

外源 H₂S 对渗透胁迫下裸燕麦种子
萌发和幼苗生长的影响

刘建新,刘瑞瑞,贾海燕,卜 婷,李 娜

(甘肃省高校陇东生物资源保护与利用省级重点实验室/陇东学院生命科学与技术学院,甘肃 庆阳 745000)

摘 要:为探讨新型气体信号硫化氢(H₂S)对渗透胁迫下作物种子萌发和幼苗生长的影响,以裸燕麦(*Avena nude*)品种‘定莜 9 号’种子为材料,采用 H₂S 供体硫氢化钠(NaHS)浸种浓度和聚乙二醇(PEG-6000)模拟渗透胁迫两因素试验,其中 NaHS 浓度设 0、0.2、1.0 mmol·L⁻¹和 5.0 mmol·L⁻¹4 个水平,PEG 浓度设 0、119、149、178 g·L⁻¹和 202 g·L⁻¹5 个水平,进行完全组合设计,共 20 个处理,测定不同处理裸燕麦种子萌发参数(发芽势、发芽率、发芽指数、活力指数、平均发芽时间和贮藏物质转运率)和幼苗生长参数(胚根长、胚芽长和幼苗干重),运用隶属函数分析方法对不同处理种子的耐渗透能力进行综合评价。结果表明:(1)NaHS 浓度和 PEG 浓度对各萌发参数和幼苗生长参数均有显著影响;两者的交互作用对发芽指数、活力指数、平均发芽时间和胚根长影响显著。(2)在同一 NaHS 浓度下,随着 PEG 浓度提高,各萌发参数和幼苗生长参数均显著下降,而平均发芽时间呈增加趋势。(3)在相同 PEG 浓度下,0.2 mmol·L⁻¹NaHS 浸种对各萌发参数和幼苗生长参数均无显著影响;1.0 mmol·L⁻¹NaHS 浸种提高了发芽指数、活力指数、贮藏物质转运率、胚根长、胚芽长和幼苗干重,降低了平均发芽时间;5.0 mmol·L⁻¹NaHS 浸种提高了平均发芽时间,而其余各萌发参数和幼苗生长参数均呈下降趋势。(4)利用隶属函数综合分析得知,用 1.0 mmol·L⁻¹NaHS 浸种可提高 PEG 渗透胁迫下的综合评价 D 值,而 5.0 mmol·L⁻¹NaHS 浸种处理的 D 值显著下降。由此表明,适宜浓度 NaHS (1.0 mmol·L⁻¹)浸种能够促进渗透胁迫下裸燕麦的种子萌发和幼苗生长。

关键词:硫化氢;裸燕麦;渗透胁迫;种子萌发;幼苗生长

中图分类号:S512.6;Q945.78 **文献标志码:**A

Effect of exogenous hydrogen sulfide on seed germination and
seedling growth in naked oat under osmotic stress

LIU Jianxin, LIU Ruirui, JIA Haiyan, BU Ting, LI Na

(University Provincial Key Laboratory for Protection and Utilization of Longdong Bio-resources in Gansu Province
/College of Life Sciences and Technology, Longdong University, Qingyang, Gansu 745000, China)

Abstract: Hydrogen sulfide (H₂S) is a novel type gas signaling molecule in plants. The effects of exogenous H₂S on the seed germination and seedling growth of naked oat (*Avena nude*) under osmotic stress were investigated. Seeds of naked oat cultivar ‘Dingyou 9’ were used as materials for a two-factor experiment including concentration of sodium hydrosulfide (NaHS, a donor of H₂S) and osmotic stress. Four different concentrations of NaHS (0, 0.2, 1.0, and 5.0 mmol·L⁻¹) were set to soak the seeds for 8 hours, and osmotic stress was simulated using five different concentrations of polyethylene glycol (PEG-6000) (0, 119, 149, 178 g·L⁻¹, and 202 g·L⁻¹). A total of 20 treatments were conducted to determine germination characteristics (germination potential, germination rate, germination index, vigor index, mean germination time, and storage material transformation rate) and seedlings growth parameters (radicle length, plumule length, and seedling dry weight). Subordinate function analysis was also carried out for comprehensive evaluation of osmotic tolerance of naked oat seeds in different treatments. The results showed that: (1) The NaHS concentration and osmotic stress had significant effects on the parameters of seed germination and seedling growth of naked oat. The interaction between them had significant effects on germination

index, vigor index, mean germination time, and radicle length. (2) With the enhancement of osmotic stress, which was simulated by PEG, the all parameters of seed germination and seedling growth decreased significantly under the same NaHS concentration, but only the average germination time increased dramatically. (3) At the same PEG concentration, soaking seeds with $0.2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaHS had no significant effect on the parameters of seed germination and seedling growth of naked oats. Soaking seeds with $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaHS increased germination index, vigor index, storage material transformation rate, radicle length, plumule length, and seedling dry weight, while decreased average germination time. Soaking seeds with $5.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaHS increased the mean germination time, while all other seed germination and seedling growth parameters showed a decreasing trend. (4) The result of subordinate function analysis showed that the soaking seeds with $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaHS improved the comprehensive evaluation value (D) under osmotic stress simulated by PEG, while the D value of soaking seeds with $5.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaHS significantly decreased. These results indicated that soaking seeds with appropriate concentration of NaHS ($1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) can effectively improve the seed vigor of naked oats and promote its seed germination and seedling growth under osmotic stress.

Keywords: hydrogen sulfide(H_2S); naked oat; osmotic stress; seed germination; seedling growth

干旱和土壤盐碱化是世界公认的两大环境问题,并成为限制农作物生长发育和产量提高的重要非生物胁迫因素。种子萌发是植物完成生活史的起始阶段,也是农业上保证播种出苗和后期生长发育的前提。裸燕麦(*Avena nuda* L.)为起源于中国的一种禾本科燕麦属一年生杂粮作物,其籽粒蛋白质和油脂含量高,氨基酸组成均衡^[1],且富含膳食纤维 β -葡聚糖及总酚、黄酮、矿物质和维生素等功能性营养成分,因而其被誉为“全价营养食品”^[2],在我国内蒙古、山西、河北、陕西和甘肃等地广泛种植,播种面积仅次于小麦(*Triticum aestivum*)、玉米(*Zea mays*)和水稻(*Oryza sativa*)^[3]。裸燕麦虽然具有较强抗旱和耐盐碱特性,但干旱和盐碱造成的渗透胁迫成为裸燕麦种植成苗率低、缺苗断垄进而影响产量的重要因素^[4]。进行播前种子预处理是农业上经常采用的提高种子抗逆性的技术手段,其中浸种是一种操作简单、便于实施的有效方法^[5]。因此,研究渗透胁迫下提高裸燕麦种子活力的适宜浸种剂及其使用浓度对裸燕麦生产具有重要实际意义。

硫化氢(Hydrogen sulfide, H_2S)是近年来在植物体内发现的第 3 种气体信号分子,它参与植物生长发育和生理代谢过程调控,能够增强植物对干旱^[6]、低温^[7]和盐胁迫^[8-10]等多种逆境的抗性。研究表明, H_2S 在植物种子萌发响应逆境的过程中也发挥着重要的调控作用。如外源 H_2S 能够激活小麦 β -淀粉酶活性,促进其种子萌发^[11];通过增强抗氧化防御能力减轻干旱胁迫对水稻^[12]和盐胁迫对苜蓿(*Medicago sativa*)^[13]种子萌发的抑制;缓解 NaCl 胁迫下番茄(*Lycopersicon esculentum*)种子活力的下降^[14];能够通过诱导抗氧化系统和渗透剂生物

合成来提高高温下玉米种子的萌发和幼苗生长^[15];且能激活贮藏蛋白促进绿豆(*Vigna radiata*)种子萌发^[16];用 H_2S 供体 NaHS 处理可提高小麦种子中 H_2S 的含量,并以 NaHS 剂量依赖方式缓解铜胁迫对小麦种子萌发的抑制^[17]等。这些研究证实,外源 H_2S 能够促进逆境下作物种子的萌发,但不同强度渗透胁迫下外源 H_2S 对作物种子萌发影响的研究迄今尚未见报道。本研究以裸燕麦为试验材料,以不同浓度聚乙二醇(PEG-6000)模拟渗透胁迫,研究不同浓度 NaHS 浸种对渗透胁迫下种子萌发和幼苗生长的影响,旨在了解外源 H_2S 对渗透胁迫下裸燕麦种子活力的影响效应,筛选缓解渗透胁迫适宜的 NaHS 浸种浓度,以期利用 H_2S 增强作物在种子萌发期的抗逆性提供理论依据和实践指导。

1 方 法

1.1 供试材料

试验于 2019 年 4—7 月在甘肃省高校陇东生物资源保护与利用省级重点实验室进行。供试裸燕麦品种‘定莜 9 号’种子 2017 年购自甘肃省定西市农业科学研究院。 H_2S 供体硫氢化钠(NaHS)购自 Sigma-Aldrich 公司,PEG 购自上海生物工程有限公司。

1.2 试验设计

采用 NaHS 浓度和渗透胁迫两因素试验设计。NaHS 浓度共设 4 个水平,分别为 0 、 0.2 、 $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $5.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$;渗透胁迫共设 5 个水平,渗透势分别为 0 、 -0.2 、 -0.3 、 -0.4 MPa 和 -0.5 MPa ,对应的 PEG 质量浓度分别为 0 、 119 、 149 、 $178 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $202 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ ^[18]。两个因素的不同水平进行完全组

合,共计 20 个处理。试验前,精选饱满、大小一致的裸燕麦种子,用体积分数为 2% 的 NaClO 表面消毒 5 min,用蒸馏水反复冲洗后吸干表面水分,在室温下分别用浓度为 0、0.2、1.0 mmol · L⁻¹ 和 5.0 mmol · L⁻¹ NaHS 溶液在暗处浸种 8 h,然后用蒸馏水洗净,将各浸种处理的种子均匀播于铺有两层滤纸的培养皿(直径 12 cm)中,每皿播种 100 粒,分别向培养皿中加入预先配制好的上述不同质量浓度的 PEG 溶液 10 mL 模拟渗透胁迫。每个培养皿作为 1 个处理,每个处理重复 3 次。置于培养箱(LPGZ-250A,无锡莱浦仪器设置有限公司)中 20℃、16 h/8 h 光/暗培养,光照强度 200 μmol · m⁻² · s⁻¹,每天更换 1 次处理液。

1.3 测定指标和方法

从种子播种后每 12 h 观察 1 次,以胚根突破种皮 2 mm 作为发芽标准,记录种子发芽数,共观察记录 7 d。第 7 天结束发芽试验后,从每个培养皿中随机选取代表性萌发苗 10 株用直尺测量胚根和胚芽长,分别计算平均长度;将每个培养皿中胚根、胚芽和籽粒剩余部分各自分开,在电热恒温干燥箱中 105℃ 杀青 30 min 后 70℃ 烘干至恒重,用电子天平分别称量干重。然后按下列公式计算种子发芽势、发芽率、发芽指数、活力指数、平均发芽时间、贮藏物质转运率。

发芽势=萌发第 3 天时总的种子发芽数/供试种子数×100%

发芽率=萌发第 7 天时种子的发芽总数/供试种子数×100%

发芽指数 = $\sum (G_t/D_t)$

式中, G_t 为第 t 天的种子发芽数; D_t 为相应发芽天数。

活力指数=发芽指数×(胚根+胚芽)干重

平均发芽时间 = $\sum (D_n \times n) / \sum n$

式中, D_n 是发芽天数; n 为相应各天新发芽的种子数,本试验最大值为 58。

贮藏物质转运率=[(胚根+胚芽)干重/(胚根+胚芽+籽粒剩余部分)干重]×100%

1.4 数据统计分析

应用 Microsoft Excel 2007 和 SPSS 20.0 软件计算各指标和方差分析,并运用 Duncan's 法检验差异显著性($P<0.05$),其中百分数数据先用反正弦平方根转换($y=\arcsin[\sqrt{x/100}]$)后再进行分析,结果以平均值±标准误差表示。

采用隶属函数分析方法综合评价 NaHS 浸种对渗透胁迫下种子萌发的影响。不同处理平均发芽

时间的隶属函数值计算公式为:

$$U(X_i) = 1 - (X_i - X_{imin}) / (X_{imax} - X_{imin})$$

发芽势、发芽率、发芽指数、活力指数、贮藏物质转运率、胚根长、胚芽长和幼苗干重的隶属函数值计算公式为:

$$U(X_i) = (X_i - X_{imin}) / (X_{imax} - X_{imin})$$

式中, $U(X_i)$ 表示指标 X_i 的隶属函数值; X_{imin} 和 X_{imax} 分别为第 i 个指标的最小值和最大值。

每个指标采用客观赋权法:

$$I_i = S_i / C_{0i}$$

式中, S_i 为第 i 个指标的 $U(X_i)$, C_{0i} 是对照组第 i 个指标隶属函数值的平均值;每一指标按公式 $W_i = I_i / \sum I_i$ 计算权重;最后计算综合评价值 $D = [U(X_i) \times W_i]^{[19]}$ 。

2 结果与分析

2.1 PEG 浓度和 NaHS 浓度对裸燕麦种子萌发和幼苗生长的双因素方差分析

表 1 表明,PEG 浓度和 NaHS 浓度对裸燕麦种子发芽势、发芽率、发芽指数、活力指数、平均发芽时间、贮藏物质转运率、胚根长、胚芽长、幼苗干重和综合评价值 D 均有显著影响($P<0.05$);PEG 浓度和 NaHS 浓度的交互作用对发芽指数、活力指数、平均发芽时间和胚根长的影响显著,对发芽势、发芽率、贮藏物质转运率、胚芽长、幼苗干重和 D 值无显著影响。

2.2 外源 H₂S 对 PEG 渗透胁迫下裸燕麦种子发芽势的影响

由表 2 可见,在不同 NaHS 浓度处理下,随着 PEG 浓度提高,裸燕麦种子发芽势均呈显著下降趋势。在 PEG 浓度为 0 即 H₂O 培养条件下,与 NaHS 浓度为 0 的对照相比,0.2 mmol · L⁻¹ 和 5.0 mmol · L⁻¹ NaHS 处理的发芽势差异不显著,1 mmol · L⁻¹ NaHS 处理的发芽势显著提高;在 PEG 浓度为 119 g · L⁻¹ 时,0.2 mmol · L⁻¹ NaHS 处理的发芽势与对照差异不显著,1.0 mmol · L⁻¹ NaHS 处理的发芽势显著提高了 5.9%,5.0 mmol · L⁻¹ NaHS 处理的发芽势则显著降低了 9.8%;在 PEG 浓度为 149 g · L⁻¹ 时,0.2 mmol · L⁻¹ 和 1.0 mmol · L⁻¹ NaHS 处理的发芽势与对照的差异不显著,5.0 mmol · L⁻¹ NaHS 处理的发芽势较对照降低 8.3%,差异显著;在 PEG 浓度分别为 178 g · L⁻¹ 和 202 g · L⁻¹ 条件下,0.2 mmol · L⁻¹、1.0 mmol · L⁻¹ 和 5.0 mmol · L⁻¹ NaHS 处理的发芽势均与对照无显著差异。

表 1 PEG 浓度和 NaHS 浓度对裸燕麦种子萌发和幼苗生长的双因素方差分析

Table1 Two-way analysis of variance of PEG and NaHS concentrations on seed germination and seedling growth of naked oat					
变异来源 Source	发芽势 Germination energy	发芽率 Germination percentage	发芽指数 Germination index	活力指数 Vigor index	平均发芽时间 Mean germination time
PEG 浓度 PEG concentration	58.21 *	38.66 *	401.91 *	411.78 *	395.86 *
NaHS 浓度 NaHS concentration	23.27 *	23.79 *	85.56 *	51.88 *	41.64 *
交互作用 Interaction	0.53	0.85	2.03 *	2.07 *	3.43 *
变异来源 Source	贮藏物质转运率 Matter transformation rate	胚根长 Radicle length	胚芽长 Plumule length	幼苗干重 Dry weight	D 值 D value
PEG 浓度 PEG concentration	481.74 *	1318.05 *	909.73 *	529.31 *	524.12 *
NaHS 浓度 NaHS concentration	39.84 *	70.72 *	53.71 *	40.32 *	71.6162 *
交互作用 Interaction	1.29	4.63 *	1.51	0.83	0.4596

注:表中为 *F* 值, * 表示在 $P<0.05$ 上差异显著。
Note:In the table is *F* value, * indicates a significant difference at $P<0.05$.

表 2 NaHS 浸种对 PEG 渗透胁迫下裸燕麦种子发芽势的影响/%

Table 2 Effect of soaking seeds with NaHS on germination energy of naked oat seeds under PEG osmotic stress					
PEG 浓度 PEG concentration /(g · L ⁻¹)	NaHS 浓度 NaHS concentration/(mmol · L ⁻¹)	0	0.2	1.0	5.0
0 (H ₂ O)		73.3±4.0Ba	73.3±1.5Ba	79.0±1.0Aa	71.7±5.5Ba
119		67.3±3.1Bb	66.3±2.1Bb	71.3±2.1Ab	60.7±3.1Cb
149		67.3±2.1Ab	64.7±4.2ABb	71.3±2.1Ab	61.7±0.6Bb
178		62.3±1.2Ab	61.0±2.6Abc	64.3±0.6Ac	58.3±0.6ABb
202		60.3±0.6Abc	57.3±5.5Ac	61.7±1.5Ac	54.3±2.1ABbc

注:同列不同小写字母表示不同 PEG 浓度间差异显著 ($P<0.05$),同行不同大写字母表示不同 NaHS 浓度间差异显著 ($P<0.05$)。下同。
Note:Different lowercase letters in the same column indicate significant difference between PEG concentrations at $P<0.05$, different capital letters in the same row indicate significant differences between NaHS concentrations at $P<0.05$. The same below.

2.3 外源 H₂S 对 PEG 渗透胁迫下裸燕麦种子发芽率的影响

从表 3 可知,随着 PEG 浓度升高,不同 NaHS 浓度浸种的裸燕麦种子发芽率均显著下降。在 PEG 浓度为 0 g · L⁻¹ 条件下,与 0 mmol · L⁻¹ NaHS 浸种相比,0.2 mmol · L⁻¹ 和 5.0 mmol · L⁻¹ NaHS 浸种的发芽率无显著差异,1.0 mmol · L⁻¹ NaHS 处理的发芽率显著提高了 7.1%。在 PEG 浓度为 119~202 g · L⁻¹ 条件下,0.2 mmol · L⁻¹ 和 1.0 mmol · L⁻¹ NaHS 浸种的发芽率变化不大,5.0 mmol · L⁻¹ NaHS 浸种的发芽率显著低于 0 mmol · L⁻¹ NaHS 处理。

2.4 外源 H₂S 对 PEG 渗透胁迫下裸燕麦种子发芽指数的影响

表 4 表明,在不同浓度 NaHS 浸种下,随着 PEG 浓度升高,裸燕麦种子发芽指数均呈显著下降变化趋势。在 PEG 浓度为 0~202 g · L⁻¹ 条件下,与 0 mmol · L⁻¹ NaHS 浸种相比,0.2 mmol · L⁻¹ NaHS 浸种的发芽指数无显著变化;1.0 mmol · L⁻¹ NaHS 浸

表 3 NaHS 浸种对 PEG 渗透胁迫下裸燕麦种子发芽率的影响/%

Table 3 Effect of soaking seeds with NaHS on germination percentage of naked oat seeds under PEG osmotic stress				
PEG 浓度 PEG concentration /(g · L ⁻¹)	NaHS 浓度 NaHS concentration/(mmol · L ⁻¹)			
	0	0.2	1.0	5.0
0 (H ₂ O)	76.3±4.2Ba	75.0±1.7Ba	81.7±0.6Aa	73.0±5.6Ba
119	70.0±4.4Ab	67.7±3.1ABb	73.3±1.5Ab	62.0±3.0Bb
149	69.0±2.0Ab	65.3±5.0ABb	73.3±2.5Ab	64.0±3.5Bb
178	67.0±1.0Ab	64.7±2.5Ab	67.7±1.5Ac	63.7±1.5Ab
202	65.3±0.6Ab	61.0±4.6Abc	66.0±1.0Ac	56.0±1.0Bc

表 4 NaHS 浸种对 PEG 渗透胁迫下裸燕麦种子发芽指数的影响

Table 4 Effect of soaking seeds with NaHS on germination index of naked oat seeds under PEG osmotic stress					
PEG 浓度 PEG concentration — /(g · L ⁻¹)	NaHS 浓度 NaHS concentration/(mmol · L ⁻¹)	0	0.2	1.0	5.0
0 (H ₂ O)		65.7±1.9Ba	64.1±1.6Ba	70.9±1.0Aa	59.5±4.2Ca
119		50.2±2.8Bb	49.3±1.4ABb	54.0±2.0Ab	38.1±2.2Cb
149		45.0±1.3Bc	42.9±3.4Bc	49.3±1.5Ac	37.5±2.6Cb
178		39.2±1.2Bd	39.4±1.3Bd	43.7±1.0Ad	35.4±0.7BCb
202		37.7±1.0Ad	36.3±1.8ABd	40.0±0.3Ae	31.5±0.3Cc

种的发芽指数不同程度提高,其中在 0~178 g · L⁻¹ PEG 浓度下的发芽指数差异显著;5.0 mmol · L⁻¹ NaHS 浸种的发芽指数明显降低。

2.5 外源 H₂S 对 PEG 渗透胁迫下裸燕麦种子活力指数的影响

随着 PEG 浓度升高,不同 NaHS 浓度浸种的裸燕麦种子活力指数均显著下降(表 5)。在 0~202 g · L⁻¹PEG 条件下,与 0 mmol · L⁻¹ NaHS 浸种相比,0.2 mmol · L⁻¹ NaHS 浸种的活力指数差异不显著;1.0 mmol · L⁻¹ NaHS 浸种的活力指数不同程度提高,其中在 0~149 g · L⁻¹PEG 条件下的活力指数差异显著;5.0 mmol · L⁻¹ NaHS 浸种的活力指数呈下降变化趋势,其中在 0~149 g · L⁻¹PEG 条件下的下

降低到显著水平。

2.6 外源 H₂S 对 PEG 渗透胁迫下裸燕麦种子平均发芽时间的影响

由表 6 可见,随着 PEG 浓度升高,不同浓度 NaHS 浸种的裸燕麦种子平均发芽时间均显著提高。在 PEG 浓度为 0~149 g · L⁻¹时,与 0 mmol · L⁻¹ NaHS 浸种相比,0.2mmol · L⁻¹和 1.0 mmol · L⁻¹ NaHS 浸种的平均发芽时间无显著差异,5.0 mmol · L⁻¹ NaHS 浸种显著提高了平均发芽时间;在 PEG 浓度为 178 g · L⁻¹时,0.2 mmol · L⁻¹ NaHS 浸种的平均发芽时间与 0 mmol · L⁻¹ NaHS 浸种的差异不显著,1.0 mmol · L⁻¹ NaHS 浸种的平均发芽时间显著降低,5.0 mmol · L⁻¹ NaHS 浸种的平均发芽时间显著提高;在 PEG 浓度为 202 g · L⁻¹时,0.2 mmol · L⁻¹和 5.0 mmol · L⁻¹ NaHS 浸种的平均发芽时间与 0 mmol · L⁻¹ NaHS 浸种的差异不显著,1.0 mmol · L⁻¹ NaHS 浸种的平均发芽时间显著降低。

2.7 外源 H₂S 对 PEG 渗透胁迫下裸燕麦种子贮藏物质转运率的影响

随着 PEG 浓度升高,不同浓度 NaHS 浸种的裸燕麦种子贮藏物质转运率均显著下降(表 7)。在不同 PEG 浓度下,与 0 mmol · L⁻¹ NaHS 浸种相比,0.2 mmol · L⁻¹NaHS 浸种的贮藏物质转运率差异不显著;

表 5 NaHS 浸种对 PEG 渗透胁迫下裸燕麦种子活力指数的影响

Table 5 Effect of soaking seeds with NaHS on vigor index of naked oat seeds under PEG osmotic stress

PEG 浓度 PEG concentration— /(g · L ⁻¹)	NaHS 浓度 NaHS concentration/(mmol · L ⁻¹)			
	0	0.2	1.0	5.0
0 (H ₂ O)	18.41±1.15Ba	18.20±0.92Ba	22.03±0.64Aa	15.42±2.76Ca
119	12.22±1.22Bb	11.89±0.55Bb	14.59±1.06Ab	8.73±0.68Cb
149	10.01±0.64Bc	9.33±1.38Bc	11.76±0.94Ac	7.48±0.87Cb
178	5.93±0.45Ad	5.52±0.47Ad	7.04±0.34Ad	4.04±0.27ABc
202	4.38±0.25Ad	4.47±0.48Ad	5.32±0.21Ad	3.21±0.20Ac

表 6 NaHS 浸种对 PEG 渗透胁迫下裸燕麦种子平均发芽时间的影响/d

Table 6 Effect of soaking seeds with NaHS on mean germination time of naked oat seeds under PEG osmotic stress

PEG 浓度 PEG concentration— /(g · L ⁻¹)	NaHS 浓度 NaHS concentration/(mmol · L ⁻¹)			
	0	0.2	1.0	5.0
0 (H ₂ O)	1.32±0.05Bd	1.31±0.01Bd	1.30±0.02Bd	1.40±0.02Ad
119	1.57±0.05Bc	1.56±0.05Bc	1.54±0.05Bc	1.81±0.01Ac
149	1.77±0.00Bb	1.78±0.05Bb	1.75±0.01Bb	1.91±0.10Ab
178	1.97±0.04Ba	1.90±0.02Ba	1.80±0.05Cb	2.06±0.05Aa
202	2.04±0.06Aa	1.96±0.04ABa	1.91±0.06Ba	2.02±0.06Aa

1.0 mmol · L⁻¹ NaHS 浸种显著提高了 0、149 g · L⁻¹和 178 g · L⁻¹PEG 条件下的贮藏物质转运率,而 119 g · L⁻¹和 202 g · L⁻¹PEG 条件下的贮藏物质转运率变化不大;5.0 mmol · L⁻¹ NaHS 浸种显著降低了 0、149 g · L⁻¹和 202 g · L⁻¹PEG 条件下的贮藏物质转运率,而 119 g · L⁻¹和 178 g · L⁻¹PEG 条件下的贮藏物质转运率变化不显著。

2.8 外源 H₂S 对 PEG 渗透胁迫下裸燕麦幼苗胚根和胚芽长度的影响

随着 PEG 浓度升高,不同 NaHS 浓度浸种的裸燕麦幼苗胚根和胚芽长度基本均呈显著下降变化趋势(表 8,表 9)。在不同 PEG 浓度下,与 0 mmol · L⁻¹ NaHS 浸种相比,0.2 mmol · L⁻¹NaHS 浸种的裸燕麦幼苗胚根和胚芽长度无显著差异;1.0 mmol · L⁻¹ NaHS 浸种提高了幼苗胚根和胚芽长度;5.0 mmol · L⁻¹ NaHS 浸种对 0、119 g · L⁻¹和 149 g · L⁻¹PEG 条件下的胚根长度及 0、119 g · L⁻¹PEG 条件下的胚芽长度影响不显著,而显著降低了 178 g · L⁻¹和 202 g · L⁻¹PEG 条件下的胚根长度及 149 g · L⁻¹、178 g · L⁻¹和 202 g · L⁻¹PEG 条件下的胚芽长度。

2.9 外源 H₂S 对 PEG 渗透胁迫下裸燕麦幼苗干重的影响

从表 10 可见,随着 PEG 浓度升高,不同 NaHS 浓度浸种的裸燕麦幼苗(胚根+胚芽)干重均呈显著下降变化趋势。在不同 PEG 浓度下,与 0 mmol · L⁻¹

表 7 NaHS 浸种对 PEG 渗透胁迫下裸燕麦种子贮藏物质转运率的影响/%

Table 7 Effect of soaking seeds with NaHS on storage material transformation rate of naked oat seeds under PEG osmotic stress

PEG 浓度 PEG concentration— /(g · L ⁻¹)	NaHS 浓度 NaHS concentration/(mmol · L ⁻¹)			
	0	0.2	1.0	5.0
0 (H ₂ O)	20.7±0.7Ba	19.8±0.2Ba	23.0±0.8Aa	18.3±2.2Ca
119	16.5±0.9Ab	15.3±0.4ABb	17.7±0.6Ab	15.0±0.9ABb
149	13.6±1.2Bc	13.2±0.5BCc	16.1±1.0Ac	12.0±0.7Cc
178	8.9±0.5Bd	9.2±0.5Bd	10.3±0.3Ad	8.0±0.9Bd
202	7.9±0.2Ad	7.5±0.5ABe	8.9±0.3Ae	6.7±0.3Be

表 8 NaHS 浸种对 PEG 渗透胁迫下裸燕麦幼苗胚根长度的影响/cm

Table 8 Effect of soaking seeds with NaHS on radicle length of naked oat seedlings under PEG osmotic stress

PEG 浓度 PEG concentration— /(g · L ⁻¹)	NaHS 浓度 NaHS concentration/(mmol · L ⁻¹)			
	0	0.2	1.0	5.0
0 (H ₂ O)	4.20±0.03Ba	4.20±0.01Ba	4.56±0.08Aa	3.98±0.03Ba
119	4.11±0.04Ba	4.12±0.01Ba	4.44±0.03Aa	3.96±0.08Ba
149	3.77±0.05Ab	3.78±0.06Ab	3.96±0.05Ab	3.59±0.03ABb
178	2.68±0.10Bc	2.72±0.07Bc	2.95±0.04Ac	2.22±0.42Cc
202	1.80±0.18Bd	1.60±0.08Bd	2.11±0.20Ad	1.38±0.12Cd

表 9 NaHS 浸种对 PEG 渗透胁迫下
裸燕麦幼苗胚芽长度的影响/cm

Table 9 Effect of soaking seeds with NaHS on plumule
length of naked oat seedlings under PEG osmotic stress

PEG 浓度 PEG concentration— /(g · L ⁻¹)	NaHS 浓度 NaHS concentration/(mmol · L ⁻¹)			
	0	0.2	1.0	5.0
0 (H ₂ O)	3.13±0.02Ba	3.14±0.02Ba	3.45±0.03Aa	3.10±0.04Ba
119	2.69±0.02Bb	2.66±0.10Bb	2.97±0.05Ab	2.56±0.02Bb
149	2.54±0.09Bb	2.46±0.02Bc	2.69±0.05Ac	1.84±0.34Cc
178	1.34±0.02Bc	1.35±0.02Bd	1.57±0.04Ad	1.06±0.05Cd
202	0.78±0.08Bd	0.77±0.13Be	1.00±0.08Ae	0.60±0.05Ce

表 10 NaHS 浸种对 PEG 渗透胁迫下
裸燕麦幼苗干重的影响/g

Table 10 Effect of soaking seeds with NaHS on dry weight
of naked oat seedlings under PEG osmotic stress

PEG 浓度 PEG concentration— /(g · L ⁻¹)	NaHS 浓度 NaHS concentration/(mmol · L ⁻¹)			
	0	0.2	1.0	5.0
0 (H ₂ O)	0.28±0.01Ba	0.28±0.01Ba	0.31±0.01Aa	0.26±0.03Ca
119	0.24±0.01Bb	0.24±0.01Bb	0.27±0.01Ab	0.23±0.01Bb
149	0.22±0.01Ac	0.22±0.02ABc	0.24±0.01Ac	0.20±0.01Cc
178	0.15±0.01Ad	0.14±0.01ABd	0.16±0.02Ad	0.11 ±0.01Cd
202	0.12±0.01Ae	0.12±0.01Ad	0.13±0.01Ae	0.10±0.01ABd

NaHS 浸种相比,0.2 mmol · L⁻¹NaHS 浸种对裸燕麦幼苗干重无显著影响;1.0 mmol · L⁻¹ NaHS 浸种显著提高了 0 g · L⁻¹和 119 g · L⁻¹PEG 条件下的幼苗干重,但对 149、178 g · L⁻¹和 202 g · L⁻¹PEG 条件下的幼苗干重无显著影响;5.0 mmol · L⁻¹ NaHS 浸种总体上降低了幼苗干重,其中对 0、149 g · L⁻¹和 178 g · L⁻¹PEG 条件下的幼苗干重影响显著。

2.10 外源 H₂S 对 PEG 渗透胁迫下裸燕麦种子萌发综合评价值 *D* 的影响

从表 11 可知,随着 PEG 浓度升高,不同浓度 NaHS 浸种的 *D* 值显著下降。在不同 PEG 浓度下,用 0.2 mmol · L⁻¹NaHS 浸种的 *D* 值与 0 mmol · L⁻¹ NaHS 浸种相比无显著差异;1.0 mmol · L⁻¹ NaHS 浸种不同程度提高了 *D* 值,增幅分别为 16.9%、17.0%、18.0%、25.9%和 46.7%,其中对 0、119、149 g · L⁻¹和 178 g · L⁻¹PEG 条件下 *D* 值的提升作用显著;5.0 mmol · L⁻¹ NaHS 浸种显著降低了 *D* 值,降幅达 10.4%~73.3%。

3 讨 论

种子生理学认为,萌发是起始于吸胀、结束于胚伸出周围结构的细胞事件^[20],而幼苗生长不属于种子萌发内容的种子萌发后事件^[21]。种子能否成功萌发和正常成苗直接影响着作物的产量,种子萌

表 11 NaHS 浸种对 PEG 渗透胁迫下
裸燕麦种子萌发综合评价价值 *D* 的影响

Table 11 Effect of soaking seeds with NaHS on comprehensive
evaluation value (*D*) of seed germination in naked
oat under PEG osmotic stress

PEG 浓度 PEG concentration— /(g · L ⁻¹)	NaHS 浓度 NaHS concentration/(mmol · L ⁻¹)			
	0	0.2	1.0	5.0
0 (H ₂ O)	0.77±0.04Ba	0.77±0.02Ba	0.90±0.02Aa	0.69±0.09Ca
119	0.59±0.05Bb	0.57±0.02Bb	0.69±0.03Ab	0.45±0.04Cb
149	0.50±0.04Bc	0.46±0.06Bc	0.59±0.04Ac	0.37±0.05Cc
178	0.27±0.02Bd	0.26±0.03Bd	0.34±0.01Ad	0.16±0.02Cd
202	0.15±0.03Ae	0.12±0.05ABe	0.22±0.02Ae	0.04±0.02Ce

发期也是作物生活周期中对环境最为敏感和脆弱
的阶段^[22]。在干旱和土壤盐碱化环境中,渗透胁迫
是影响种子萌发和成苗的关键因素^[4,12-14]。诸多研究
表明,随着渗透胁迫增强,植物种子萌发和幼苗
生长受抑程度显著增强^[23-24]。发芽势、发芽率、发
芽指数、平均发芽时间和活力指数等常作为评价种
子发芽速度、发芽整齐度和幼苗健壮程度的指标^[25]。
从种子萌发到幼苗生长主要依靠种子贮藏
物质提供能量和合成原料,种子贮藏物质转运率在
一定程度上决定胚根(芽)的生长^[26]。本试验结果
表明,PEG 浓度对裸燕麦种子发芽势、发芽率、发芽
指数、活力指数、平均发芽时间和贮藏物质转运率
的影响显著,也对裸燕麦幼苗胚根长、胚芽长和幼
苗干重存在显著影响(表 1)。随着 PEG 浓度提高,
裸燕麦种子发芽势、发芽率、发芽指数、活力指数和
贮藏物质转运率及幼苗胚根长、胚芽长和幼苗干重
均显著下降,而平均发芽时间表现为显著增加趋势
(表 2-10)。这与陈文荣等^[19]在高丛蓝莓(*Vaccinium
corymbosum*)、魏波等^[23]在红花(*Carthamus tinctorius*)
和金宁等^[24]在黄瓜(*Cucumis sativus*)上的研究结果
一致。由此可知,裸燕麦同其他植物一样,随着渗透
胁迫强度增大,种子萌发和幼苗生长受抑程度显著
增强。这可能与渗透势降低迅速使种子体内抗氧化
酶活性下降^[26],引起活性氧清除能力减弱,细胞
膜脂过氧化损伤增强^[27]有密切关系。

H₂S 作为新型气体信号在植物种子萌发和生长
发育逆境响应中发挥着重要作用^[11-17]。外施 H₂S
可减轻干旱胁迫下水稻^[12]及盐胁迫下紫花苜蓿^[13]
和番茄^[14]种子的萌发和幼苗生长抑制。但前人的
研究主要针对 H₂S 供体浓度对单一浓度胁迫下植
物种子活力的影响,而未见 H₂S 对不同强度渗透胁
迫下作物种子萌发和成苗影响的研究报道。本试
验发现,外源 H₂S 及其与 PEG 渗透胁迫的交互作用
对裸燕麦种子萌发和幼苗生长产生了不同的影响。

H_2S 供体 NaHS 浓度对裸燕麦种子发芽势、发芽率、发芽指数、活力指数、平均发芽时间、贮藏物质转运率及胚根长、胚芽长和幼苗干重影响显著;而 NaHS 浓度和 PEG 浓度的交互作用对发芽指数、活力指数、平均发芽时间和胚根长存在显著影响,对发芽势、发芽率、贮藏物质转运率、胚芽长和幼苗干重的影响不显著(表 1)。本研究中,在同一 PEG 渗透胁迫下,用低浓度 NaHS ($0.2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) 浸种对裸燕麦种子的发芽势、发芽率、发芽指数、活力指数、平均发芽时间、贮藏物质转运率、胚根长、胚芽长和幼苗干重无显著影响(表 2-10)。当用 $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaHS 浸种时, $119 \sim 178 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ PEG 渗透胁迫下的发芽势和发芽率虽无显著改变,但 $0 \sim 178 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ PEG 渗透胁迫下的发芽指数、活力指数显著提高,并不同程度降低了平均发芽时间,提高了贮藏物质转运率,促进了幼苗生长;而 $202 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ PEG 胁迫下除胚根和胚芽显著增长及贮藏物质转运率明显下降外其余指标均无显著变化。当用 $5.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaHS 浸种时,同一 PEG 渗透胁迫下的平均发芽时间显著增加,而其余各萌发参数和幼苗生长参数均呈下降趋势。这说明适宜浓度的外源 H_2S 浸种能够有效提高裸燕麦的种子活力,促进其在渗透胁迫下的种子萌发和幼苗生长。这可能是 H_2S 在种子萌发过程中参与了渗透胁迫信号的转导,促使相关基因表达^[28]或诱导抗氧化系统建立和渗透剂生物合成^[12-15]等有关。过高浓度 NaHS 可能加重渗透胁迫^[14]或 H_2S 积累使细胞氧化还原平衡遭受破坏,从而造成氧化损伤^[9],使种子萌发和幼苗生长受抑。这与 Zhang 等^[29]对小麦和李永生等^[30]对玉米种子萌发的研究结果类似。

不同发芽指标对渗透胁迫和 H_2S 的响应存在差异,为综合评价 NaHS 浸种对渗透胁迫下裸燕麦种子萌发和幼苗生长的影响,采用隶属函数分析结果显示,PEG 浓度和 NaHS 浓度均对综合评价 D 值有显著影响,但二者交互作用对 D 值的影响不显著(表 1)。多重比较结果进一步表明:随着 PEG 浓度增大,不同浓度 NaHS 浸种裸燕麦种子的 D 值显著降低(表 11)。在同一 PEG 浓度下, $0.2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaHS 浸种对 D 值的影响不显著; $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaHS 浸种显著提高了 $0 \sim 178 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ PEG (对应渗透势为 $0 \sim -0.4 \text{ MPa}$) 胁迫下的 D 值; $5.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaHS 浸种则使 D 值降低(表 11)。这说明外源 H_2S 对渗透胁迫抑制裸燕麦种子萌发和幼苗生长的缓解作用具有剂量依赖效应,以 $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaHS 溶液浸种较为适宜。研究结果可为进一步应用 H_2S

开发新型作物抗渗透剂提供一定参考,而 H_2S 缓解渗透胁迫的作用机制尚需进一步探究。

4 结 论

用不同浓度的外源 H_2S 供体 NaHS 浸种显著影响渗透胁迫下裸燕麦种子的活力水平,且这种影响与 NaHS 浓度、渗透胁迫强度及两者的交互作用有关。渗透胁迫强度越大、NaHS 浓度过高 ($\geq 5.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$),裸燕麦种子活力下降越明显;NaHS 浓度过低 ($\leq 0.2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) 对渗透胁迫下裸燕麦种子活力无显著影响。用 $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaHS 浸种可显著提高 $0 \sim -0.4 \text{ MPa}$ 渗透势下裸燕麦种子的活力水平,而对 -0.5 MPa 渗透势下裸燕麦种子活力的影响不显著。由此可见,用 $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaHS 浸种可缓解 -0.4 MPa 以上渗透势对裸燕麦种子萌发和成苗造成的渗透胁迫抑制,虽不能提高发芽势和发芽率,但可提高发芽指数和活力指数,通过提高种子贮藏物质转运促进幼苗生长,并可一定程度缩短发芽时间。因此,在干旱区和盐碱地裸燕麦生产中用适宜浓度 NaHS 浸种可加快种子萌发和促进壮苗形成。

致谢:郭婉婷同学在试验观察和数据分析中做了大量工作,在此表示感谢。

参 考 文 献:

- [1] 戚向阳,曹少谦,刘合生,等.不同品种燕麦的油脂组成及与其它营养物质相关性研究[J].中国食品学报,2014,14(5):63-71.
- [2] Cognat C, Shepherd T, Verrall S R, et al. Comparison of two head-space sampling techniques for the analysis of off-flavour volatiles from oat based products[J]. Food Chemistry, 2012, 134(3): 1592-1600.
- [3] 刘建新,欧晓彬,王金成.外源 H_2O_2 对干旱胁迫下裸燕麦幼苗叶片生理特性的影响[J].干旱地区农业研究,2019,37(4):146-153.
- [4] 刘建新,王金成,王瑞娟,等.混合盐碱胁迫下裸燕麦的种子萌发和幼苗逆境生理特征[J].植物研究,2016,36(2):224-231.
- [5] 王燕,牛瑞明,荣冬青,等.复合药剂浸种对裸燕麦种子发芽的影响[J].麦类作物学报,2012,32(5):941-944.
- [6] Jin Z P, Wang Z Q, Ma Q X, et al. Hydrogen sulfide mediates ion fluxes inducing stomatal closure in response to drought stress in *Arabidopsis thaliana*[J]. Plant and Soil, 2017, 419(1-2): 141-152.
- [7] 周超凡,吴春涛,李丹丹,等.外源 H_2S 通过减轻低温光抑制增强黄瓜幼苗耐冷性[J].植物生理学报,2018,54(3):411-420.
- [8] Lai D W, Mao Y, Zhou H, et al. Endogenous hydrogen sulfide enhances salt tolerance by coupling the reestablishment of redox homeostasis and preventing salt-induced K^+ loss in seedlings of *Medicago sativa*[J]. Plant Science, 2014, 225(8): 117-129.
- [9] 黄茜,郭莎莎,陈良超,等.外源硫化氢对盐胁迫下茶树抗氧化特性的影响[J].植物生理学报,2017,53(3):497-504.

(下转第 74 页)