

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.05.021

引用格式:董秋丽,赵晨洋,柴玲,等.碱性盐胁迫对白羊草胚根和胚芽线粒体AsA-GSH循环的影响[J].草地学报,2026,34(5):1798—1806

DONG Qiu-li, ZHAO Chen-yang, CHAI Ling, et al. Effects of Alkaline Salt Stress on AsA-GSH Cycle of Mitochondria in the Radicle and Plumule of *Bothriochloa ischaemum*[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(5):1798—1806

碱性盐胁迫对白羊草胚根和胚芽线粒体 AsA-GSH循环的影响

董秋丽^{1,2}, 赵晨洋¹, 柴玲¹, 陈奕霖¹, 李尹琳¹, 夏方山^{1*}

(1. 山西农业大学草业学院, 山西 太谷 030801; 2. 山西农业大学林学院, 山西 太谷 030801)

摘要:为探究碱性盐胁迫对白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)胚根和胚芽线粒体抗坏血酸-谷胱甘肽(AsA-GSH)循环的影响,本试验以‘太行’白羊草为材料,在Na⁺浓度为0(CK),10和30 mmol·L⁻¹的NaHCO₃和Na₂CO₃溶液中进行萌发试验,分析其胚根和胚芽线粒体AsA-GSH循环酶活性及脂质过氧化变化规律。结果表明:白羊草胚根线粒体中超氧化物歧化酶、过氧化氢酶、谷胱甘肽过氧化物酶和单脱氢抗坏血酸还原酶活性随Na⁺浓度(0~30 mmol·L⁻¹)的增加均呈上升趋势,而其谷胱甘肽硫转移酶、抗坏血酸过氧化物酶和谷胱甘肽还原酶活性则相反;白羊草胚芽线粒体中超氧化物歧化酶、过氧化氢酶和谷胱甘肽过氧化物酶活性随Na⁺浓度(0~30 mmol·L⁻¹)的增加均显著上升($P<0.05$),而其谷胱甘肽硫转移酶、谷胱甘肽还原酶和单脱氢抗坏血酸还原酶活性则显著下降($P<0.05$)。碱性盐种类和浓度对白羊草胚根和胚芽AsA-GSH循环的影响存在差异,且胚根线粒体AsA-GSH循环响应碱性盐胁迫的敏感性要高于胚芽。

关键词:碱性盐胁迫;白羊草;线粒体;抗坏血酸-谷胱甘肽循环;胚根;胚芽

中图分类号:S543.9

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)05-1798-09

Effects of Alkaline Salt Stress on AsA-GSH Cycle of Mitochondria in the Radicle and Plumule of *Bothriochloa ischaemum*

DONG Qiu-li^{1,2}, ZHAO Chen-yang¹, CHAI Ling¹, CHEN Yi-lin¹, LI Yin-lin¹, XIA Fang-shan^{1*}

(1. College of Grassland Science, Shanxi Agricultural University, Taigu, Shanxi Province 030801, China;

2. College of Forestry, Shanxi Agricultural University, Taigu, Shanxi Province 030801, China)

Abstract: In order to explore the effects of alkaline salt stress on the ascorbic acid-glutathione cycle (AsA-GSH) of mitochondria in the radicle and plumule of *Bothriochloa ischaemum*, this experiment used ‘Taihang’ *Bothriochloa ischaemum* as material, which was germinated in NaHCO₃ and Na₂CO₃ solutions with Na⁺ concentration of 0(CK), 10 and 30 mmol·L⁻¹, and then changes in the activities of AsA-GSH enzymes and lipid peroxidation in their mitochondria of radicle and plumule were analyzed. The results showed that the activities of superoxide dismutase, catalase, glutathione peroxidase and monodehydroascorbate reductase in the mitochondria of radicle increased with the increase of Na⁺ concentration (0-30 mmol·L⁻¹), but the opposite phenomenon was observed in the activities of glutathione sulfur transferase, ascorbate peroxidase and glutathione reductase. With the increase of Na⁺ concentration (0-30 mmol·L⁻¹), the activities of superoxide dismutase, catalase and glutathione peroxidase in the mitochondria of plumule increased significantly ($P<0.05$), but the activities of glutathione sulfur transferase, glutathione reductase and monodehydroascorbate reductase decreased significantly ($P<0.05$). There were differences in the effects of type and concentration under alkaline salt on the

收稿日期:2025-12-25;修回日期:2026-01-28

基金项目:山西农业大学“十四五”生物育种工程项目“乡土草种质资源挖掘与新品种选育(YZGC134)”资助

作者简介:董秋丽(1985-),女,实验师,硕士,主要从事草种科学研究工作,E-mail:sxaudql@163.com;*通信作者 Author for correspondence, E-mail:dqlxfs8583@163.com

AsA-GSH in radicle and plumule of *Bothriochloa ischaemum*, and the sensitivity of mitochondrial AsA-GSH in radicle of *Bothriochloa ischaemum* to alkaline salt stress was higher than that in plumule.

Key words: Alkaline salt stress; *Bothriochloa ischaemum*; Mitochondria; Ascorbic acid-glutathione cycle; Radicle; Plumule

土壤盐碱化已成为限制农牧业发展的全球性生态问题。据统计,我国盐碱化土地面积约占国土总面积的10.3%,主要分布于滨海滩涂、黄淮海平原、内蒙古草原、华北平原和东北平原等地区^[1]。盐碱化会导致土壤渗透势下降、养分有效性降低、pH升高等问题,从而影响植物体内活性氧(Reactive oxygen species, ROS)的清除,并降低其各种代谢活动的酶活性,进而抑制其生长发育,甚至导致其直接死亡^[2]。与中性盐胁迫相比,碱性盐胁迫对植物的危害更大^[3],且不同植物种类及生长阶段对碱性盐胁迫的耐受性存在较大差异,而种子萌发期对碱性盐胁迫的响应最敏感^[4],这已在牛至(*Origanum vulgare*)^[5]和藜麦(*Chenopodium quinoa*)^[6]中得到证实。作为植物核心细胞器,线粒体既是ROS产生的主要来源,也是ROS攻击的首要靶点^[7]。碱性盐胁迫下,植物线粒体内电子传递链过度还原产生的大量ROS会引起细胞内氧化还原系统受损,使植物遭受脂质过氧化损伤,从而影响植物的正常生长发育,甚至导致其死亡^[8]。抗坏血酸(Ascorbic acid, AsA)-谷胱甘肽(Glutathione, GSH)循环是种子萌发期维持其寿命的诸多系统中最为活跃的核心环节,也是线粒体内维持ROS稳态的重要途径^[9],其抗氧化能力高低直接影响着种子活力水平和抗逆性^[10-11]。研究发现,白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)可以通过提升线粒体内AsA-GSH循环中超氧化物歧化酶(Superoxide dismutase, SOD)、过氧化氢酶(Catalase, CAT)、谷胱甘肽过氧化物酶(Glutathione peroxidase, GPX)酶活性来促进其种子耐盐性萌发^[12]。适宜的外源AsA引发可以通过提升盐胁迫下燕麦(*Avena sativa*)线粒体内SOD、抗坏血酸过氧化物酶(Ascorbate peroxidase, APX)、CAT、单脱氢抗坏血酸还原酶(Monodehydroascorbate reductase, MDHAR)等AsA-GSH循环酶活性,从而提高燕麦种子的耐盐性萌发能力^[13]。AsA引发还可通过提高老化燕麦种胚细胞内SOD、CAT和APX等AsA-GSH循环酶活性,使其丙二醛(Malondialdehyde, MDA)含量下降,从而促进了种子萌发和幼苗生长能力^[14]。此外,AsA引发不仅可提高燕麦种胚线粒体AsA-GSH循环中CAT、

谷胱甘肽还原酶(Glutathione reductase, GR)和MDHAR的酶活性,还可上调APX、CAT和MDHAR表达,进而促进老化燕麦种胚线粒体修复,提升了其种子活力^[15]。然而,目前从线粒体水平揭示植物胚根与胚芽AsA-GSH循环对碱性盐胁迫的响应机制仍未见报道。

白羊草属于禾本科暖季型多年生草本植物,是我国北方地区暖性灌丛类草地的重要建群种^[16],具有保持水土、易建植、抗旱、耐牧、抗侵蚀、耐践踏及优质高产等优点^[17]。山西省白羊草草地面积约占全国白羊草草地面积的35%,白羊草是山西省重要的优质牧草资源之一^[18]。目前,针对白羊草的研究主要集中在盐胁迫^[12]、抗逆基因^[19]、干旱胁迫等^[20]方面,但白羊草胚根与胚芽线粒体对碱性盐胁迫的响应却尚未见报道。因此,本研究选取白羊草作为试验材料,探讨碱性盐胁迫对白羊草胚芽及胚根线粒体中AsA-GSH循环的影响,旨在为揭示白羊草胚根和胚芽线粒体AsA-GSH循环响应碱性盐胁迫的内在机制提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验品种为‘太行’白羊草,由山西农业大学草业学院草种质资源评鉴与创新利用团队于2019年10月收集,并于-20℃条件下密封保存。

1.2 试验方法

1.2.1 发芽试验及幼苗获取 挑选出均匀饱满的‘太行’白羊草种子,每个培养皿(内置双层滤纸)中均匀摆放100粒,且每个处理均重复4次,并分别加入4 mL Na⁺浓度为0(CK),10和30 mmol·L⁻¹的NaHCO₃和Na₂CO₃溶液(10 mmol·L⁻¹的NaHCO₃溶液pH为8.31,30 mmol·L⁻¹的NaHCO₃溶液pH为8.32;10 mmol·L⁻¹的Na₂CO₃溶液pH为10.92,30 mmol·L⁻¹的Na₂CO₃溶液pH为11.14),于25℃恒温光照培养箱(相对湿度60%~80%,14 h光照时间和10 h黑暗时间)中培养,每天采用恒重法保持溶液浓度。培养12 d后获得试验所需‘太行’白羊

草胚芽和胚根样品,在 -80°C 条件下密封保存备用。

1.2.2 线粒体提取与纯化 分别称取 0.1 g ‘太行’白羊草幼苗的胚根或胚芽,参照 Yin 等^[21]的方法进行线粒体的提取与纯化,并将线粒体提取液在 4°C 条件下保存备用。

1.3 AsA-GSH 循环指标测定

CAT 活性的测定参照 Aebi^[22]的方法;SOD 活性的测定参照 Beyer 等^[23]的方法;GPX 活性的测定参照 Flohé 等^[24]的方法;GR 活性的测定参照 Mada-manchi 等^[25]的方法;APX 活性的测定参照 Nakano 等^[26]的方法;谷胱甘肽硫转移酶(Glutathione sulfur transferase, GST)活性的测定参照 Nagalakshmi 等^[27]的方法;MDHAR 活性的测定参照 Arrigoni 等^[28]的方法;MDA 含量的测定参照 Bailly 等^[29]的方法; H_2O_2 含量使用南京建成生物工程研究所-南京建成科技有限公司生产的试剂盒(编号为 A064-1-1)进行测定。

1.4 数据分析

利用 Excel 2010 软件对试验数据进行整理,利用 SPSS 22.0 进行单因素方差分析,多重比较用 Duncan 法($P<0.05$),采用 Origin 2018 软件进行作图。以“平均值 $\pm$ 标准误”表示最后结果。

2 结果与分析

2.1 碱性盐胁迫对白羊草胚根和胚芽线粒体 SOD 活性的影响

同种碱性盐胁迫下,白羊草胚根和胚芽线粒体中 SOD 酶活性均随 Na^+ 浓度的增加呈上升趋势,且 Na^+ 浓度为 $30\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时胚根和胚芽线粒体内 SOD 酶活性显著高于其他 Na^+ 浓度($P<0.05$)(图 1)。 Na^+ 浓度为 $0\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, NaHCO_3 和 Na_2CO_3 胁迫下胚根和胚芽线粒体中 SOD 酶活性无显著差异。 Na^+ 浓度为 $10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, Na_2CO_3 胁迫下胚根和胚芽线粒体中 SOD 活性差异不显著, NaHCO_3 胁迫下胚根线粒体中 SOD 活性显著高于胚芽线粒体中 SOD 活性($P<0.05$)。 Na^+ 浓度为 $30\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, NaHCO_3 和 Na_2CO_3 胁迫下胚根线粒体 SOD 活性

均显著高于胚芽线粒体 SOD 活性($P<0.05$)。

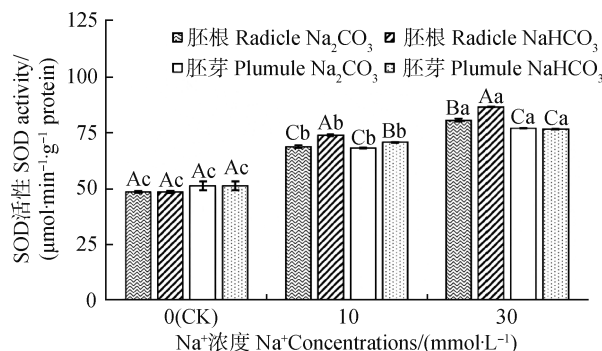


图 1 碱性盐胁迫下白羊草胚根和胚芽线粒体 SOD 活性变化

Fig. 1 Changes of SOD activity in radicle and plumule mitochondria of *Bothriochloa ischaemum* under alkaline salt stress

注:不同大写字母表示同一浓度下不同部位间差异显著($P<0.05$),不同小写字母表示同一部位不同浓度间差异显著($P<0.05$)。下同
Note: Different capital letters indicate significant differences between different parts under the same concentration ($P<0.05$), and different lowercase letters indicate significant differences between different concentrations in the same parts ($P<0.05$). Similarly for the following

2.2 碱性盐胁迫对白羊草胚根和胚芽线粒体 CAT 活性的影响

同种碱性盐胁迫下,白羊草胚根和胚芽线粒体中 CAT 活性均随 Na^+ 浓度的增加呈现上升趋势(图 2)。 Na^+ 浓度为 $0\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, NaHCO_3 和 Na_2CO_3 胁迫下胚根线粒体中 CAT 活性均显著高于胚芽线粒体中 CAT 活性($P<0.05$)。 Na^+ 浓度为 $10\sim 30\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, NaHCO_3 胁迫下胚根线粒体中 CAT 活性显著高于胚芽线粒体中 CAT 活性($P<0.05$), Na_2CO_3 胁迫下胚根和胚芽线粒体中 CAT 活性无显著差异。

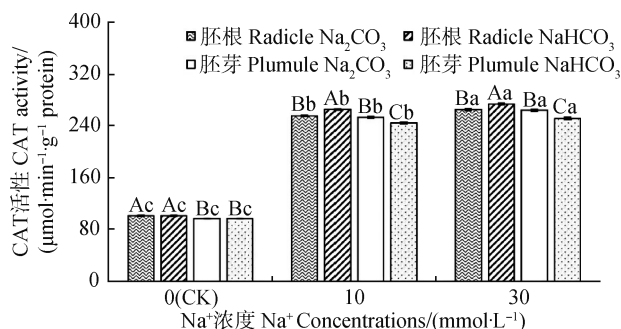


图 2 碱性盐胁迫下白羊草胚根和胚芽线粒体 CAT 活性变化

Fig. 2 Changes of CAT activity in radicle and plumule mitochondria of *Bothriochloa ischaemum* under alkaline salt stress

2.3 碱性盐胁迫对白羊草胚根和胚芽线粒体 APX 活性的影响

同种碱性盐胁迫下,白羊草胚根线粒体中 APX 活性均随 Na^+ 浓度的增加呈下降趋势,而胚芽线粒体内 APX 活性随 Na^+ 浓度的增加均呈现先升高后下降的变化趋势,且 Na^+ 浓度为 $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时胚根和胚芽线粒体内 APX 活性显著高于其他 Na^+ 浓度 ($P < 0.05$) (图 3)。 Na^+ 浓度为 $0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, NaHCO_3 和 Na_2CO_3 胁迫下胚根线粒体中 APX 活性均显著高于胚芽线粒体中 APX 活性 ($P < 0.05$)。 Na^+ 浓度为 $10 \sim 30 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, NaHCO_3 和 Na_2CO_3 胁迫下胚芽线粒体中 APX 活性均显著高于胚根线粒体中 APX 活性 ($P < 0.05$)。

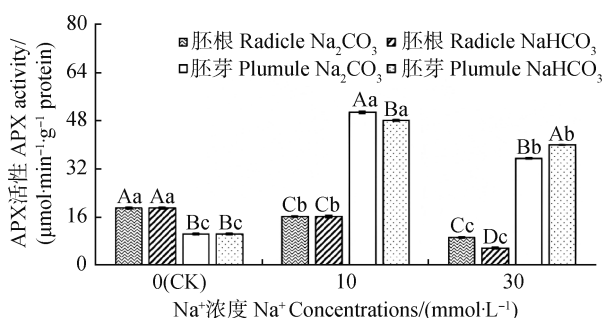


图3 碱性盐胁迫下白羊草胚根和胚芽线粒体 APX 活性变化
Fig. 3 Changes of APX activity in radicle and plumule mitochondria of *Bothriochloa ischaemum* under alkaline salt stress

2.4 碱性盐胁迫对白羊草胚根和胚芽线粒体 GPX 活性的影响

同种碱性盐胁迫下,白羊草胚根和胚芽线粒体中 GPX 活性随 Na^+ 浓度的增加均呈上升趋势,且 Na^+ 浓度 $30 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时 NaHCO_3 和 Na_2CO_3 胁迫下胚根和胚芽线粒体内 GPX 活性显著高于其他 Na^+ 浓度 ($P < 0.05$) (图 4)。 Na^+ 浓度为 $0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, NaHCO_3 和 Na_2CO_3 胁迫下胚芽线粒体内 GPX 活性显著高于胚根线粒体内 GPX 活性 ($P < 0.05$)。 Na^+ 浓度 $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, NaHCO_3 胁迫下胚芽线粒体内 GPX 活性显著高于胚根线粒体内 GPX 活性 ($P < 0.05$),而 Na_2CO_3 胁迫下白羊草胚根线粒体内 GPX 活性显著高于胚芽线粒体内 GPX 活性 ($P < 0.05$)。 Na^+ 浓度 $30 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, NaHCO_3 和 Na_2CO_3 胁迫下胚根线粒体 GPX 活性均显著低于胚芽线粒体

GPX 活性 ($P < 0.05$)。

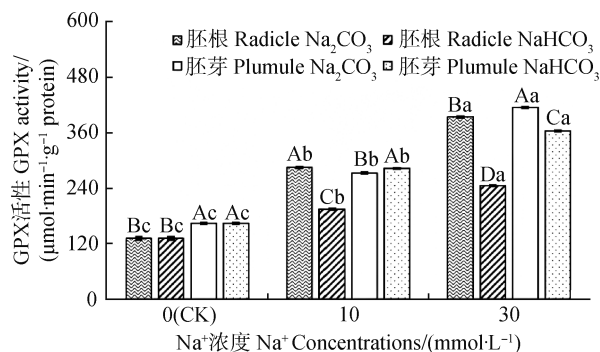


图4 碱性盐胁迫下白羊草胚根和胚芽线粒体 GPX 活性变化
Fig. 4 Changes of GPX activity in radicle and plumule mitochondria of *Bothriochloa ischaemum* under alkaline salt stress

2.5 碱性盐胁迫对白羊草胚根和胚芽线粒体 GST 活性的影响

同种碱性盐胁迫下,随 Na^+ 浓度的增加,白羊草胚根和胚芽线粒体中 GST 活性均呈下降趋势 (图 5)。 Na^+ 浓度为 $0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, NaHCO_3 和 Na_2CO_3 胁迫下白羊草胚根线粒体内 GST 活性均显著高于胚芽线粒体内 GST 活性 ($P < 0.05$)。 Na^+ 浓度为 $10 \sim 30 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, NaHCO_3 胁迫下白羊草胚根线粒体内 GST 活性显著高于胚芽线粒体内 GST 活性 ($P < 0.05$)。 Na^+ 浓度为 $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, Na_2CO_3 胁迫下胚根线粒体内 GST 活性显著高于胚芽线粒体内 GST 活性 ($P < 0.05$); Na^+ 浓度为 $30 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, Na_2CO_3 胁迫下胚根胚芽线粒体内 GST 活性无显著性变化。

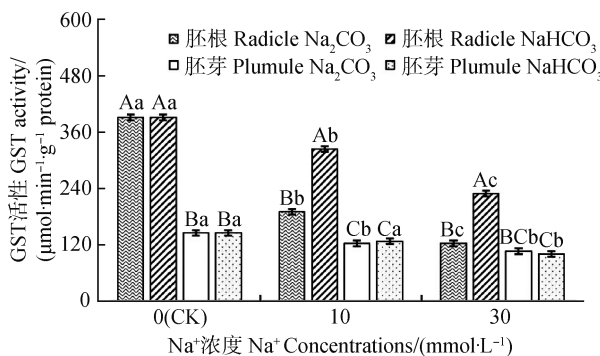


图5 碱性盐胁迫下白羊草胚根和胚芽线粒体 GST 活性变化
Fig. 5 Changes of GST activity in radicle and plumule mitochondria of *Bothriochloa ischaemum* under alkaline salt stress

2.6 碱性盐胁迫对白羊草胚根和胚芽线粒体GR活性的影响

同种碱性盐胁迫下,白羊草胚根和胚芽线粒体中GR活性均随 Na^+ 浓度的增加呈下降趋势(图6)。 Na^+ 浓度为 $0\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, NaHCO_3 和 Na_2CO_3 胁迫下白羊草胚根线粒体内GR活性均显著小于胚芽线粒体内GR活性($P<0.05$)。 Na^+ 浓度为 $10\sim 30\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, NaHCO_3 和 Na_2CO_3 胁迫下白羊草胚根线粒体内GR活性均显著小于胚芽线粒体内GR活性($P<0.05$)。

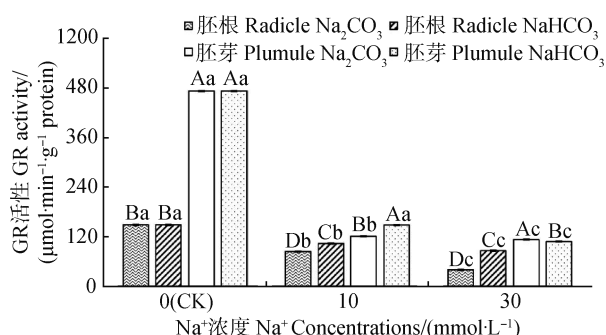


图6 碱性盐胁迫下白羊草胚根和胚芽线粒体GR活性变化
Fig. 6 Changes of GR activity in radicle and plumule mitochondria of *Bothriochloa ischaemum* under alkaline salt stress

2.7 碱性盐胁迫对白羊草胚根和胚芽线粒体MDHAR活性的影响

同种碱性盐胁迫下,白羊草胚根线粒体中MDHAR活性均随 Na^+ 浓度的增加呈上升趋势;而胚芽线粒体内MDHAR活性均随 Na^+ 浓度的增加呈下降趋势(图7)。 Na^+ 浓度为 $0\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, NaHCO_3 和 Na_2CO_3 胁迫下白羊草胚芽线粒体内MDHAR活性显著高于胚根线粒体内MDHAR活性($P<0.05$)。 Na^+ 浓度为 $10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,

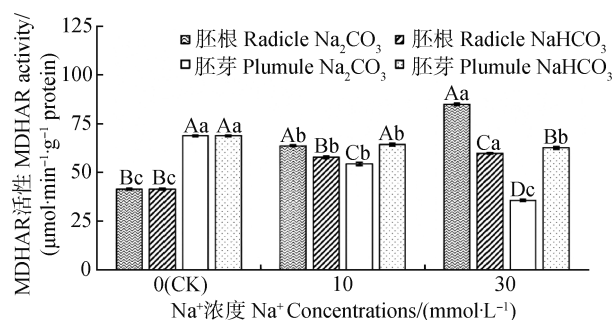


图7 碱性盐胁迫下白羊草胚根和胚芽线粒体MDHAR活性变化
Fig. 7 Changes of MDHAR activity in radicle and plumule mitochondria of *Bothriochloa ischaemum* under alkaline salt stress

NaHCO_3 胁迫下白羊草胚芽线粒体内MDHAR活性显著高于胚根线粒体内MDHAR活性($P<0.05$),而 Na_2CO_3 胁迫下胚根线粒体内MDHAR活性显著高于胚芽线粒体内MDHAR活性($P<0.05$)。 Na^+ 浓度为 $30\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, NaHCO_3 胁迫下胚芽线粒体内MDHAR活性显著高于胚根线粒体内MDHAR活性($P<0.05$),而 Na_2CO_3 胁迫下胚根线粒体内MDHAR活性显著高于胚芽线粒体内MDHAR活性($P<0.05$)。

2.8 碱性盐胁迫对白羊草胚根和胚芽线粒体MDA含量的影响

同种碱性盐胁迫下,白羊草胚根和胚芽线粒体中MDA含量随 Na^+ 浓度的增加均呈上升趋势(图8)。 Na^+ 浓度为 $0\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, NaHCO_3 和 Na_2CO_3 胁迫下胚芽和胚根线粒体内MDA含量无显著性变化。 Na^+ 浓度为 $10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, NaHCO_3 胁迫下胚芽和胚根线粒体内MDA含量无显著性变化,而 Na_2CO_3 胁迫下白羊草胚根线粒体内MDA含量显著高于胚芽线粒体内MDA含量($P<0.05$)。 Na^+ 浓度为 $30\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, NaHCO_3 胁迫下白羊草胚根线粒体内MDA含量显著高于胚芽线粒体内MDA含量($P<0.05$),而 Na_2CO_3 胁迫下白羊草胚根和胚芽线粒体内MDA含量无显著性变化。

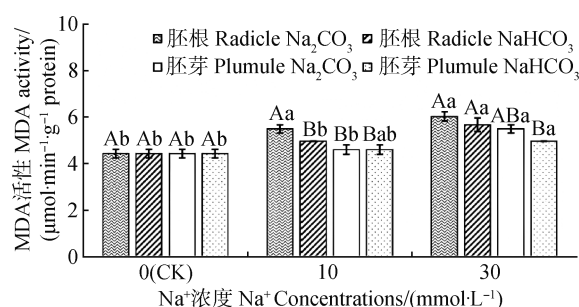


图8 碱性盐胁迫下白羊草胚根和胚芽线粒体MDA含量变化
Fig. 8 Changes of MDA content in radicle and plumule mitochondria of *Bothriochloa ischaemum* under alkaline salt stress

2.9 碱性盐胁迫对白羊草胚根和胚芽线粒体H₂O₂含量的影响

同种碱性盐胁迫下,白羊草胚根和胚芽线粒体中 H_2O_2 含量随 Na^+ 浓度的增加均呈上升趋势(图9)。 Na^+ 浓度为 $0\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, Na_2CO_3 和 NaHCO_3 胁迫下白羊草胚根线粒体内 H_2O_2 含量显著高于胚芽线粒体内 H_2O_2 含量($P<0.05$)。 Na^+ 浓度为 $10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, NaHCO_3 胁迫下白羊草胚根线粒体内

H_2O_2 含量显著高于胚芽线粒体内 H_2O_2 含量 ($P < 0.05$), 而 Na_2CO_3 胁迫下白羊草胚芽线粒体内 H_2O_2 含量显著高于胚根线粒体内 H_2O_2 含量 ($P < 0.05$)。 Na^+ 浓度为 $30 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, NaHCO_3 和 Na_2CO_3 胁迫下白羊草胚根线粒体内 H_2O_2 含量显著高于胚芽线粒体内 H_2O_2 含量 ($P < 0.05$)。

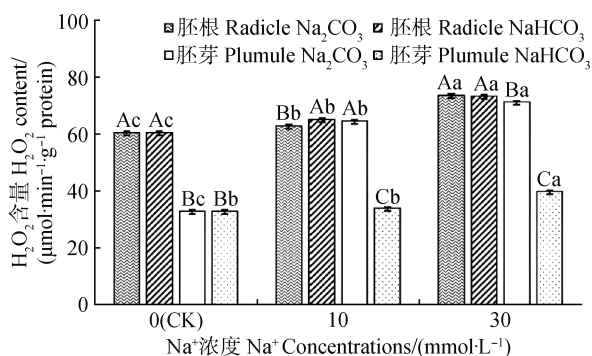


图9 碱性盐胁迫下白羊草胚根和胚芽线粒体 H_2O_2 含量变化

Fig. 9 Changes of H_2O_2 content in radicle and plumule mitochondria of *Bothriochloa ischaemum* under alkaline salt stress

3 讨论

碱性盐浓度升高会导致植物体内 ROS 含量增加, 并引发氧化应激与膜脂过氧化, 进而导致细胞损伤乃至程序性死亡^[5]。在本试验中, 白羊草胚根和胚芽线粒体 H_2O_2 和 MDA 含量随 Na^+ 浓度的增加而增加 (图 10), 这可能是碱性盐胁迫诱导线粒体中积累过量 ROS, 打破了其与内部抗氧化系统的自我平衡而引发了膜脂过氧化反应^[30], 这与我们前期研究白羊草幼苗线粒体响应中性盐胁迫时发现相似^[12], 表明植物在应对碱性盐胁迫时均可引起 ROS 介导的氧化应激反应, 造成细胞内膜系统的功能损伤^[31]。

胚根是植物种子的关键器官之一, 在种子萌发和幼苗建成阶段可通过调控 AsA-GSH 循环来维持其在逆境下线粒体 ROS 稳态, 避免过量积累 ROS 而造成脂质过氧化损伤^[32]。在本试验中, 白羊草胚根线粒体中 SOD, CAT, GPX 和 MDHAR 活性均随 Na^+ 浓度的增加呈上升趋势 ($P < 0.05$) (图 10), 这可能是碱性盐胁迫引起了线粒体内呼吸电子传递链紊乱, 致使其产生了大量超氧阴离子, 进而促进了其 SOD 活性的增强, 以催化不断产生的超氧阴离子转变为 H_2O_2 , 而 H_2O_2 的增加又进一步促进了其 CAT, GPX 和 MDHAR 活性的升高, 从而维持其线

粒体内 ROS 积累的动态平衡^[12]。然而, 随 Na^+ 浓度的增加, 白羊草胚根线粒体中 GST, APX 和 GR 活性均呈显著下降 ($P < 0.05$) (图 10), 这可能是碱性盐胁迫提高了 MDHAR 和 GPX 活性, 使单脱氢抗坏血酸 (Monodehydroascorbate, MDHA) 大量歧化并抑制了 MDHA 氧化为脱氢抗坏血酸的过程, 同时也抑制了其 GR 活性, 致使大量 GSH 被消耗, 因而造成了其 GST 反应的底物不足^[6], 从而影响了 AsA-GSH 循环抗氧化能力, 这与刘昊臻等^[32]研究结论相似。

胚芽是种子萌发后能量代谢和生长发育的关键器官, 其线粒体需同时满足供能与抵御 ROS 损伤的双重需求^[33]。研究发现, 白羊草幼苗线粒体在 NaCl 和 Na_2SO_4 胁迫下主要依赖关键酶 SOD, CAT 和 GPX 的抗氧化作用来维持其 ROS 动态平衡^[12]。在本试验中, 白羊草胚芽线粒体中 SOD, CAT 和 GPX 活性均随 Na^+ 浓度的增加显著上升 ($P < 0.05$) (图 10), 这可能是胚芽线粒体为增强自身抗氧化能力而做出的应急策略, 其 SOD, CAT 和 GPX 活性的升高使 AsA-GSH 循环的运转效率上升, 从而增强了其 ROS 清除能力^[34], 这与李尹琳等^[12]对中性盐 NaCl 和 Na_2SO_4 胁迫下白羊草幼苗线粒体抗氧化性能研究结论相似。然而, 随 Na^+ 浓度的增加, 白羊草胚芽线粒体中 GST, GR 和 MDHAR 活性均显著下降 ($P < 0.05$) (图 10), 这可能是碱性盐胁迫导致了 MDHAR 和 GR 活性下降, 使 AsA 再生能力减弱, 同时也限制了其 GSSG 向 GSH 的转化, 致使其 AsA 和 GSH 的消耗远高于再生, 最终造成了其 GST 反应底物不足, 进而造成了 AsA-GSH 循环抗氧化能力的下降^[8], 这与李红玉等^[14]研究结论相似。

碱性盐胁迫的种类对白羊草胚根和胚芽线粒体 AsA-GSH 循环抗氧化性能的影响存在明显差异。在本试验中, Na^+ 浓度为 $10 \sim 30 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, Na_2CO_3 胁迫下胚芽线粒体内 APX 和 GR 活性显著高于胚根, 而胚根线粒体内 MDHAR 活性显著高于胚芽 ($P < 0.05$); NaHCO_3 胁迫下胚芽线粒体内 APX, GPX, GR 和 MDHAR 活性显著高于胚根, 而胚根线粒体内 SOD, CAT 和 GST 活性显著高于胚芽 ($P < 0.05$), 这种现象可能是 NaHCO_3 和 Na_2CO_3 溶液的理化性质差异造成的^[35], 这与李尹琳等^[12]对中性盐 NaCl 和 Na_2SO_4 胁迫下白羊草幼苗线粒体的抗氧化性能研究发现存在差异, 主要因中性盐胁迫下仅存在 Na^+ 毒害及渗透胁迫作用, 并无碱性盐胁

胁迫下所特有的 pH 调控、离子转运干扰及渗透胁迫增强等理化效应。本试验中,白羊草胚芽线粒体内 APX 活性随 Na^+ 浓度增加呈先升后降趋势,而 MDHAR 活性则下降(图 10),这可能是碱性盐胁迫初期胚芽线粒体可通过提升自身 APX 活性来维持 ROS 稳态,但随着 Na^+ 浓度升高导致 APX 活性无法维持,而 MDHAR 活性下降抑制了 AsA 再生,致使 AsA-GSH 循环抗氧化能力的下降^[32];与白羊草胚芽线粒体相比,白羊草胚根线粒体内 APX 活性随 Na^+ 浓度增加呈下降趋势,而 MDHAR 活性则显著

上升($P < 0.05$)(图 10),可能是碱性盐胁迫虽抑制了线粒体 APX 直接清除 H_2O_2 的能力,但通过增强 MDHAR 活性促进了 AsA 再生,从而提升了 AsA-GSH 循环缓解胁迫损伤的能力^[36],白羊草胚根与胚芽线粒体内 AsA-GSH 循环抗氧化性能变化存在明显差异,可能因为胚根是种子萌发过程中最先突破种皮而接触碱性盐溶液的器官,因而优先产生碱性盐胁迫的不良反应^[12],从而导致白羊草胚根线粒体 AsA-GSH 循环响应碱性盐胁迫的敏感性高于其胚芽。

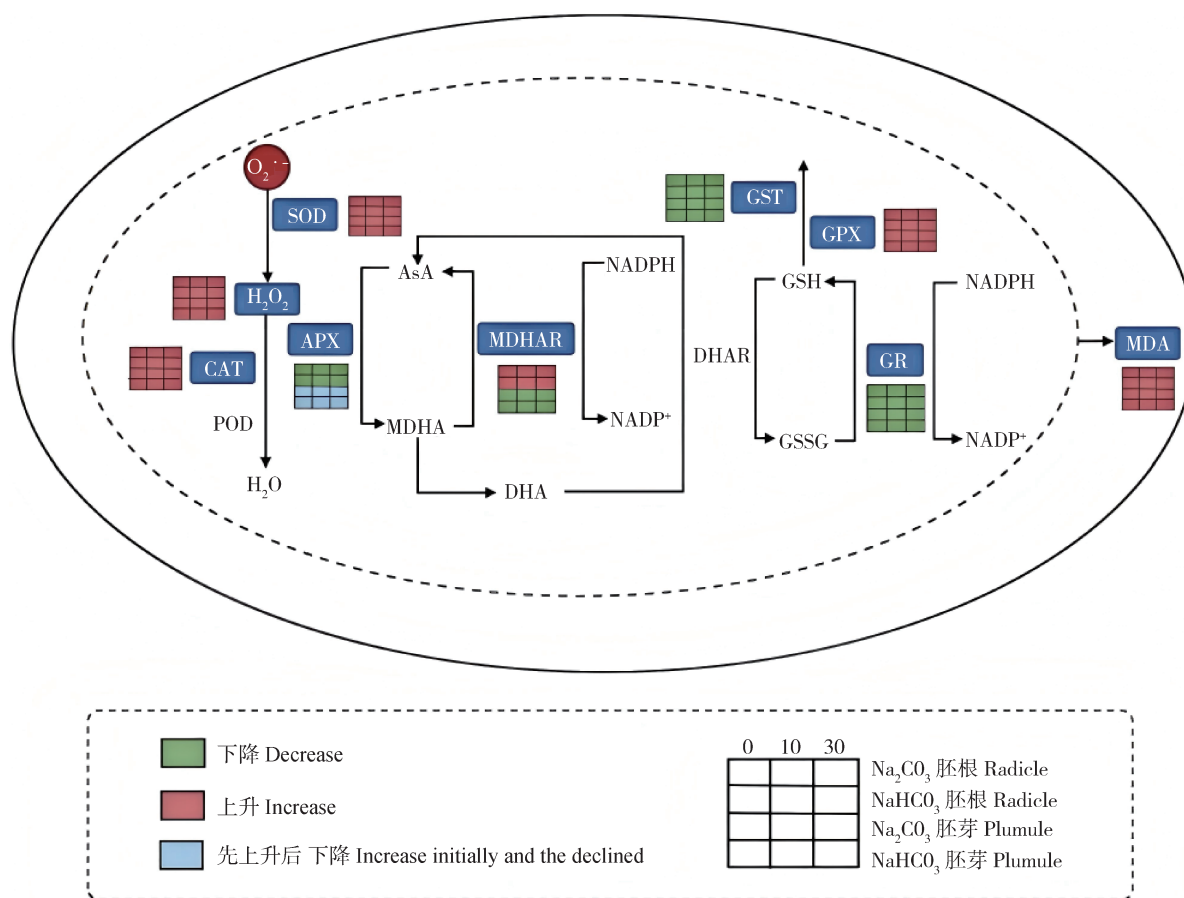


图 10 白羊草胚根和胚芽线粒体 AsA-GSH 循环响应碱性盐胁迫示意图

Fig. 10 Response of mitochondria AsA-GSH cycle in *Bothriochloa ischaemum* radicle and plumule to alkaline salt stress

6 结论

白羊草胚根与胚芽线粒体内 AsA-GSH 循环对碱性盐胁迫的响应存在明显差异,且胚根线粒体的响应敏感性高于胚芽。碱性盐胁迫下,白羊草胚根线粒体 SOD, CAT, GPX 和 MDHAR 活性均升高,而其胚根线粒体 APX, GST 和 GR 活性则均降低,其胚芽线粒体 SOD, CAT 和 GPX 活性也均升高,其胚芽线粒体 APX 活性则先升高后降低,而其胚芽线

粒体 GST, GR 和 MDHAR 活性则均降低。白羊草种胚线粒体主要依赖 SOD, CAT, GPX, MDHAR 及 APX 的活性变化来缓解碱性盐胁迫造成的脂质过氧化损伤。

参考文献

- [1] 包凤轩,陈宁,王楠,等. 基于隶属函数法鉴定抗寒苜蓿种质苗期耐苏打盐碱性[J]. 草地学报, 2024, 32(12): 3827-3835
BAO F X, CHEN N, WANG N, et al. Identification of soda saline-alkali tolerance of cold-resistant alfalfa germplasm at

- seedling stage based on membership function method[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2024, 32(12):3827-3835
- [2] 朱晨晨, 史昆, 何沁坤, 等. ‘中苜一号’紫花苜蓿幼苗对混合盐碱胁迫的响应[J]. *中国草地学报*, 2024, 46(8):1-9
ZHU C C, SHI K, HE Q K, et al. Response of ‘Zhongmu No. 1’ Alfalfa seedlings to mixed saline-alkali stress [J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2024, 46(8):1-9
- [3] CHEN X, FAN Y, NAN H, et al. GhGME31D identified to regulate AsA activation in response to alkali stress from GME gene family implications in cotton [J]. *Environmental Sciences Europe*, 2024, 36(1):191
- [4] 吕艳贞, 姚兴洁, 张昭, 等. 不同品种紫花苜蓿种子萌发期耐碱性评价与关键指标筛选[J]. *草地学报*, 2025, 33(6):1852-1861
LYU Y Z, YAO X J, ZHANG Z, et al. Evaluation of alkali tolerance and key indicators screening during seed germination of different alfalfa cultivars [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2025, 33(6):1852-1861
- [5] 于婵, 张依琳, 李秋莹, 等. 盐碱胁迫对牛至种子萌发和幼苗生理生化特性的影响[J]. *草地学报*, 2024, 32(6):1882-1892
YU C, ZHANG Y L, LI Q Y, et al. Effects of saline-alkali stresses on seed germination and seedling physiological and biochemical characteristics of *Origanum vulgare* [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2024, 32(6):1882-1892
- [6] 王悦娟, 赵延蓉, 魏玉清. 不同温度条件下盐、碱和干旱胁迫对藜麦种子萌发过程的影响[J]. *分子植物育种*, 2025, 23(2):543-553
WANG Y J, ZHAO Y R, WEI Y Q. Effects of salt, alkali and drought stress on seed germination of quinoa under different temperature conditions [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2025, 23(2):543-553
- [7] GUO K W, XU Z S, HUO Y Z, et al. Effects of salt concentration, pH, and their interaction on plant growth, nutrient uptake, and photochemistry of alfalfa (*Medicago sativa*) leaves [J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2020, 15(12):1832373
- [8] 陈奕霖. 盐碱胁迫及AsA引发对白羊草种胚线粒体AsA-GSH循环的影响[D]. 太谷:山西农业大学, 2022:3-62
CHEN Y L. Effects of saline-alkali stress and AsA priming on the AsA-GSH cycle of embryonic mitochondrial in *Bothriochloa ischaemum* [D]. Taiyu: Shanxi Agricultural University, 2022:3-62
- [9] MAURYA A K. Oxidative stress in crop plants [M]//Agro-economic crops. Singapore: Springer Singapore, 2020:349-380
- [10] XIA F S, CHANG H, CHEN L L, et al. Influence of exogenous ascorbic acid and glutathione priming on mitochondrial structural and functional systems to alleviate aging damage in oat seeds [J]. *BMC Plant Biology*, 2020, (1):104
- [11] 李亚萍. 铜胁迫对小麦种子萌发过程中 γ -氨基丁酸代谢的影响[D]. 兰州:西北师范大学, 2023:1-61
LI Y P. Effects of copper stress on Γ -aminobutyric acid metabolism during wheat seed germination [D]. Lanzhou: Northwest Normal University, 2023:1-61
- [12] 李尹琳, 陈奕霖, 夏方山, 等. 盐胁迫对白羊草幼苗线粒体抗氧化性能的影响[J]. *草地学报*, 2024, 32(8):2498-2504
LI Y L, CHEN Y L, XIA F S, et al. Effects of salt stress on mitochondrial antioxidant resistance of *Bothriochloa ischaemum* seedlings [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2024, 32(8):2498-2504
- [13] 张杰敏, 张金成, 李嘉俊, 等. 抗坏血酸引发对盐胁迫下燕麦幼苗线粒体抗氧化性能的影响[J]. *草地学报*, 2025, 33(2):481-488
ZHANG J M, ZHANG J C, LI J J, et al. Effect of ascorbic acid priming on mitochondrial oxidation resistance of oat seedlings under salt stress [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2025, 33(2):481-488
- [14] 李红玉, 王聪聪, 夏方山, 等. 抗坏血酸引发对燕麦老化种子胚细胞抗氧化性能的影响[J]. *草地学报*, 2023, 31(8):2392-2398
LI H Y, WANG C C, XIA F S, et al. Effect of AsA priming on the oxidation resistance of embryonic cells of aged oat seeds [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2023, 31(8):2392-2398
- [15] MI C J, HONG L, SUN S J, et al. Ascorbic acid priming restores the seed vigor by enhancing the mitochondrial AsA-GSH cycle and related gene expression in the aged oat seeds [J]. *Physiologia Plantarum*, 2025, 177(2):e70190
- [16] 赵奥然, 曾佳, 夏方山, 等. 贮藏年限对不同居群白羊草种胚细胞抗氧化特性的影响[J]. *草业科学*, 2024, 41(9):2046-2053
ZHAO A R, ZENG J, XIA F S, et al. Effects of storage years on antioxidant properties of embryonic cells of *Bothriochloa ischaemum* seeds from different population [J]. *Pratacultural Science*, 2024, 41(9):2046-2053
- [17] 李钰莹, 董宽虎, 王若梦, 等. 白羊草ISSR-PCR反应体系的建立与优化[J]. *中国草地学报*, 2012, 34(4):15-20
LI Y Y, DONG K H, WANG R M, et al. Establishment and optimization of ISSR-PCR reaction system for *Bothriochloa ischaemum* [J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2012, 34(4):15-20
- [18] 方志红, 刘建宁, 张燕, 等. 白羊草NAC转录因子家族生物信息学分析[J]. *草地学报*, 2020, 28(5):1266-1274
FANG Z H, LIU J N, ZHANG Y, et al. Bioinformatics analysis of NAC gene family in *Bothriochloa ischaemum* [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2020, 28(5):1266-1274
- [19] QI Q, DONG Y Y, LIANG Y L, et al. Overexpression of SIM-DHAR in transgenic tobacco increased salt stress tolerance involving S-nitrosylation regulation [J]. *Plant Science*, 2020, 299:110609
- [20] LIU Y, LI P, WANG Y X, et al. Quantification of carbon-water dynamics in soil-perennial grass (*Bothriochloa ischaemum*) feedbacks under drought stress following a double isotope-labelled pulse experiment [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2023, 329:109270
- [21] YINING K, SUN H M, XIN X, et al. Mitochondrial damage in the soybean seed axis during imbibition at chilling temperatures [J]. *Plant & Cell Physiology*, 2009, 50(7):1305-1318

- [22] AEBI H. Catalase [M]//Methods of enzymatic analysis. 2nd ed. Academic press, 1974:673-684
- [23] BEYER W F, FRIDOVICH I. Assaying for superoxide dismutase activity: some large consequences of minor changes in conditions[J]. Analytical Biochemistry, 1987, 161(2):559-566
- [24] FIOHÉ L, GÜNZLER W A. Assays of glutathione peroxidase [M]//Methods in enzymology. New York: Academic Press, 1984, 105:114-120
- [25] MADAMANCHI N R, AISCHER R G. Metabolic bases for differences in sensitivity of two pea cultivars to sulfur dioxide [J]. Plant Physiology, 1991, 97(1):88-93
- [26] 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
- [27] NAGALAKSHMI N, PRASAD M N V. Responses of glutathione cycle enzymes and glutathione metabolism to copper stress in *Scenedesmus bijugatus* [J]. Plant Science, 2001, 160(2):291-299
- [28] ARRIGONI O, DIPIERRO S, BORRACCINO G. Ascorbate free radical reductase, a key enzyme of the ascorbic acid system [J]. FEBS Letters, 1981, 125(2):242-244
- [29] BAILLY C, BENAMAR A, CORBINEAU F, et al. Changes in malondialdehyde content and in superoxide dismutase, catalase and glutathione reductase activities in sunflower seeds as related to deterioration during accelerated aging [J]. Physiologia Plantarum, 1996, 97(1):104-110
- [30] DONG L, ZHAO M, HOU K B, et al. Does folcisteine (NATCA) play a role in facilitating seed germination, root development, and elevating root AsA-GSH cycle efficiency under combined copper - cadmium stress in maize?[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2025, 26(22):11220
- [31] 李亚莉, 马瑞, 马彦军, 等. 盐旱胁迫对盐爪爪种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 草地学报, 2023, 31(12):3715-3723
- LI Y L, MA R, MA Y J, et al. Effects of salt and drought stresses on seeds germination and seedlings growth of *Kalidium foliatum* [J]. Acta Agrestia Sinica, 2023, 31(12):3715-3723
- [32] 刘昊臻, 孙守江, 徐淑涵, 等. 苜蓿种子发芽特性和胚根线粒体 AsA-GSH 循环对外源 H_2O_2 的响应 [J]. 草地学报, 2025, 33(10):3155-3164
- LIU H Z, SUN S J, XU S H, et al. Response of germination characteristics and mitochondria AsA-GSH cycle during alfalfa seed germination to exogenous H_2O_2 [J]. Acta Agrestia Sinica, 2025, 33(10):3155-3164
- [33] FAROOQ M A, ZHANG X, ZAFAR M M, et al. Roles of reactive oxygen species and mitochondria in seed germination [J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12:781734
- [34] 刘备, 宋玉梅, 孙铭, 等. 燕麦劣变种子吸胀过程中线粒体 AsA-GSH 循环的生理响应 [J]. 草地学报, 2021, 29(2):211-219
- LIU B, SONG Y M, SUN M, et al. Physiological responses of mitochondrial AsA-GSH cycle to imbibition of deteriorated oat seeds [J]. Acta Agrestia Sinica, 2021, 29(2):211-219
- [35] 刘霁瑶. 黑果枸杞对碱胁迫的适应性研究 [D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2025:1-54
- LIU J Y. Study on adaptability of *Lycium ruthenicum* to alkali stress [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2025:1-54
- [36] 霍庆平. 大麦根、叶协同适应碱胁迫的生理与分子机制 [D]. 通辽:内蒙古民族大学, 2024:3-54
- HUO Q P. Physiological and molecular mechanisms of coordinated adaptation of barley roots and leaves to alkaline stress [D]. Tongliao: Inner Mongolia University for the Nationalities, 2024:3-54

(责任编辑 付 宸)