

DOI: 10.5846/stxb202107141901

向亮,王艳杰,陈佳勃,赵迎.盐和重金属复合胁迫对翅碱蓬萌发与生长的影响及调控措施.生态学报,2023,43(8):3307-3318.

Xiang L, Wang Y J, Chen J B, Zhao Y. Effects of combined stress of salt and heavy metals on germination and growth of *Suaeda salsa* and regulation measures. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(8): 3307-3318.

盐和重金属复合胁迫对翅碱蓬萌发与生长的影响及调控措施

向 亮¹, 王艳杰¹, 陈佳勃^{1,*}, 赵 迎²

1 辽宁石油化工大学环境与安全工程学院, 抚顺 113001

2 辽宁石油化工大学石油化工学院, 抚顺 113001

摘要:为探究 Zn、Cu 与盐复合胁迫对翅碱蓬 (*Suaeda salsa*) 萌发生长的影响机理及其调控措施,以翅碱蓬为研究对象,采用水培试验方法,测定 Zn、Cu 和盐复合胁迫条件下翅碱蓬种子发芽率、萌发速率和幼苗渗透调节物质含量等指标,分析 1.5 mg/L 吲哚乙酸 (IAA)、100 mg/L 赤霉素 (GA) 和 0.3% 硝酸钾 (KNO₃) 处理对 Zn、Cu 与盐复合胁迫条件下翅碱蓬萌发与生长的影响。结果表明:(1) Zn、Cu 与高盐复合胁迫极显著降低翅碱蓬种子的发芽率,中高浓度的 Zn、Cu 与盐复合胁迫极显著降低翅碱蓬种子的萌发速率,Zn、Cu 和盐复合胁迫对翅碱蓬种子的萌发生长影响表现为低促高抑效应,影响因子间存在明显的协同效应;(2) Zn、Cu 和盐复合胁迫条件下,随着盐浓度的升高,翅碱蓬幼苗体内过氧化氢酶 (CAT)、过氧化物酶 (POD) 和超氧化物歧化酶 (SOD) 3 种抗氧化酶活性呈先升高后降低的变化趋势,Zn、Cu 和高盐复合胁迫使翅碱蓬幼苗体内丙二醛 (MDA) 含量增加近 2.5 倍;(3) 1.5 mg/L IAA 溶液浸种 12 h 可显著提高 Zn、Cu 与高盐复合胁迫条件下翅碱蓬种子的发芽率和萌发速率,降低翅碱蓬幼苗 MDA 含量,显著增强其 POD 和 CAT 活性,从而降低复合胁迫对翅碱蓬的伤害,但不能完全消除复合胁迫的影响。建议在 Zn、Cu 与高盐复合胁迫条件下翅碱蓬补种前应用 1.5 mg/L IAA 溶液浸种 12 h,提高翅碱蓬湿地生态修复效率。

关键词:翅碱蓬;复合胁迫;硝酸钾;赤霉素;吲哚乙酸

Effects of combined stress of salt and heavy metals on germination and growth of *Suaeda salsa* and regulation measures

XIANG Liang¹, WANG Yanjie¹, CHEN Jiabo^{1,*}, ZHAO Ying²

1 School of Environmental & Safety Engineering, Liaoning Petrochemical University, Fushun 113001, China

2 College of Petroleum and Chemical Engineering, Liaoning Petrochemical University, Fushun 113001, China

Abstract: To explore the influence mechanism and regulation measures of the combined stress of Zn, Cu, and salt for the germination and growth of *Suaeda salsa*, *Suaeda salsa* was taken as the research object of this paper. Taking the method of hydroponic experiment, the germination percentage, germination rate and osmotic adjustment substance content of *Suaeda salsa* seeds under the combined stress of Zn, Cu and salt were determined. The effects of 1.5 mg/L indoleacetic acid (IAA), 100 mg/L gibberellin (GA) and 0.3% potassium nitrate (KNO₃) on the germination and growth of *Suaeda salsa* under the combined stress of Zn, Cu and salt were studied. The results showed that: (1) the combined stress of Zn, Cu, and high concentration salt could significantly reduce the germination percentage of seeds of *Suaeda salsa*. The combined stress of Zn, Cu, and salt with the medium and high concentrations could significantly inhibit the germination rate of seeds of *Suaeda salsa*. The effect of Zn, Cu and salt combined stress on the germination and growth of *Suaeda salsa* seeds showed

基金项目:国家水体污染控制与治理科技重大专项 (2018ZX07601-003); 国家自然科学基金项目 (41501551)

收稿日期:2021-07-14; **网络出版日期:**2022-12-22

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chenjiabo@126.com

the effect of low concentration promotion and high concentration inhibition. There were obviously synergistic effects among the influencing factors. (2) The activity of catalase (CAT), peroxidase (POD) and superoxide dismutase (SOD) in *Suaeda salsa* seedlings increased first and then decreased with the increase of salt concentration under the combined stress condition of the treatment of Zn, Cu, and salt. The content of malondialdehyde (MDA) in *Suaeda salsa* seedlings increased by nearly 2.5 times under the combined stress condition of Zn, Cu, and high concentration salt. (3) The 1.5 mg/L IAA solution for 12 h could significantly increase the germination percentage and germination rate of seeds under the combined stress of Zn, Cu, and excess salt, reduce the MDA content and significantly enhance the activity of POD and CAT, thereby reducing the damage of the combined stress to *Suaeda salsa*. It is suggested that under the combined stress of Zn, Cu and high salt, seeds of *Suaeda salsa* should be soaked in 1.5 mg/L IAA solution for 12 hours before replanting in coastal degraded wetland to improve the ecological restoration efficiency of *Suaeda salsa* wetland.

Key Words: *Suaeda salsa*; combined stress; potassium nitrate; gibberellin; indoleacetic acid

近年来,受海水侵蚀、油气开采和污水排放等因素影响,滨海湿地部分地区出现土壤污染物种类复杂、含量超标和区域差异明显等多种问题,造成污染治理困难和野生动植物栖息地的严重破坏^[1-5]。翅碱蓬(*Suaeda salsa*)是滨海潮滩湿地的先锋植物,是构建国家 5A 级景区盘锦红海滩风景廊道的主要元素,翅碱蓬在改善土壤理化性质、修复石油烃污染、维持湿地高景观价值与生态系统正常演替等方面发挥重要作用^[6-8]。近十几年来,随着人类活动影响加剧,辽河口湿地部分区域天然翅碱蓬群落出现面积不断萎缩,导致湿地净污功能和生物多样性功能降低等一系列问题^[9],因此滨海潮滩翅碱蓬湿地退化机制与生态修复研究逐渐成为当地政府和环保专家关注的热点。目前滨海湿地翅碱蓬生长胁迫的相关研究已见报道,如夏宁等^[10]应用盆栽种植方法研究了不同盐分下翅碱蓬叶片中叶绿素、类胡萝卜素、可溶性蛋白含量以及株高等指标的变化规律,赵雨朦等^[11]通过水培试验分析了不同重金属浓度条件下翅碱蓬含水率、花青素和叶绿素含量,这些研究主要集中在盐、重金属等一个或一类环境因子对翅碱蓬生长胁迫的影响,而关于盐和重金属复合胁迫对翅碱蓬萌发与生长的影响研究相对较少。

外源物质诱导增强植物对逆境胁迫的抗性是人工干预植物逆境生存的有效途径之一^[11-12]。硝酸钾(KNO_3)作为一种农业常用的化肥原料,不仅含有植物体必需的钾元素,还对植物养分与水分吸收、离子平衡调节和各种酶的活化起着关键作用^[13]。 KNO_3 对香蒲、芦苇、海棠等植物种子萌发具有明显的促进作用^[14-15],能有效缓解盐分对紫花苜蓿和洋葱等植物的胁迫作用,显著提高植物细胞抗氧化酶活性,进而增强幼苗对逆境条件的抗性^[16-18]。赤霉素(GA)和吲哚乙酸(IAA)广泛存在于植物体内,在整个生长周期具有明显的调节功能^[19, 20]。GA 作用于植物幼嫩组织,适当浓度下能够促进种子萌发,在幼苗抗逆性形成方面具有重要作用^[21, 22];IAA 能够促进植物细胞生长分裂,增强细胞对逆境胁迫的抗性^[23-25]。

种子萌发时期是植物生长初始阶段,对环境因子的胁迫作用响应强烈,萌发期的逆境损伤直接影响植物的生长进程^[26-29],而有效降低滨海潮滩湿地先锋植物翅碱蓬逆境胁迫的相关研究还较少。本实验通过探讨 KNO_3 、GA 和 IAA 对 Zn、Cu 与盐复合胁迫条件下翅碱蓬萌发与生长的影响,旨在探究盐和重金属复合胁迫条件下滨海湿地翅碱蓬逆境生长的有效调控措施,为滨海退化翅碱蓬湿地生态修复提供科技支撑。

1 材料与方法

1.1 实验材料与药剂

翅碱蓬种子采自辽河口湿地,所用的七水合硫酸锌($\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$)、五水合硫酸铜($\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$)、氯化钠(NaCl)和 KNO_3 为国药集团化学试剂有限公司生产的分析纯试剂,GA(96%)和 IAA(99%)为上海麦克林生化科技有限公司生产的生化试剂,纯水由实验室纯水机制备。

1.2 实验方法

本实验分两部分,第一部分是探究 Zn、Cu 和盐复合胁迫对翅碱蓬种子萌发和幼苗生长的影响,应用正交实验设计,具体的实验因素与水平见表 1。根据辽宁省表层土壤重金属的背景值(Zn、Cu 分别为 63.5、19.8 mg/kg),将本实验中 Zn 和 Cu 的低等浓度值分别设为 60 和 20 mg/L;根据 GB 15618—2018 中碱性条件下的农用地土壤污染风险筛选值(Zn 和 Cu 分别为 300、100 mg/kg),将本实验中 Zn 和 Cu 的高等胁迫浓度分别设为 300、100 mg/L;中间值作为 Zn 和 Cu 的中等胁迫浓度。参阅相关文献^[30]将低、中、高三等级盐胁迫浓度分别设为 10、20 和 30 g/L,利用 NaCl 模拟不同浓度的盐分。

第二部分是探究 KNO₃、GA 和 IAA 3 种药剂处理对 Zn、Cu 和盐复合胁迫条件下翅碱蓬种子萌发和幼苗生长的影响。根据前期实验结果^[31—32],将 3 种药剂的处理条件分别设置为 0.3% KNO₃、100 mg/L GA 和 1.5 mg/L IAA 浸种 12 h,将药剂处理的翅碱蓬种子在不同浓度的 Zn、Cu 和盐复合胁迫条件下培养。

本实验采用水培方法,以纯水作为对照,实验组复合胁迫浓度见表 2。将 20 粒翅碱蓬种子放入垫有双层滤纸的 90 mm 培养皿中,加入配制的复合溶液 15 mL,并置于植物培养箱(PRX-450A,江苏天翎仪器有限公司)中进行萌发实验,每组实验设 3 个重复。培养条件为光照 12 h,光强 3000 lx,温度(25±1)℃;黑暗 12 h,温度(20±1)℃;相对湿度统一为 75%。每天定时记录各实验组种子发芽个数,以黑色种子破皮作为发芽标准,计算翅碱蓬种子的发芽率和萌发速率,于第 7 日测定翅碱蓬生理指标。

表 2 各实验组设定的复合溶液浓度

Table 2 The concentration of compound solution set by each experimental group							
实验组 Experimental groups	C _{Zn} / (mg/L)	C _{Cu} / (mg/L)	C _{NaCl} / (g/L)	实验组 Experimental groups	C _{Zn} / (mg/L)	C _{Cu} / (mg/L)	C _{NaCl} / (g/L)
CK	0	0	0				
Z _低 C _低 N _低	60	20	10	Z _中 C _高 N _低	180	100	10
Z _低 C _中 N _中	60	60	20	Z _高 C _低 N _高	300	20	30
Z _低 C _高 N _高	60	100	30	Z _高 C _中 N _低	300	60	10
Z _中 C _低 N _中	180	20	20	Z _高 C _高 N _中	300	100	20
Z _中 C _中 N _高	180	60	30				

CK: 对照组 Control group; 低、中和高分别表示盐与重金属的三个等级胁迫浓度

1.3 指标测定

1.3.1 翅碱蓬种子的萌发指标

$$\text{发芽率} = \frac{\text{供试种子发芽数}}{\text{供试种子数}} \times 100\%$$

$$\text{萌发速率} = N_1 + \frac{N_2 - N_1}{2} + \frac{N_3 - N_2}{3} + \cdots + \frac{N_t - N_{t-1}}{t}$$

式中: N_t 为 t 日内翅碱蓬种子发芽的百分率。

1.3.2 翅碱蓬幼苗的生理指标

可溶性蛋白含量的测定采用考马斯亮蓝法^[33],可溶性糖含量的测定采用蒽酮比色法^[34],脯氨酸含量的测定采用茚三酮比色法^[35],丙二醛(MDA)含量的测定采用硫代巴比妥酸法^[36],超氧化物歧化酶(SOD)活性的测定采用氮蓝四唑(NBT)光化还原法^[37],过氧化氢酶(CAT)活性的测定采用双氧水法^[38],过氧化物酶(POD)活性的测定采用愈创木酚法^[39]。

2 结果与分析

2.1 复合胁迫对翅碱蓬萌发与生长的影响

2.1.1 复合胁迫对翅碱蓬种子萌发的影响

如表 3 所示,与对照(CK)组相比, $Z_{低}C_{低}N_{低}$ 、 $Z_{中}C_{高}N_{低}$ 、 $Z_{高}C_{中}N_{低}$ 实验组翅碱蓬种子的发芽率变化不显著 ($P>0.05$),说明 Zn、Cu 与低盐复合胁迫对翅碱蓬种子发芽率影响不明显; $Z_{低}C_{高}N_{高}$ 、 $Z_{中}C_{中}N_{高}$ 、 $Z_{高}C_{低}N_{高}$ 实验组种子的发芽率分别下降了 72.55%、68.62%和 54.91%,差异达到极显著水平 ($P<0.01$),说明 Zn、Cu 与高盐复合胁迫能明显降低翅碱蓬种子的发芽率; $Z_{低}C_{低}N_{低}$ 实验组种子的萌发速率与 CK 组相比没有显著差异,其余各实验组种子的萌发速率均显著降低,差异达到了极显著水平 ($P<0.01$),说明中高浓度的 Zn、Cu 和盐复合胁迫对翅碱蓬种子的萌发速率有极显著的抑制作用。

表 3 复合胁迫对翅碱蓬种子萌发的影响

Table 3 Effect of combined stress on seed germination of *Suaeda salsa*

实验组 Experimental groups	发芽率 Germination percentage	显著性 Significance	萌发速率 Germination rate	显著性 Significance
CK	85.00%±5.00%	—	39.61%±4.08%	—
$Z_{低}C_{低}N_{低}$	85.00%±13.23%	—	45.85%±9.15%	—
$Z_{低}C_{中}N_{中}$	60.00%±13.23%	*	22.62%±5.89%	**
$Z_{低}C_{高}N_{高}$	23.33%±2.89%	**	5.35%±2.74%	**
$Z_{中}C_{低}N_{中}$	46.67%±20.82%	**	15.02%±7.43%	**
$Z_{中}C_{中}N_{高}$	26.67%±7.64%	**	4.17%±1.25%	**
$Z_{中}C_{高}N_{低}$	86.67%±2.89%	—	27.42%±1.41%	**
$Z_{高}C_{低}N_{高}$	38.33%±12.58%	**	6.57%±2.31%	**
$Z_{高}C_{中}N_{低}$	78.33%±11.55%	—	26.29%±3.09%	**
$Z_{高}C_{高}N_{中}$	60.00%±5.00%	*	22.67%±6.71%	**

* 和 ** 分别表示处理组与对照的差异达到显著 ($P<0.05$) 和极显著 ($P<0.01$) 水平,—表示处理组与对照的差异不显著 ($P>0.05$)

如表 4 所示,翅碱蓬种子的发芽率和萌发速率均受 NaCl 及 3 个因子间的二因素、三因素交互作用影响 ($P<0.05$);Cu 胁迫对翅碱蓬种子的发芽率和萌发速率影响不显著 ($P>0.05$);单一的盐胁迫对种子萌发影响极显著 ($P<0.01$);单一 Zn 胁迫对种子发芽率的影响不显著 ($P>0.05$),但显著影响种子萌发速率 ($P<0.05$);Zn、Cu 和盐三因子对翅碱蓬种子萌发表现出明显的协同效应。

表 4 不同胁迫因子对翅碱蓬种子萌发影响的方差分析

Table 4 Variance analysis of the effects of different stress factors on the seed germination of *Suaeda salsa*

因素 Factors	发芽率 Germination percentage		萌发速率 Germination rate	
	SS	P	SS	P
Zn	0.014	0.640	0.038	0.022
Cu	0.002	0.947	0.012	0.265
NaCl	1.307	<0.001	0.349	<0.001
Zn×Cu	0.332	<0.001	0.273	<0.001
Zn×NaCl	0.043	0.018	0.069	<0.001
Cu×NaCl	0.082	0.007	0.271	<0.001
Zn×Cu×NaCl	0.168	<0.001	0.965	<0.001

SS:离均差平方和 Sum of squares of deviation from mean

2.1.2 复合胁迫对翅碱蓬幼苗渗透调节物质含量的影响

可溶性蛋白、可溶性糖和脯氨酸是植物体内重要的渗透调节物质,植物在不同逆境条件下通过调节三种物质的含量来维持细胞正常的生理环境,减少细胞内水分流失,维持正常的生理代谢反应^[34]。如图 1 所示,

与 CK 组相比, $Z_{低}C_{低}N_{低}$ 复合胁迫显著增加翅碱蓬幼苗的可溶性蛋白含量 ($P<0.05$), $Z_{低}C_{中}N_{中}$ 、 $Z_{中}C_{低}N_{中}$ 和 $Z_{高}C_{高}N_{中}$ 复合胁迫显著增加翅碱蓬幼苗的可溶性糖含量 ($P<0.05$), 分别增加了 124.32%、122.68% 和 123.70%, 随着复合胁迫盐浓度增加, 可溶性糖和可溶性蛋白含量呈先上升后下降趋势; $Z_{低}C_{高}N_{高}$ 、 $Z_{中}C_{中}N_{高}$ 和 $Z_{高}C_{低}N_{高}$ 复合胁迫显著增加翅碱蓬的脯氨酸含量 ($P<0.05$), 分别增加了 152.48%、118.27% 和 150.77%, 随着复合胁迫浓度盐浓度的增加, 脯氨酸含量呈增加趋势。

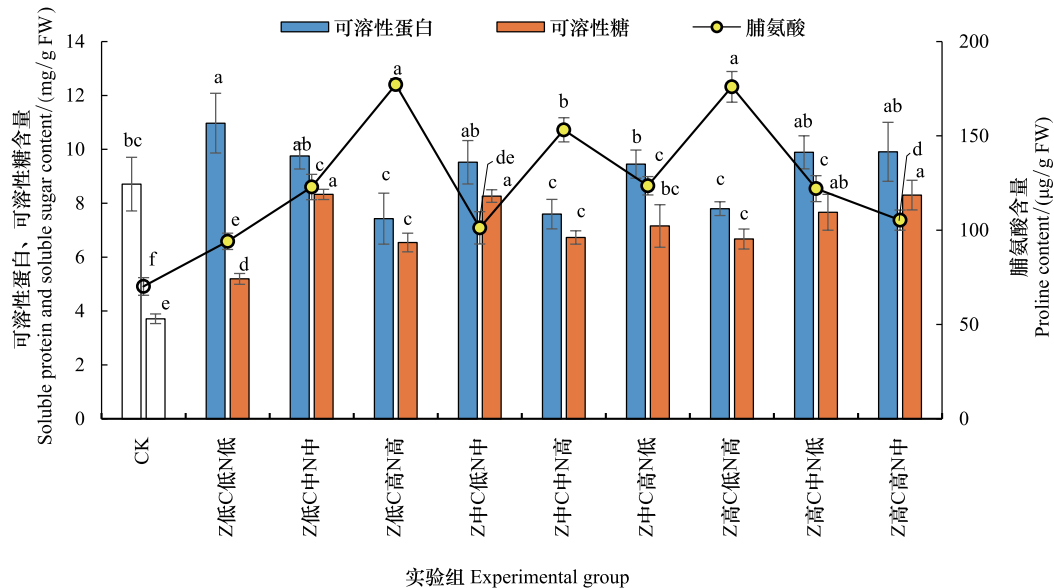


图 1 盐和重金属复合胁迫对翅碱蓬幼苗渗透调节物质含量的影响

Fig.1 Effects of salt and heavy metal stress on the content of osmotic regulatory substances in *Suaeda salsa* seedlings

FW: 鲜重 Fresh weight; 不同小写字母表示不同复合胁迫处理间差异显著 ($P<0.05$); CK: 对照组 Control group

2.1.3 复合胁迫对翅碱蓬幼苗 MDA 含量的影响

植物在逆境条件下会发生膜的过氧化作用, 主要产物为 MDA, 其含量可反映出细胞脂质过氧化强度和膜系统伤害程度, 即植物受胁迫作用的损伤程度^[35]。图 2 所示, 各复合胁迫处理组的翅碱蓬幼苗 MDA 含量相比于 CK 组均显著增加 ($P<0.05$), 说明 Zn、Cu 和盐复合胁迫均对翅碱蓬种子有明显的伤害作用; 其中, $Z_{低}C_{高}N_{高}$ 、 $Z_{中}C_{中}N_{高}$ 、 $Z_{高}C_{低}N_{高}$ 组 MDA 含量增幅较大, 分别提高 265.90%、249.99% 和 259.08%, 增幅显著高于中低盐实验组, 随着复合胁迫盐浓度增加, 翅碱蓬 MDA 含量呈增加趋势。

2.1.4 复合胁迫对翅碱蓬幼苗抗氧化酶活性的影响

如图 3 所示, 与 CK 相比, 除 $Z_{低}C_{低}N_{低}$ 外的各浓度复合胁迫实验组的翅碱蓬幼苗 SOD 活性均显著增加 ($P<0.05$), 其中 $Z_{低}C_{中}N_{中}$ 、 $Z_{中}C_{低}N_{中}$ 和 $Z_{高}C_{高}N_{中}$ 组的 SOD 活性分别增加 162.89%、148.02% 和 149.94%, 并显著高于所有高盐组; 中、低盐浓度实验组的 CAT 活性增加显著 ($P<0.05$), 高盐浓度实验组的 CAT 活性与 CK 组相比无显著差异 ($P>0.05$); 除 $Z_{高}C_{低}N_{高}$ 实验组外各浓度 Zn、Cu 和盐复合胁迫显著影响翅碱蓬幼苗 POD 活性 ($P<0.05$), 其中 $Z_{低}C_{中}N_{中}$ 、 $Z_{中}C_{低}N_{中}$ 和 $Z_{高}C_{高}N_{中}$ 组的 POD 活性分别增加 99.93%、44.81% 和 49.67%, 并显著高于高盐实验组; 说明 Zn、Cu 和中、低浓度的盐复合胁迫显著提高翅碱蓬幼苗的 SOD、CAT 和 POD 活性, 随着盐浓度的进一步升高, 三种酶的活性呈下降趋势, 其中 CAT 活性下降最明显。

2.2 不同处理对复合胁迫下翅碱蓬萌发与生长的影响

2.2.1 不同药剂处理对复合胁迫条件下翅碱蓬种子萌发的影响

如图 4 所示, $Z_{低}C_{高}N_{高}$ 和 $Z_{中}C_{中}N_{高}$ 实验组复合胁迫条件下, 经 0.3% KNO_3 、100 mg/L GA 和 1.5 mg/L IAA 处理的种子发芽率与纯水处理组相比有显著差异 ($P<0.05$)。在 $Z_{低}C_{高}N_{高}$ 实验组复合胁迫条件下, 100 mg/L

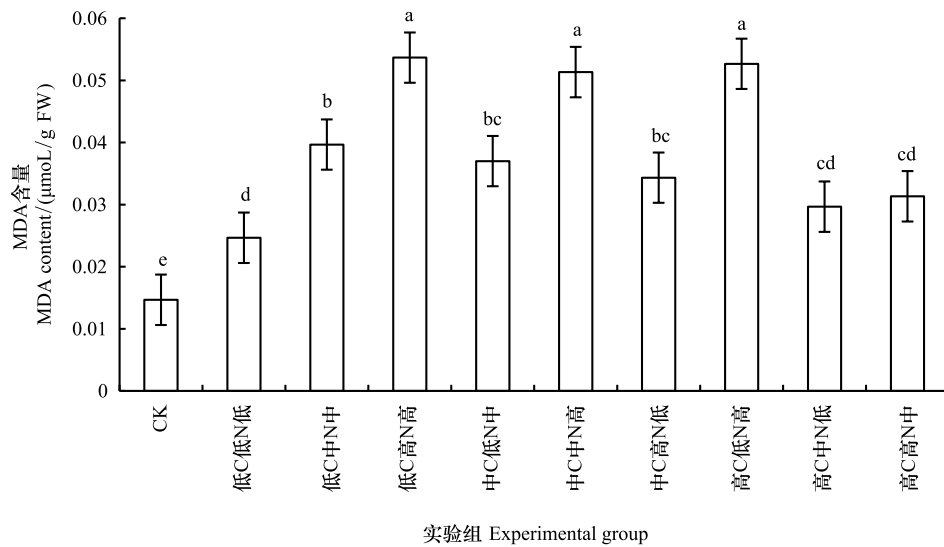


图2 盐和重金属复合胁迫对翅碱蓬幼苗MDA含量的影响

Fig.2 Effects of salt and heavy metal stress on MDA content of *Suaeda salsa* seedlings

MDA: 丙二醛 Malondialdehyde

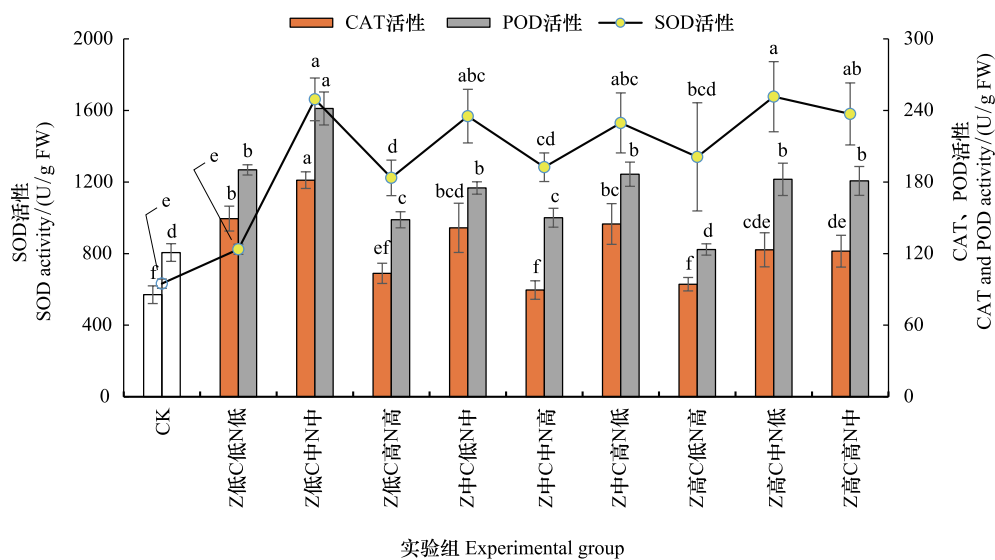


图3 盐和重金属复合胁迫对翅碱蓬幼苗抗氧化酶活性的影响

Fig.3 Effects of salt and heavy metal stress on antioxidant enzyme activity of *Suaeda salsa* seedlings

SOD:超氧化物歧化酶 Superoxide dismutase; CAT: 过氧化氢酶 Catalase; POD:过氧化物酶 Peroxidase

GA 处理种子发芽率提高幅度最大,为 135.75%;在 $Z_{中}C_{低}N_{中}$ 实验组复合胁迫条件下,0.3% KNO_3 处理种子发芽率提高幅度最大,为 57.12%;在 $Z_{中}C_{中}N_{高}$ 实验组复合胁迫条件下,0.3% KNO_3 处理发芽率提高幅度最大,为 74.99%;在 $Z_{高}C_{低}N_{高}$ 复合胁迫下,1.5 mg/L IAA 处理种子发芽率提高幅度最大,为 69.58%。与纯水处理组相比,在 $Z_{低}C_{低}N_{低}$ 实验组复合胁迫条件下,0.3% KNO_3 处理种子萌发速率降幅为 26.26%;在 $Z_{低}C_{高}N_{高}$ 、 $Z_{中}C_{中}N_{高}$ 、 $Z_{中}C_{高}N_{低}$ 、 $Z_{高}C_{低}N_{高}$ 实验组复合胁迫条件下,1.5 mg/L IAA 处理的翅碱蓬种子萌发速率增幅皆为最大,分别为 194.95%、293.05%、31.80%和 139.42%,说明 1.5 mg/L IAA 处理对 Zn、Cu 和高盐复合胁迫条件下翅碱蓬种子的萌发进程具有显著的促进作用(图 4)。

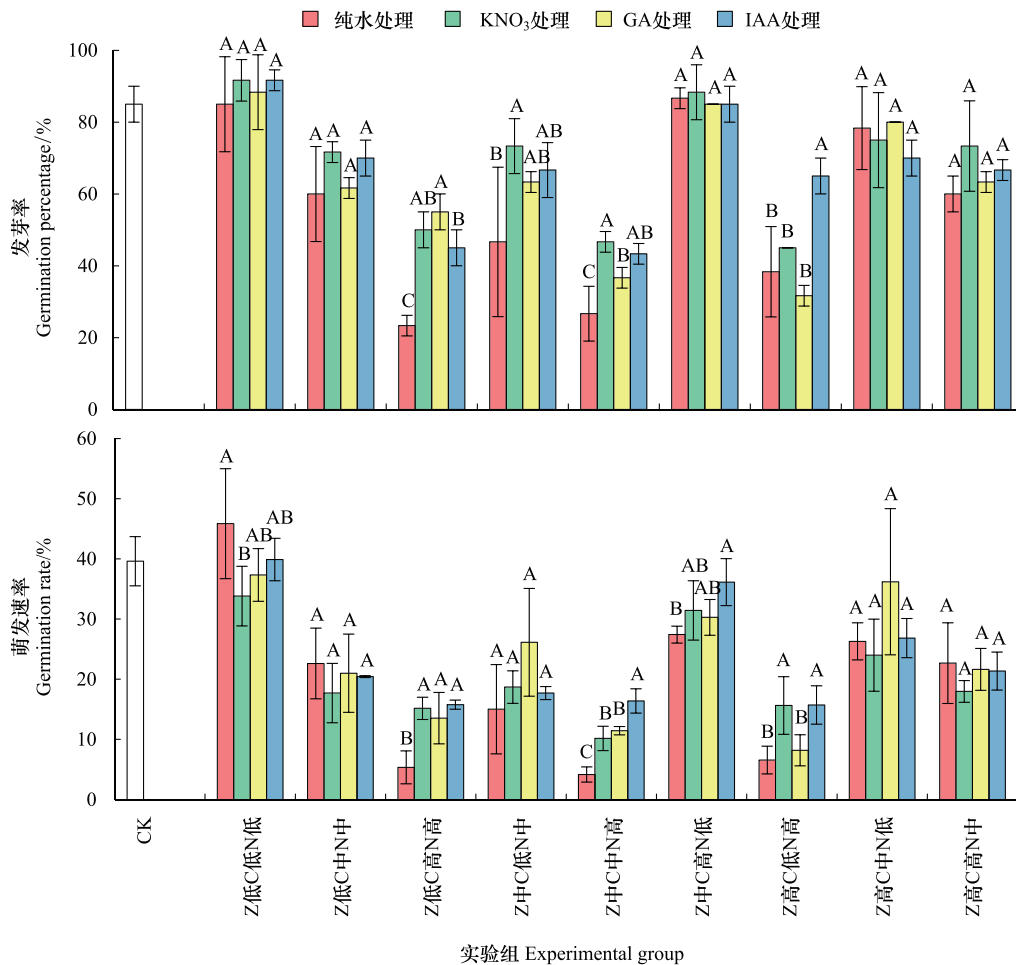


图4 不同处理对盐和重金属复合胁迫下翅碱蓬种子发芽率和萌发速率的影响

Fig.4 Effects of different treatments on the germination percentage and germination rate of *Suaeda salsa* seeds under combined stress of salt and heavy metals

不同大写字母表示同一复合胁迫条件下不同处理间差异显著 ($P < 0.05$); GA: 赤霉素 Gibberellin; IAA: 吲哚乙酸 Indoleacetic acid

2.2.2 不同药剂处理对复合胁迫条件下翅碱蓬幼苗渗透调节物质的影响

如图5所示, 100 mg/L GA处理可显著提高 $Z_{低}C_{高}N_{高}$ 实验组复合胁迫条件下的可溶性蛋白和可溶性糖含量, 增幅超过 18% ($P < 0.05$); 0.3% KNO_3 和 1.5 mg/L IAA 处理可显著提高 $Z_{高}C_{低}N_{高}$ 实验组复合胁迫条件下的可溶性蛋白和可溶性糖含量 ($P < 0.05$); 100 mg/L GA、1.5 mg/L IAA 和 0.3% KNO_3 处理可显著降低 $Z_{低}C_{高}N_{高}$ 实验组复合胁迫条件下的脯氨酸含量 ($P < 0.05$); 说明 3 种处理在高盐复合条件下主要通过增加翅碱蓬幼苗的可溶性蛋白、可溶性糖含量和降低脯氨酸含量进行渗透调节, 维持细胞内离子平衡。

2.2.3 不同处理对复合胁迫条件下翅碱蓬幼苗 MDA 含量的影响

如图6所示, 相比于纯水处理, 0.3% KNO_3 和 1.5 mg/L IAA 处理显著降低 $Z_{低}C_{高}N_{高}$ 、 $Z_{高}C_{低}N_{高}$ 和 $Z_{高}C_{中}N_{低}$ 实验组复合胁迫条件下翅碱蓬幼苗 MDA 含量 ($P < 0.05$), 但仍高于 CK 组, 说明 0.3% KNO_3 和 1.5 mg/L IAA 处理可提高 Zn、Cu 和盐复合胁迫条件下翅碱蓬幼苗的抗逆性, 但不能完全消除复合胁迫影响。

2.2.4 不同处理对复合胁迫条件下翅碱蓬幼苗抗氧化酶活性的影响

如图7所示, $Z_{低}C_{低}N_{低}$ 、 $Z_{中}C_{中}N_{高}$ 实验组所在的复合胁迫条件下, 1.5 mg/L IAA 处理相比于纯水处理可显著提高 SOD 活性 ($P < 0.05$), 最高增加 41.27%; $Z_{低}C_{高}N_{高}$ 、 $Z_{中}C_{中}N_{高}$ 、 $Z_{高}C_{低}N_{高}$ 实验组所在的复合胁迫条件下, 相比于纯水处理, 3 种处理可显著提高翅碱蓬 CAT 活性 ($P < 0.05$); 各实验组所在的复合条件下, 0.3% KNO_3

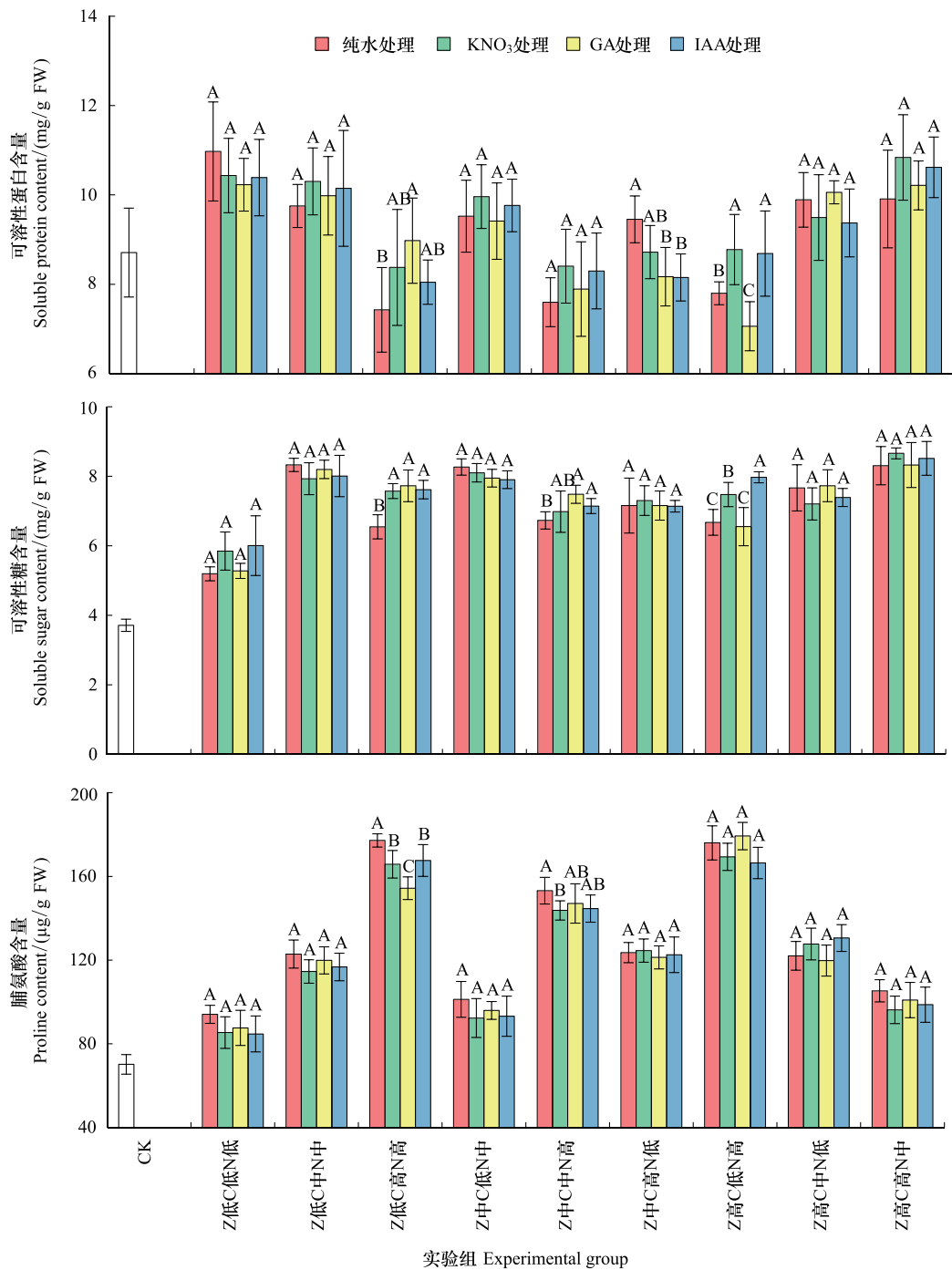


图 5 不同处理对盐和重金属复合胁迫下翅碱蓬幼苗渗透调节物质含量的影响

Fig.5 Effects of different treatments on the content of osmotic regulatory substances in salt-and-heavy metal combined stress of *Suaeda salsa* seedlings

处理可显著提高翅碱蓬幼苗 POD 活性 ($P<0.05$),除 Z_中C_高N_低、Z_高C_高N_中实验组外,1.5 mg/L IAA 和 100 mg/L GA 处理可显著提高翅碱蓬幼苗 POD 活性($P<0.05$)。

3 讨论

盐胁迫是影响滨海湿地植物正常生长发育的主要因素之一^[40—41];Zn 和 Cu 是植物生长发育的必需元素,

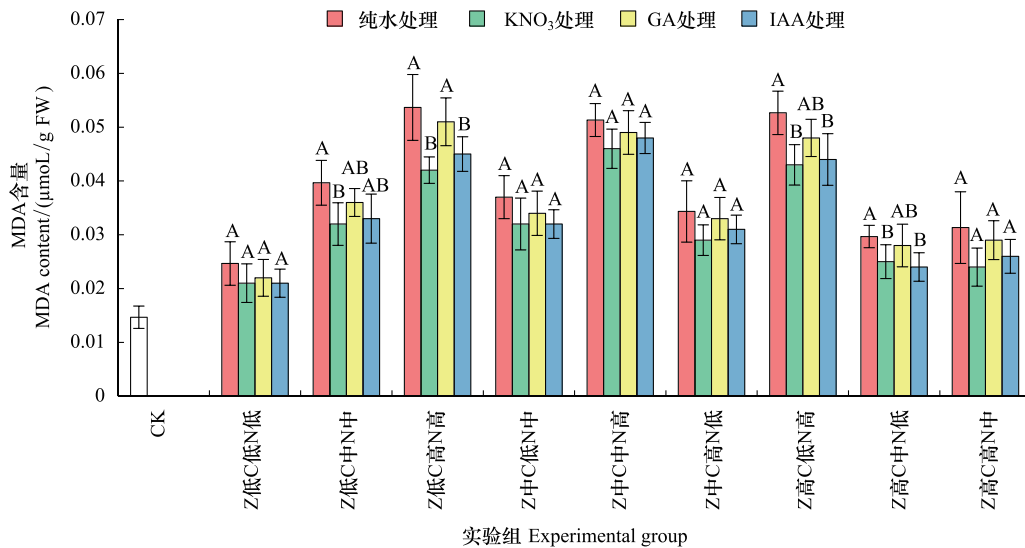


图6 不同处理对盐和重金属复合胁迫下翅碱蓬幼苗MDA含量的影响

Fig.6 Effects of different treatments on MDA content of *Suaeda salsa* seedlings under combined stress of salt and heavy metals

过量会干扰植物细胞的离子平衡,造成细胞膜的渗透调节紊乱,损伤细胞结构和功能,从而影响植物正常生长^[42-43]。本研究表明,Z_低C_高N_高、Z_中C_中N_高、Z_高C_低N_高实验组复合胁迫使翅碱蓬种子的发芽率下降了72.55%、68.62%和54.91%,影响达到了极显著水平($P < 0.01$),说明Zn、Cu与高盐复合胁迫能显著降低翅碱蓬种子的发芽率;Z_低C_低N_低实验组复合胁迫对翅碱蓬种子的萌发速率影响不显著,其余各组均极显著降低翅碱蓬种子的萌发速率($P < 0.01$),说明中高浓度Zn、Cu和盐复合胁迫对翅碱蓬的萌发速率有极显著的抑制作用;盐、Zn和Cu二因素交互以及三因素交互作用对翅碱蓬种子的发芽率和萌发速率产生极显著影响($P < 0.01$),吴振斌等^[44]在伊乐藻的研究中得出了类似结论。可见,植物受胁迫作用程度与环境中多种胁迫因子的含量(或浓度)密切相关,常表现为低促高抑效应,多种污染物相互间存在协同效应,随着浓度升高,效应越显著。

植物处于逆境条件下会通过主动积累各种有机或无机物质以提高细胞液浓度,降低渗透势,提高细胞吸水或保水能力,从而适应胁迫环境^[45-46]。可溶性蛋白、可溶性糖和脯氨酸3种物质具有维持细胞内离子平衡,保持水分吸收,清除代谢产物与异物等功能,其含量越高则说明植物的渗透调节越剧烈,反映出植物体应对逆境胁迫的过程^[46]。本研究表明,随着Zn、Cu和盐复合胁迫盐浓度的增加,翅碱蓬幼苗的可溶性蛋白和可溶性糖含量均表现出先升后降的变化趋势,翅碱蓬幼苗的脯氨酸含量逐渐升高。范翠枝等^[47]发现类似的研究,经150 mmol/L NaCl处理的番茄种子,其可溶性蛋白、可溶性糖和脯氨酸的含量显著上升,种子萌发受到抑制作用。

盐和重金属胁迫均能打破植物细胞内离子平衡,通过SOD、CAT和POD组成的抗氧化酶链消除H₂O₂和超氧阴离子自由基对细胞的毒害作用,减轻植物的受伤害程度^[48]。何洁等^[37]研究证实翅碱蓬体内SOD、CAT和POD活性在低浓度Zn、Cd及其复合胁迫下呈上升趋势,保持细胞代谢产物处于低浓度水平,但过高浓度将超出抗氧化酶清除有毒产物能力的极限,从而造成细胞的过氧化损伤。本研究表明,翅碱蓬的SOD、CAT和POD活性在Zn、Cu和盐复合胁迫中与盐浓度明显相关,表现出中低浓度升高、高浓度略有下降的变化趋势。

GA和IAA是通过参与细胞内一系列生理活动调控植物生长的主要激素,适当施用能明显提高植物的抗逆性^[21, 23]。KNO₃是一种常用的化学肥料,所含K⁺作为多种酶的激活剂可以提高植物体内一些酶的活性,促进植物体内激素的合成和维持细胞内K⁺/Na⁺离子平衡,从而促进种子萌发^[49]。本研究中,1.5 mg/L IAA溶液可显著提高低Cu和高Zn、盐复合胁迫条件下翅碱蓬种子的发芽率,亦可显著提高Zn、Cu和高盐复合胁迫条件下翅碱蓬种子的萌发速率;100 mg/L GA溶液可显著提高低Zn和高Cu、盐复合胁迫条件下翅碱蓬种子的发芽

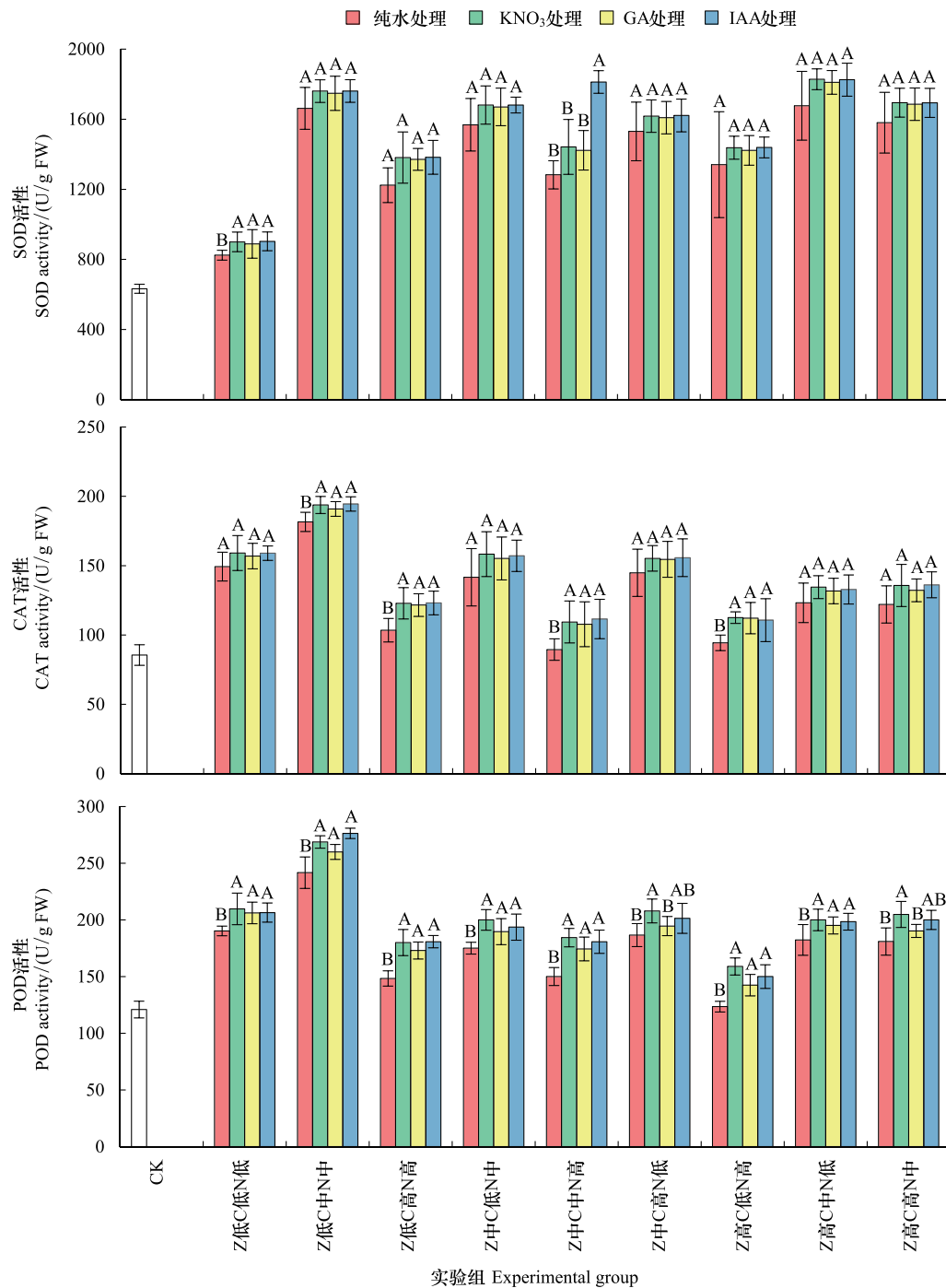


图7 不同处理对盐和重金属复合胁迫下翅碱蓬幼苗抗氧化酶活性的影响

Fig.7 Effects of different treatments on antioxidant enzyme activity of *Suaeda salsa* seedlings under combined stress of salt and heavy metals

率;0.3% KNO₃溶液可显著提高中 Zn、Cu 和高盐胁迫条件下翅碱蓬种子的发芽率,并使 CAT 和 POD 活性显著提高。综合 3 种处理方法对翅碱蓬萌发生长的影响结果,1.5 mg/L IAA 溶液浸种 12 h 对 Cu、Zn 和盐复合胁迫条件下的翅碱蓬种子萌发生长调控效果最佳,能显著提高 Z_低C_高N_高、Z_高C_低N_高和 Z_中C_中N_高实验组复合胁迫条件下种子的发芽率和萌发速率,可通过显著提高翅碱蓬的可溶性蛋白和/或可溶性糖含量,使其 POD 和 CAT 活性增强,维持细胞内离子平衡,从而降低复合胁迫对翅碱蓬的伤害,但不能完全消除复合胁迫影响。

4 结论

(1) 单一 Zn 胁迫显著降低翅碱蓬种子的萌发速率, 单一的盐胁迫显著降低种子的发芽率和萌发速率; Zn、Cu 与高盐复合胁迫极显著降低翅碱蓬种子的发芽率, 中、高浓度的 Zn、Cu 和盐复合胁迫极显著降低翅碱蓬种子的萌发速率, Zn、Cu 和盐复合胁迫对翅碱蓬萌发与生长的影响表现为低促高抑效应, 因子间存在明显的协同效应, 随着浓度升高, 效应越显著。

(2) Zn、Cu 和盐复合胁迫条件下, 随着盐浓度的升高, 翅碱蓬幼苗体内累积的可溶性蛋白、可溶性糖和脯氨酸含量变化剧烈, CAT、POD 和 SOD 3 种抗氧化酶活性呈先升高后降低的变化趋势, Zn、Cu 和高盐复合胁迫条件使翅碱蓬幼苗体内 MDA 含量增加近 2.5 倍。

(3) 1.5 mg/L IAA 溶液浸种 12 h 可显著提高 Zn、Cu 和高盐复合胁迫条件下翅碱蓬种子的发芽率和萌发速率, 降低翅碱蓬幼苗 MDA 含量, 显著增强其 POD 和 CAT 活性, 从而降低复合胁迫对翅碱蓬的伤害, 但不能完全消除复合胁迫影响。在 Zn、Cu 和高盐复合胁迫条件下, 翅碱蓬湿地退化区补种前可考虑应用 1.5 mg/L IAA 溶液浸种 12 h。

参考文献 (References):

- [1] Vilas-Boas J A, Arenas-Sánchez A, Vighi M, Romo S, van den Brink P J, Pedrosa Dias R J, Rico A. Multiple stressors in Mediterranean coastal wetland ecosystems: influence of salinity and an insecticide on zooplankton communities under different temperature conditions. *Chemosphere*, 2021, 269: 129381.
- [2] Xie X F, Pu L J, Zhu M, Wu T, Xu Y. Spatio-temporal variability of soil salinity and sodicity in agricultural reclaimed coastal wetlands, Eastern China. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 2020, 66(12): 1639-1650.
- [3] Breda A, Saco P M, Sandi S G, Saintilan N, Riccardi G, Rodríguez J F. Accretion, retreat and transgression of coastal wetlands experiencing sea-level rise. *Hydrology and Earth System Sciences*, 2021, 25(2): 769-786.
- [4] 崔林林, 李国胜, 欧阳宁雷, 陈吉龙, 廖华军. 滨海盐沼湿地植被净初级生产力变化对土壤因子的响应. *生态学报*, 2020, 40(19): 7018-7029.
- [5] 解雪峰, 项琦, 吴涛, 蒋国俊, 孙晓敏, 朱明, 濮励杰. 滨海湿地生态系统土壤微生物及其影响因素研究综述. *生态学报*, 2021, 41(1): 1-12.
- [6] 林学政, 陈靠山, 何培青, 沈继红, 黄晓航. 种植盐地碱蓬改良滨海盐渍土对土壤微生物区系的影响. *生态学报*, 2006, 26(3): 801-807.
- [7] 许崇彦, 刘宪斌, 刘占广, 王娟, 姜中鹏, 曹佳莲. 翅碱蓬对石油烃污染的海岸带修复的初步研究. *安全与环境学报*, 2007, 7(1): 37-39.
- [8] 傅新, 刘高焕, 黄翀, 刘庆生. 湿地翅碱蓬生物量遥感估算模型. *生态学报*, 2012, 32(17): 5355-5362.
- [9] 台培东, 苏丹, 刘延斌, 李培军, 白国华, 刘子昌, Verkhovina V A. 双台子河口国家自然保护区红海滩景观退化机制研究. *环境污染与防治*, 2009, 31(1): 17-20.
- [10] 夏宁, 孟茹, 魏海峰, 张明亮, 何洁, 赵肖依, 赵雨朦, 霍玉洁. 土壤盐分对翅碱蓬生长的影响. *环境生态学*, 2020, 2(1): 52-56.
- [11] 赵雨朦, 魏海峰, 李悦, 范诗文, 牛禹霁, 刘长发, 张明亮, 何洁, 夏宁, 赵肖依. Zn^{2+} 、 Cu^{2+} 对翅碱蓬生长的影响研究. *中国野生植物资源*, 2020, 39(10): 7-13.
- [12] Zheng X D, Li Y Q, Xi X L, Ma C Q, Sun Z J, Yang X Q, Li X Y, Tian Y K, Wang C H. Exogenous Strigolactones alleviate KCl stress by regulating photosynthesis, ROS migration and ion transport in *Malus hupehensis* Rehd. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 159: 113-122.
- [13] Weil S, Barker A V, Zandvakili O R, Etemadi F. Plant growth and calcium and potassium accumulation in lettuce under different nitrogen regimes of ammonium and nitrate nutrition. *Journal of Plant Nutrition*, 2021, 44(2): 270-281.
- [14] 孟焕, 王雪宏, 佟守正, 吕宪国, 张文广, 霍莉莉, 曹笑笑, 孟宪坤. 预处理方式对香蒲和芦苇种子萌发的影响. *生态学报*, 2013, 33(19): 6142-6146.
- [15] Kwon H J, Shin S L, Kim Y R, Kim S Y. Effects of temperature, gibberellic acid, and KNO_3 treatments on seed germination of the wild plant *Maesa japonica*. *Seed Science and Technology*, 2020, 48(1): 65-72.
- [16] 闵丹丹, 潘佳, 范燕, 王彦荣, 胡小文. 引发对种子萌发和幼苗生长特性的影响. *草业科学*, 2016, 33(9): 1728-1738.
- [17] Rostami G, Shokri-Gharelo R. Influence of some priming approaches in reducing adverse effects of salt stress at the germination, early growth of seedling, and growth of basil (*Ocimum basilicum* L.; Lamiaceae). *Journal of Global Agriculture and Ecology*, 2017, 7(1): 25-35.
- [18] Çavuşoğlu K, Cadıl S, Çavuşoğlu D. Role of potassium nitrate (KNO_3) in alleviation of detrimental effects of salt stress on some physiological and cytogenetical parameters in *Allium cepa* L. *Cytologia*, 2017, 82(3): 279-286.
- [19] Chen H, Ma B, Zhou Y, He S J, Tang S Y, Lu X, Xie Q, Chen S Y, Zhang J S. E3 ubiquitin ligase SOR1 regulates ethylene response in rice root by modulating stability of Aux/IAA protein. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(17): 4513-4518.
- [20] Shi C L, Dong N Q, Guo T, Ye W W, Shan J X, Lin H X. A quantitative trait locus GW6 controls rice grain size and yield through the gibberellin

- pathway. The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology, 2020, 103(3): 1174-1188.
- [21] Sakata T, Oda S, Tsunaga Y, Shomura H, Kawagishi-Kobayashi M, Aya K, Saeki K, Endo T, Nagano K, Kojima M, Sakakibara H, Watanabe M, Matsuoka M, Higashitani A. Reduction of gibberellin by low temperature disrupts pollen development in rice. Plant Physiology, 2014, 164(4): 2011-2019.
- [22] 常博文, 钟鹏, 刘杰, 唐中华, 高亚冰, 于洪久, 郭炜. 低温胁迫和赤霉素对花生种子萌发和幼苗生理响应的影响. 作物学报, 2019, 45(1): 118-130.
- [23] Ghorbani Javid M, Sorooshzadeh A, Modarres Sanavy S A M, Allahdadi I, Moradi F. Effects of the exogenous application of auxin and cytokinin on carbohydrate accumulation in grains of rice under salt stress. Plant Growth Regulation, 2011, 65(2): 305-313.
- [24] 李文静, 毛纪隆, 吴玉环, 唐可, 潘芳芳, 方芳, 蔡妙珍, 刘鹏. 吲哚乙酸对铝胁迫下栝楼生理响应及 DNA 损伤的缓解作用. 应用生态学报, 2020, 31(12): 4235-4242.
- [25] Mir A R, Siddiqui H, Alam P, Hayat S. Foliar spray of Auxin/IAA modulates photosynthesis, elemental composition, ROS localization and antioxidant machinery to promote growth of *Brassica juncea*. Physiology and Molecular Biology of Plants, 2020, 26(12): 2503-2520.
- [26] Mohamed E, Kasem A M M A, Gobouri A A, Elkelish A, Azab E. Influence of maternal habitat on salinity tolerance of *Zygophyllum coccineum* with regard to seed germination and growth parameters. Plants, 2020, 9(11): 1504.
- [27] 秦立刚, 李雪, 李韦瑶, 胡尧, 李俊, 崔国文. PEG 干旱胁迫对 3 种葱属植物种子萌发期渗透调节物质及酶活性的影响. 草地学报, 2021, 29(1): 72-79.
- [28] Wang J H, Xu G X, Chen W, Ma Y B, Qi W, Zhang C H, Cui X L. Impacts of growth form and phylogenetic relatedness on seed germination: a large-scale analysis of a subtropical regional flora. Ecology and Evolution, 2021, 11(3): 1280-1293. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/33598130/>
- [29] 王浩东, 高芳磊, 郭宏宇, 马成仓. 盐度、水淹深度和践踏胁迫下七里海湿地盐地碱蓬种子的幼苗出土率和生长特点. 湿地科学, 2017, 15(2): 250-255.
- [30] 赵肖依, 魏海峰, 胡蝶, 徐涛, 徐光景, 黄欣, 洪武. 盐度、铜离子及草甘膦对翅碱蓬发芽率和生长的影响. 大连海洋大学学报, 2019, 34(2): 186-190.
- [31] 向亮, 陈佳勃, 陈龙, 王艳杰, 赵迎. 氧化剂处理对翅碱蓬种子萌发的影响. 种子, 2021, 40(4): 22-26.
- [32] 向亮, 陈佳勃, 王艳杰, 赵迎. 植物激素处理对翅碱蓬种子萌发的影响. 人民珠江, 2021, 42(6): 40-46.
- [33] 万子栋, 高天鹏, 周玉霞, 王引弟, 常国华, 巨天珍, 杨颖丽, 张庆. 重金属复合胁迫下碱蓬萌发生长及富集特征. 生物工程学报, 2020, 36(3): 493-507.
- [34] 任艳芳, 何俊瑜, 杨军, 韦愿娟. 外源 H_2O_2 对盐胁迫下小白菜种子萌发和幼苗生理特性的影响. 生态学报, 2019, 39(20): 7745-7756.
- [35] 章家恩. 生态学常用实验研究方法与技术. 北京: 化学工业出版社, 2007.
- [36] Gallego S M, Benavides M P, Tomaro M L. Effect of heavy metal ion excess on sunflower leaves: evidence for involvement of oxidative stress. Plant Science, 1996, 121(2): 151-159.
- [37] 何洁, 高钰婷, 贺鑫, 刘长发, 周一兵. 重金属 Zn 和 Cd 对翅碱蓬生长及抗氧化酶系统的影响. 环境科学学报, 2013, 33(1): 312-320.
- [38] Shah K, Kumar R G, Verma S, Dubey R S. Effect of cadmium on lipid peroxidation, superoxide anion generation and activities of antioxidant enzymes in growing rice seedlings. Plant Science, 2001, 161(6): 1135-1144.
- [39] 陈建勋, 王晓峰. 植物生理学实验指导. 2 版. 广州: 华南理工大学出版社, 2006.
- [40] 王俭珍, 刘倩, 高娅妮, 柳旭. 植物对盐碱胁迫的响应机制研究进展. 生态学报, 2017, 37(16): 5565-5577.
- [41] Li X F, Gao D Z, Hou L J, Liu M. Salinity stress changed the biogeochemical controls on CH_4 and N_2O emissions of estuarine and intertidal sediments. Science of the Total Environment, 2019, 652: 593-601.
- [42] Matayoshi C L, Pena L B, Arbona V, Gómez-Cadenas A, Gallego S M. Early responses of maize seedlings to Cu stress include sharp decreases in gibberellins and jasmonates in the root apex. Protoplasma, 2020, 257(4): 1243-1256.
- [43] Kulbat-Warycha K, Georgiadou E C, Mańkowska D, Smolińska B, Fotopoulos V, Leszczyńska J. Response to stress and allergen production caused by metal ions (Ni, Cu and Zn) in oregano (*Origanum vulgare* L.) plants. Journal of Biotechnology, 2020, 324: 171-182.
- [44] 吴振斌, 马剑敏, 赵强, 贺锋, 成水平. Hg^{2+} 、 Cd^{2+} 及其复合胁迫对伊乐藻的毒害. 中国环境科学, 2005, 25(3): 262-266.
- [45] 蔡庆生. 植物生理学. 北京: 中国农业大学出版社, 2011.
- [46] Ran C, Gulaqa A, Zhu J, Wang X W, Zhang S Q, Geng Y Q, Guo L Y, Jin F, Shao X W. Benefits of biochar for improving ion contents, cell membrane permeability, leaf water status and yield of rice under saline-sodic paddy field condition. Journal of Plant Growth Regulation, 2020, 39(1): 370-377.
- [47] 范翠枝, 吴馨怡, 关欣, 郑春芳, 赵海燕, 顾志壮, 刘伟成, 陈军, 郑青松. 油菜素内酯浸种对盐胁迫番茄种子萌发的影响及其生理机制. 生态学报, 2021, 41(5): 1857-1867.
- [48] Houda B, Renata F, Nesrine D, Pedro B, Susete M, Isabel C, Noomene S. Effects of Barium Stress in *Brassica juncea* and *Cakile maritima*: The Indicator Role of Some Antioxidant Enzymes and Secondary Metabolites. Phyton-International Journal of Experimental Botany, 2021, 90(1): 145-158.
- [49] Shaddad M A K, Abd El-Baki G K, Doaa M, Al-Shimaa R. Morphological and physiological changes in esterase and lipid peroxidation of two bean cultivars pre-soaked with potassium nitrate under salt stress. Acta Biologica Hungarica, 2015, 66(4): 419-435.