可溶性糖、脯氨酸、甜菜碱)含量的影响。结果发现,在低盐和高盐胁迫下两种植株的氧自由基和丙二醛都有明显升高,表明藜在高盐胁迫下膜系统发生了氧化,然而,两种植株间的氧自由基和丙二醛的含量并没有显著差异;高盐胁迫下抗氧化酶SOD、CAT、POX均有显著升高,说明高盐胁迫促进了抗氧化酶的活性,以清除活性氧,抵御氧化胁迫。随盐浓度升高,抗氧化剂AsA和Car均有下降趋势,暗示其可能参与了活性氧的清除。非酶促类抗氧化剂AsA不仅参与活性氧的清除,还可作为APX(抗坏血酸过氧化物酶)的辅酶间接清除H₂O₂^[45-46]。但是抗氧化酶和抗氧化剂的含量在两种植株之间也没有显著差异。最新研究表明,渗透调节物质如脯氨酸、甜菜碱可作为抗氧化剂,参与清除活性氧的生理途径^[47]。在本研究中,无论低盐与高盐胁迫下,藜两种植株的脯氨酸含量均明显高于对照,而甜菜碱没有显著变化,表明脯氨酸在藜的渗透调节中起着重要作用。然而渗透调节物质含量在两类植株间也没有显著差异。以上对盐胁迫下藜的氧化指标、抗氧化酶、抗氧化剂以及渗透调节物质的分析结果显示,盐胁迫对藜异型性种子后代植株的抗氧化系统产生了一定的影响,但两种异型性植株之间并没有明显差异。由此暗示,藜异型性种子后代植株在盐胁迫下早期形态差异并未导致生理响应的改变。对鞑靼滨藜(*Atriplex sagittata*)异型性种子后代种群的遗传变异和适应能力的研究发现,褐色种子在没有盐胁迫下萌发的植株遗传变异很大,而在盐胁迫下产生的植株中等位酶差异(遗传变异)很小,等位酶变异和物种适合度呈正相关,因此盐生植物的褐色种子虽然萌发率较高,但其植株在适应异质化生境时可能相对黑色种子较弱^[48]。种子或胚大小可能造成异型性种子在出苗率、存活率、幼苗生长速率以及结实量等方面的差异^[49]。而这种优势延续时间的长短则因物种而有所不同,如三角叶滨藜(*Atriplex triangularis*)异型种子中大种子植株一直较大^[18];而菊科植物*Hedyscra cretica*的异型性种子的差异只在生长早期存在^[19]。

4 结论

本研究结果显示,藜异型性种子后代植株的早期生长表型在盐胁迫下会产生差异,但其相关生理指标除电导率外均无显著差异。由此暗示,藜异型性种子后代植株早期的表型差异并未引起盐胁迫下两种植株抗氧化系统响应的差异。

参考文献(References):

- [1] Sorensen A E. Somatic polymorphism and seed dispersal. *Nature*, 1978, 276(5684): 174-176.
- [2] Brändel M. Ecology of achene dimorphism in *Leontodon saxatilis*. *Annals of Botany*, 2007, 100(6): 1189-1197.
- [3] Mandák B, Pyšek P. Fruit dispersal and seed banks in *Atriplex sagittata*: the role of heterocarpy. *Journal of Ecology*, 2001, 89(2): 159-165.
- [4] Brändel M. Dormancy and germination of heteromorphic achenes of *Bidens frondosa*. *Flora*, 2004, 199(3): 228-233.
- [5] Imbert E. Ecological consequences and on togeny of seed heteromorphism. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2002, 5(1): 13-36.
- [6] Li W Q, Liu X J, Khan M A, Tsuji W, Tanaka K. The effect of light, temperature and bracteoles on germination of polymorphic seeds of *Atriplex centralasiatica* Iljin under saline conditions. *Seed Science and Technology*, 2008, 36(2): 325-338.
- [7] Wang L, Huang Z Y, Baskin C C, Baskin J M, Dong M. Germination of dimorphic seeds of the desert annual halophyte *Suaeda aralocaspica* (Chenopodiaceae), a C4 plant without Kranz anatomy. *Annals of Botany*, 2008, 102(5): 757-769.
- [8] Li W Q, Liu X J, Khan M A, Yamaguchi S. The effect of plant growth regulators, nitric oxide, nitrate, nitrite and light on the germination of dimorphic seeds of *Suaeda salsa* under saline conditions. *Journal of Plant Research*, 2005, 118(3): 207-214.
- [9] Redondo Gómez S, Mateos Naranjo E, Cambrollé J, Luque T, Figueroa M E, Davy A J. Carry-over of differential salt tolerance in plants grown from dimorphic seeds of *Suaeda splendens*. *Annals of Botany*, 2008, 102(1): 103-112.
- [10] Venable D L. The evolutionary ecology of seed heteromorphism. *The American Naturalist*, 1985, 126(5): 557-595.
- [11] Cheplick G P, Quinn J A. The shift in aerial/subterranean fruit ratio in *Amphicarpum purshii*: causes and significance. *Oecologia*, 1983, 57(3): 374-379.
- [12] Weber D J. *Salinity and Water Stress*. Netherlands: Springer, 2009: 179-185.

- [13] Venable D L, Dyreson E, Morales E. Population dynamic consequences and evolution of seed traits of *Heterosperma pinnatum* (Asteraceae). American Journal of Botany, 1995, 82(3): 410-420.
- [14] Song J, Fan H, Zhao Y Y, Jia Y H, Du X H, Wang B S. Effect of salinity on germination, seedling emergence, seedling growth and ion accumulation of a euhalophyte *Suaeda salsa* in an intertidal zone and on saline inland. Aquatic Botany, 2008, 88(4): 331-337.
- [15] Wei Y, Dong M, Huang Z Y. Seed polymorphism, dormancy, and germination of *Salsola affinis* (Chenopodiaceae), a dominant desert annual inhabiting the Junggar Basin of Xinjiang, China. Australian Journal of Botany, 2007, 55(4): 464-470.
- [16] Mandák B, Pyšek P. How does seed heteromorphism influence the life history stages of *Atriplex sagittata* (Chenopodiaceae)? Flora, 2005, 200(6): 516-526.
- [17] 王雷, 董鸣, 黄振英. 种子异型性及其生态意义的研究进展. 植物生态学报. 2010, 34(5): 578-590.
- [18] Ellison A M. Effects of seed dimorphism on the density-dependent dynamics of experimental population of *Atriplex triangularis* (Chenopodiaceae). American Journal of Botany, 1987, 74(8): 1280-1288.
- [19] El-Keblawy A. Effects of achene dimorphism on dormancy and progeny traits in the two ephemerals *Hedypnois cretica* and *Crepis aspera* (Asteraceae). Canadian Journal of Botany, 2003, 81(6): 550-559.
- [20] 吴冬, 黄姝博, 李宏庆. 意大利苍耳二形性种子萌发、植株生长差异及生态适应性. 生态学报, 2009, 29(10): 5258-5264.
- [21] De Clavijo E R. The reproductive strategies of the heterocarpic annual *Calendula arvensis* (Asteraceae). Acta Oecologica, 2005, 28(2): 119-126.
- [22] Beneke K, van Rooyen M W, Theron G K, van de Venter H A. Fruit polymorphism in ephemeral species of Namaqualand: III. Germination differences between the polymorphic diaspores. Journal of Arid Environments, 1993, 24(4): 233-247.
- [23] Baker G A, O'Dowd D J. Effects of parent plant density on the production of achene types in the annual *Hypochoeris glabra*. Journal of Ecology, 1982, 70(1): 201-215.
- [24] Jurado E, Westoby M. Seedling growth in relation to seed size among species of arid Australia. Journal of Ecology, 1992, 80(3): 407-416.
- [25] Olivieri I, Berger A. Seed dimorphism for dispersal: physiological, genetic and demographic aspects // Jacquard P, Heim G, Antonovics J. Genetic Differentiation and Dispersal in Plants. Berlin: Springer Verlag, 1985: 413-429.
- [26] Yao S X, Lan H Y, Zhang F C. Variation of seed heteromorphism in *Chenopodium album* and the effect of salinity on the descendants. Annals of Botany, 2010, 105(6): 1015-1025.
- [27] 何美香, 杜晓峰, 陈玲, 吕秀云, 兰海燕. 盐分、变温和激素处理对盐生植物异型种子萌发及成苗的影响. 生态学杂志, 2013, 32(1): 45-51.
- [28] 姚世响, 油天钰, 徐栋生, 李秀明, 王浚桢, 兰海燕. 新疆干旱区植物藜的种子异型性及其萌发机理. 生态学报, 2010, 30(11): 2909-2918.
- [29] Hamidov A, Beltrao J, Neves A, Khaydarova V, Khamidov M. *Apocynum lancifolium* and *Chenopodium album*-potential species to remediate saline soils. Transactions on Environment and Development, 2007, 3(7): 123-128.
- [30] 孙存华, 李扬, 贺鸿雁, 孙东旭, 杜伟, 郑曦. 藜对干旱胁迫的生理生化反应. 生态学报, 2005, 25(10): 2556-2561.
- [31] Porra R J, Thompson W A, Kriedemann P E. Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls *a* and *b* extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy. Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics, 1989, 975(3): 384-394.
- [32] 陈爱葵, 韩瑞宏, 李东洋, 凌连莲, 罗慧霞, 唐上剑. 植物叶片相对电导率测定法比较研究. 广东教育学院学报, 2010, 30(5): 88-91.
- [33] 李忠光, 龚明. 植物中超氧阴离子自由基测定方法的改进. 云南植物研究, 2005, 27(2): 211-216.
- [34] 邹琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [35] 陈建勋, 王晓峰. 植物生理学实验指导[M]. 广州: 华南理工大学出版社, 2006.
- [36] 王金贺, 王丽丽, 吴玉梅, 周芹. 比色法测定饲料甜菜中甜菜碱含量. 中国甜菜糖业, 2008, (1): 5-7.
- [37] Wilson J B. The effect of initial advantage on the course of plant competition. Oikos, 1988, 51(1): 19-24.
- [38] Imbert E, Escarré J, Lepart J. Seed heteromorphism in *Crepis sancta* (Asteraceae): performance of two morphs in different environments. Oikos, 1997, 79(2): 325-332.
- [39] Ford E D, Diggle P J. Competition for light in a plant monoculture modelled as a spatial stochastic process. Annals of Botany, 1981, 48(4): 481-500.
- [40] Gleeson S K, Tilman D. Plant allocation, growth rate and successional status. Functional Ecology, 1994, 8(4): 543-550.
- [41] Zimmerman J K, Weis I M. Fruit size variation and its effects on germination and seedling growth in *Xanthium strumarium*. Canadian Journal of Botany, 1983, 61(9): 2309-2315.
- [42] Clavijo E R. The role of dimorphic achenes in the biology of the annual weed *Leontodon longirostris*. Weed Research, 2001, 41(3): 275-286.
- [43] Wulff R D. Seed size variation in *Desmodium paniculatum* II: effects on seedling growth and physiological performance. The Journal of Ecology,

1986, 74(1): 99-114.

- [44] Yao S X, Chen S S, Xu D S, Lan H Y. Plant growth and responses of antioxidants of *Chenopodium album* to long-term NaCl and KCl stress. *Plant Growth Regulation*, 2010, 60(2): 115-125.
- [45] Padh H. Cellular functions of ascorbic acid. *Biochemistry and Cell Biology*, 1990, 68(10): 1166-1173.
- [46] Foyer C H, Halliwell B. The presence of glutathione and glutathione reductase in chloroplast: a proposed role in ascorbic acid metabolism. *Planta*, 1976, 133(1): 21-25.
- [47] Rodriguez R, Redman R. Balancing the generation and elimination of reactive oxygen species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102(9): 3175-3176.
- [48] Mandák B, Bimová K, Plačková L. Genetic structure of experimental population and reproductive fitness in a heterocarpic plant *Atriplex tatarica* (Chenopodiaceae). *American Journal of Botany*, 2006, 93(11): 1640-1649.
- [49] Van Mólken T, Jorritsma Wienk L D, Van Hoek P H W, de Kroon H. Only seed size matters for germination in different population of the dimorphic *Tragopogon pratensis subsp. pratensis* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 2005, 92(3): 432-437.