

网络出版时间:2025-11-17

网络出版地址:https://link.cnki.net/urlid/61.1359.S.20251117.0922.002

5-氨基乙酰丙酸对盐胁迫下小麦种子萌发生长的影响及其生理机制分析

姜雪,张裕梁,倪春阳,董永文,颜磊,赵灿,许轲,王维领,霍中洋

(江苏省粮食作物现代产业技术协同创新中心/扬州大学,江苏扬州 225009)

摘要:5-氨基乙酰丙酸(5-ALA)作为一种新型的植物生长调节剂,在缓解植物非生物胁迫方面广泛应用。为了明确5-ALA浸种处理改善小麦种子耐盐性的适宜浓度及其生理机制,以小麦品种扬麦25为材料,比较分析不同浓度5-ALA(0、5、10、25、50、100 mg·L⁻¹)浸种处理对盐胁迫(100 mmol·L⁻¹氯化钠溶液)下小麦种子萌发生长、物质活化、能量供应、离子与氧化还原稳态等方面的影响。结果表明,5~100 mg·L⁻¹的5-ALA浸种处理显著缩短盐胁迫下小麦种子的平均发芽时间(0.23~0.42 d),明显促进了胚根和胚芽的生长;25 mg·L⁻¹的5-ALA浸种处理提高了小麦种子的吸胀速率及盐胁迫下小麦淀粉酶、6-磷酸果糖激酶、己糖激酶活性,呼吸速率和三磷酸腺苷含量,同时显著降低了小麦种子总淀粉和可溶性总糖含量;5-ALA浸种处理未能缓解盐胁迫下小麦种子Na⁺的过量积累,但有效抑制了盐胁迫引起的K⁺外流;5-ALA浸种处理显著降低了盐胁迫下小麦种子丙二醛的含量。由此可见,5-ALA浸种处理主要通过加速贮藏淀粉降解,维持能量供应水平以及离子和氧化还原稳态,以促进盐胁迫下小麦种子的萌发与生长。

关键词:盐胁迫;5-氨基乙酰丙酸;小麦;种子萌发;生理机制

中图分类号:S512.1;S311

文献标识码:A

文章编号:1009-1041(2026)01-0130-10

Effect of 5-Aminolevulinic Acid on Seed Germination and Growth of Wheat under Salt Stress and Analysis of Its Physiological Mechanism

JIANG Xue, ZHANG Yuliang, NI Chunyang, DONG Yongwen, YAN Lei,

ZHAO Can, XU Ke, WANG Weiling, HUO Zhongyang

(Jiangsu Collaborative Innovation Centre for Modern Industrial Technology of Grain Crops, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009, China)

Abstract: 5-aminolevulinic acid(5-ALA), as a novel plant growth regulator, has been widely applied in alleviating abiotic stress in plants. In this study, a wheat cultivar Yangmai 25 was used as the experimental material to investigate the effects of seed soaking with different concentrations of 5-ALA(0, 5, 10, 25, 50, and 100 mg·L⁻¹) on seed germination, material activation, energy supply, as well as ionic and redox homeostasis under salt stress simulated by 100 mmol·L⁻¹ NaCl solution. The objectives were to identify the optimal concentration of 5-ALA for enhancing salt tolerance in wheat seeds and to elucidate its physiological mechanisms. The results demonstrated that seed soaking with 5-ALA(5–100 mg·L⁻¹) markedly shortened the mean germination time of wheat seeds under salt stress by 0.23–0.42 days and significantly promoted the growth of both radicle and coleoptile. Further analysis revealed that 25 mg·L⁻¹ 5-ALA priming increased wheat swelling rates, as well as the

收稿日期:2025-03-31 修回日期:2025-09-27

基金项目:国家自然科学基金(32301937);扬州市绿扬金凤人才计划资助项目(YZLYJFJH2021YXBS149);江苏高校优势学科建设工程资助项目(PAPD)

第一作者 E-mail:mz120231361@stu.yzu.edu.cn(姜雪)

通讯作者 E-mail:wangwl@yzu.edu.cn(王维领)

activities of amylase, 6-phosphofructokinase, and hexokinase under salt stress, along with enhanced respiration rates and adenosine triphosphate(ATP) content, while significantly reducing starch and soluble sugar contents in wheat. Although 5-ALA priming did not mitigate excessive Na^+ accumulation in wheat under salt stress, it effectively inhibited K^+ loss induced by salt stress. Moreover, 5-ALA priming significantly reduced malondialdehyde(MDA) accumulation in wheat under salt stress. These findings suggest that 5-ALA seed priming promotes wheat seed germination and growth under salt stress by accelerating starch degradation, maintaining energy supply levels, and preserving ionic and redox homeostasis.

Keywords: Salt stress; 5-aminolevulinic acid; Wheat; Seed germination; Physiological mechanism

土壤盐度过高会对植物整个生命周期的生长发育造成严重影响。据统计,与正常耕地相比,盐碱地下作物产量平均降低 50%~80%^[1]。当前全球约有 8 亿 hm^2 的土地受到盐渍化影响,约占世界土地总面积的 6%^[2]。中国约有 0.3 亿 hm^2 盐碱荒地和盐碱障碍耕地,主要分布于西北、东北、华北和沿海地区^[3]。在气候变化、化肥过度施用等因素下,预测到 2050 年,全球盐渍化土壤面积将超过 50%。提高盐碱地作物的生产水平对未来中国乃至全球的粮食安全十分重要。

小麦(*Triticum aestivum* L.)是世界范围内主要种植的粮食作物之一,也是盐碱地主要栽培作物之一,可为人类正常饮食提供近 60% 的蛋白质和能量。然而,盐碱胁迫对小麦种子的萌发以及幼苗的形态建成有显著的负面影响^[4]。由于盐碱土壤中水溶液的水势较低,种子吸收水分相对困难,会延长种子的萌发时间^[5]。在生理上,盐胁迫会显著降低种子内源赤霉素与脱落酸的比例,抑制 α -淀粉酶的活性,减弱胚乳贮藏淀粉的活化能力^[6]。此外,盐胁迫引起的离子紊乱会导致活性氧的过量积累,破坏膜脂、核酸、蛋白质等生物大分子的结构和功能^[7]。因此,提高种子的萌发能力,促进幼苗的形态建成对盐碱地小麦种植高产丰产十分重要。

5-氨基乙酰丙酸(5-ALA)作为植物中天然存在的 α -氨基酮类物质,是叶绿素和亚铁血红素重要的合成前体^[8],对植物抗逆反应具有重要的调节作用^[9-10]。2000 年 Watanabe 等^[11]首次在棉花上报导了 5-ALA 对植物耐盐性的正向调节作用。研究发现,外源 5-ALA 处理可以显著提高盐胁迫下玉米叶片的抗氧化酶活性以及 K^+ 和 Ca^{2+} 含量,缓解盐胁迫引起的氧化损伤和离子失衡^[12]。Wang 等^[13]研究认为,外源 5-ALA 处理能够显著提高盐胁迫下水稻叶片的净光合速率和可溶性糖

含量,同时上调蔗糖合酶等碳代谢关键酶的活性,促进水稻幼苗的生长。本试验设置了不同浓度 5-ALA 浸种处理,分析其对盐胁迫下小麦种子萌发生长的影响及生理机制,以期对盐碱地小麦高产稳产提供参考。

1 材料方法

1.1 材料与处理

供试材料为江苏主推小麦品种扬麦 25。试验处理分两部分:

(1)促进盐胁迫下小麦种子萌发生长的 5-ALA 有效浸种浓度筛选。挑选饱满且大小一致的小麦种子,先用 10% 过氧化氢消毒 10 min,纯水冲洗干净后,分别在浓度为 0、5、10、25、50、100 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 5-ALA (购自上海源叶生物有限公司)溶液中浸种 12 h。种子和溶液的比例为 1:5 (W/V),浸种期间每隔 2 h 进行缓慢搅拌,浸种温度 20 $^{\circ}\text{C}$ 。浸种结束后,将各处理种子分别于铺有双层滤纸的培养皿中培养,每皿均匀摆放 50 粒种子,加入纯净水(正常萌发对照,下文统一简称为水)或等体积的氯化钠溶液(100 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl,盐胁迫处理),于气候培养箱中进行萌发,萌发条件设置为 20 $^{\circ}\text{C}$ 、黑暗、相对湿度 100%。每个处理 3 次重复。

(2)5-ALA 促进盐胁迫下小麦种子萌发生长的生理机制。种子表面消毒、浸种方法及萌发条件均同上。将已消毒的种子分别在水和 25 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 5-ALA 溶液浸种处理。浸种结束后将水和 5-ALA 处理的种子分别等分为两组,其中一组培养于铺有双层滤纸、内加水的培养皿中,另一组培养于铺有双层滤纸、内加 100 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 的培养皿中,共形成 4 个处理:水浸种+水萌发(HC)、水浸种+NaCl 溶液萌发(HS)、5-ALA 浸种+水萌发(AC)和 5-ALA 浸种+NaCl 溶液萌

发(AS)。于萌发第1天(D1)和第2天(D2)采集种子鲜样,经液氮速冻后保存于-80℃冰箱,用于各项生理生化指标的测定。

1.2 测定指标与方法

1.2.1 种子萌发参数

种子萌发标准:胚芽长为种子长度的一半,且胚根长与种子等长^[14]。每天统计各处理的种子发芽数,计算种子平均发芽时间(MGT)和发芽率(GR)。发芽第7天于每培养皿中随机取25粒种子测定根长、芽长,然后将胚根、胚芽和种子分开,于105℃杀青30 min,80℃烘至恒重,称量根重、芽重和种子重。每个处理重复3次。

$$GR = \frac{7 \text{ d 内发芽的种子数}}{\text{供试种子数}} \times 100\%$$

$$MGT = \frac{\sum(n_i \times d_i)}{\sum n_i}$$

式中, n_i 为第*i*天发芽的种子数量, d_i 为第*i*天的编号(如第1天记为1,第2天记为2,依此类推), $\sum n_i$ 为整个观测期内,累计发芽的总种子数。

1.2.2 种子吸胀速率

选取25粒重量相近的种子为一组,种子经表面消毒后分别于水和25 mg·L⁻¹ 5-ALA溶液中进行浸种处理,分别于浸种1、3、6、9、12 h时取出种子,擦干种子表面水分,测定种子鲜重并计算吸胀速率,每处理重复3次。

1.2.3 呼吸速率

在盐胁迫24和48 h时,每处理随机取50粒种子。用移液枪吸取20 mL的0.05 mol·L⁻¹氢氧化钡[Ba(OH)₂]溶液加入250 mL的广口瓶中,将种子放置于网袋并悬于瓶内,放置30 min后,加入3滴酚酞指示剂,用1/44 mol·L⁻¹草酸溶液滴定至红色刚刚消失为止,记录草酸溶液用量 V_1 (mL),同时设置空白对照 V_2 (mL)^[15]。

$$C = (V_2 - V_1) / (W \cdot t)$$

式中, C 为呼吸速率(mg·g⁻¹·h⁻¹), W 为样品质量(g), t 为测定时间(h)。

1.2.4 Na⁺、K⁺离子含量

称取种子干样0.5 g置于消化管中,向消化管中加浓硝酸5 mL、超纯水3 mL,再加入两滴H₂O₂,进行微波消解。冷却后过滤并定容至50 mL,混匀后备用。将分析试液与标准系列溶液进行电感耦合等离子体质谱(ICP-MS)测定^[16]。根据标准曲线计算样品中元素浓度。

1.2.5 总淀粉、可溶性总糖含量及淀粉酶活性

称取种子干样0.05 g测定总淀粉含量,试剂

盒采用北京盒子提供的检测试剂盒(编号为AKSU015C);称取种子鲜样0.1 g,采用苏州科铭生物科技有限公司的检测试剂盒(编号分别为KT-2-Y和DFMB-1-Y)测定可溶性总糖和淀粉酶含量。

1.2.6 糖酵解代谢酶活性和三磷酸腺苷含量

称取种子鲜样0.1 g用于己糖激酶(HK)和6-磷酸果糖激酶(PFK)活性以及三磷酸腺苷(ATP)含量的测定,均使用苏州科铭生物科技有限公司的检测试剂盒(编号分别为HK-2-Y、PFK-2-Y和ATP-1-Y)。

1.2.7 抗氧化系统活性

准确称取种子鲜样0.5 g置于研钵中,加入5 mL提取液(100 mmol·L⁻¹磷酸盐缓冲液,pH7.0,内含20%甘油。0.2 mmol·L⁻¹EDTA,1 mmol·L⁻¹二硫苏糖醇,0.5%聚乙烯吡咯烷酮),于冰上研磨成匀浆,转移至离心管中,4℃下12 000 r·min⁻¹离心10 min,取上清液待测。采用NBT光还原法测定超氧化物歧化酶(SOD)活性^[17];愈创木酚法测定过氧化物酶(POD),紫外光吸收法测定过氧化氢酶(CAT)活性^[18];硫代巴比妥酸法测定丙二醛(MDA)含量^[19]。

1.3 数据处理

使用SPSS 19.0和Graphpad Prism 4.0软件分别进行单因素方差分析和制图。

2 结果分析

2.1 5-ALA浸种处理对NaCl处理下小麦种子萌发生长的影响

在正常(水浸种)萌发条件下,除100 mg·L⁻¹ 5-ALA浸种处理明显降低了小麦种子的发芽率外,其他浓度浸种处理(5~50 mg·L⁻¹)均有效促进小麦种子的萌发(图1A),使平均发芽时间缩短0.14~0.23 d(图1C),其中最佳浸种浓度为25 mg·L⁻¹。与水萌发条件相比,盐胁迫(100 mmol·L⁻¹ NaCl)处理延迟了小麦种子的萌发,但对最终发芽率没有影响。

与水浸种处理相比,盐胁迫下5-ALA浸种处理明显提高萌发第3天小麦种子的发芽率(图1B),平均发芽时间缩短0.23~0.42 d(图1C)。其中,50 mg·L⁻¹ 5-ALA浸种处理的种子在盐胁迫下的平均发芽时间最短,但与25和100 mg·L⁻¹ 5-ALA浸种处理差异不显著。

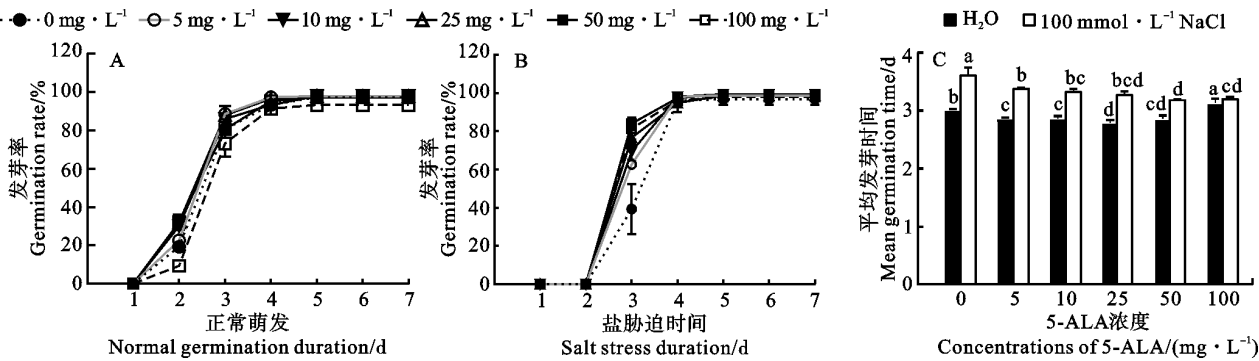


图 1 5-ALA 浸种处理后正常和 NaCl 胁迫条件下小麦种子的发芽率和平均发芽时间
Different letters above the columns indicate significant difference among different concentration treatments at 0.05 level.

图 1 5-ALA 浸种处理后正常和 NaCl 胁迫条件下小麦种子的发芽率和平均发芽时间
Fig.1 Germination rate and time of wheat seeds subjected to concentrations of 5-ALA seed soaking under normal and NaCl stress conditions

表 1 5-ALA 浸种处理对正常和 NaCl 胁迫条件下小麦幼苗形态建成的影响

Table 1 Effects of 5-ALA seed soaking treatment on morphogenesis of wheat seedlings under normal and NaCl stress conditions							
萌发条件 Germination condition	5-ALA 浓度 5-ALA concentration/ (mg · L ⁻¹)	长度 Length/cm		干重 Dry weight/mg			种子 Seed
		胚芽 Coleoptile	胚根 Radicle	胚芽 Coleoptile	胚根 Radicle		
正常萌发 Normal germination	0	6.15±0.23ab	6.23±0.25b	7.39±0.24c	3.84±0.27c		21.98±0.21a
	5	6.11±0.11ab	6.91±0.44a	7.60±0.16bc	4.07±0.05bc		21.66±0.66a
	10	6.15±0.37ab	6.65±0.20ab	7.98±0.23b	4.48±0.30abc		21.16±0.66a
	25	6.14±0.32ab	6.78±0.39ab	8.49±0.17a	4.70±0.29ab		21.36±0.84a
	50	6.38±0.15a	6.92±0.15a	8.61±0.30a	4.89±0.24a		21.02±0.20a
	100	5.78±0.27b	6.47±0.16ab	8.47±0.32a	4.69±0.52a		21.53±0.37a
NaCl 胁迫 NaCl stress	0	2.77±0.34c	2.08±0.49d	4.11±0.19d	3.13±0.21c		25.25±0.24a
	5	3.24±0.10b	2.69±0.26c	4.55±0.31c	3.24±0.09c		24.06±0.35b
	10	3.42±0.05b	3.11±0.22bc	5.74±0.30b	3.44±0.07b		22.55±0.26c
	25	4.41±0.05a	3.58±0.08ab	6.69±0.05a	3.68±0.06a		21.16±0.03d
	50	4.54±0.05a	3.61±0.06a	6.78±0.02a	3.74±0.06a		21.07±0.13d
	100	4.34±0.01a	3.52±0.16ab	6.58±0.08a	3.62±0.03ab		21.41±0.41d

同列数值后不同小写字母表示相同萌发条件下不同浓度处理间在 0.05 水平差异显著。
Different letters indicate significant differences among different concentration treatments under a same germination condition at 0.05 level.

由表 1 可知,在正常(水)萌发条件下,5-ALA 浸种处理对小麦种子的干重无显著影响,但整体上提高了胚根长以及胚芽和胚根的干重,增幅分别为 3.85%~11.08%、2.84%~16.51%和 5.98%~27.34%。与正常(水)萌发相比,盐胁迫降低了种子胚芽长、胚根长、胚芽重及根重,而不同浓度 5-ALA 浸种处理可不同程度提高盐胁迫下小麦种子胚芽长、胚根长、胚芽重和胚根重,其中增幅最为明显的浸种处理为 50 mg · L⁻¹ 5-ALA,其与 25 和 100 mg · L⁻¹ 的 5-ALA 浸种处理差异不显著。基于以上结果,对 25 mg · L⁻¹ 5-ALA 的浸种处理促进盐胁迫下小麦种子萌发的生理机制进行分析。

2.2 5-ALA 浸种处理对小麦种子吸胀过程的影响

由图 2 可知,无论是在水还是 25 mg · L⁻¹ 5-ALA 浸种处理下,随着浸种时间的延长,小麦种子鲜重均呈现升高的趋势,浸种初期种子鲜重增幅较大,后期增幅减小。在浸种 0~6 h 内,水和 5-ALA 浸种处理小麦种子的鲜重变化无明显差异;而在 6~12 h 5-ALA 处理种子鲜重增幅较大,在 9~12 h 时差异显著。这说明 5-ALA 浸种处理加速了小麦种子的吸胀过程。

2.3 5-ALA 浸种处理对盐胁迫下小麦淀粉活化的影响

淀粉是小麦种子内重要的贮藏物质,其分解代谢可为种子萌发生长提供能量和中间产物^[20]。

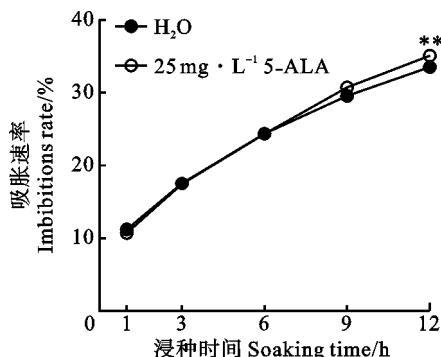
由图 3A、图 3B 可知,正常萌发(HC 处理)条件下 D2 时小麦总淀粉含量较 D1 时明显降低,可溶性总糖含量有所上升。与 HC 处理相比,正常萌发条件下 5-ALA 浸种处理(AC)显著降低了总淀粉含量,D1 和 D2 时降幅分别为 21.74%和 6.15%。与 HC 处理相比,AC 处理显著提高了 D1 时可溶性总糖含量(45.49%),但 D2 时显著降低了可溶性总糖含量(15.04%)。与 HC 处理相比,盐胁迫处理(HS)在 D1 时显著降低了总淀粉含量,增

加了可溶性总糖含量,而在 D2 时总淀粉和可溶性总糖含量均显著升高。盐胁迫下,5-ALA 浸种处理(AS)相较于水浸种处理(HS)在 D1 时具有较高的总淀粉含量(8.23%),而使可溶性总糖含量显著下降(27.81%),但在 D2 时使总淀粉和可溶性总糖含量均显著降低(13.93%和 37.03%)。

由图 3C、图 3D 可知,HC 处理下 α -淀粉酶活性在 D2 时较 D1 时明显升高,而 β -淀粉酶活性变化不大。相较于 HC 处理,HS 处理在 D1 时显著提高 α -淀粉酶活性,对 β -淀粉酶活性无明显影响;在 D2 时显著降低 α -淀粉酶活性,但使 β -淀粉酶活性有所升高。与 HS 处理相比,除对 D2 时 β -淀粉酶活性无显著影响外,AS 处理显著提高了 α -淀粉酶和 β -淀粉酶的活性。在 D1 时 AC 处理相较于 HC 处理对 α -淀粉酶和 β -淀粉酶活性有明显的正向调控作用,而在 D2 时,AC 处理对两种淀粉酶活性无显著影响。

2.4 5-ALA 浸种对盐胁迫下小麦呼吸代谢的影响

由图 4 可知,正常萌发条件下,小麦的呼吸速率和 ATP 含量在 D2 时较 D1 时上升。盐胁迫处理提高了小麦的呼吸速率和 ATP 含量。与 HC 处理相比,HS 处理下小麦的呼吸速率、ATP 含量在

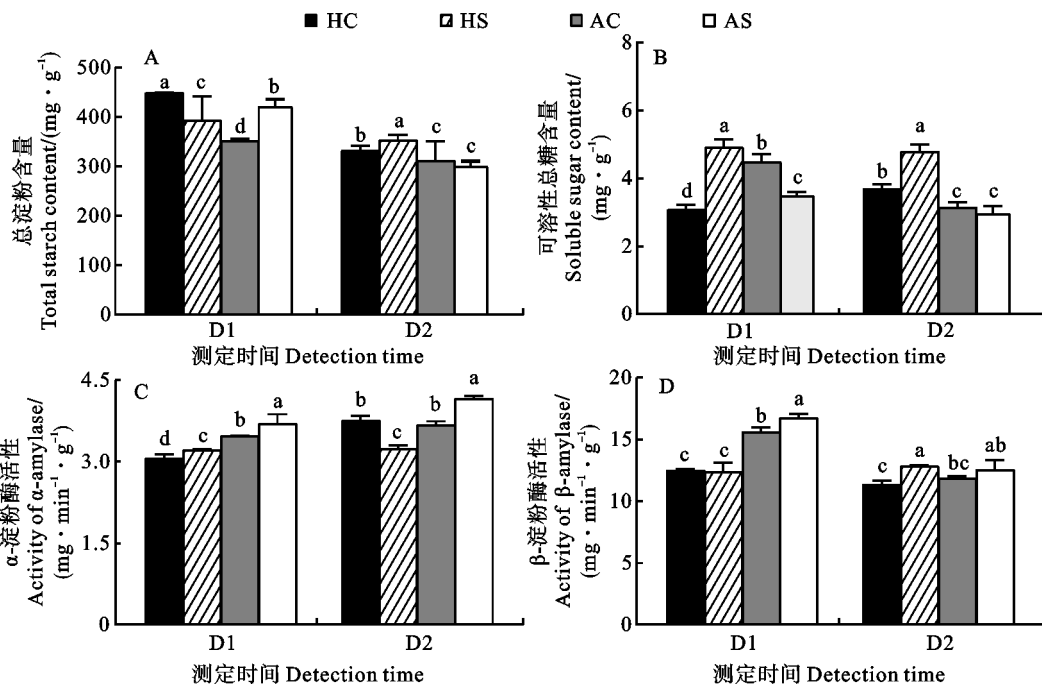


** 表示与对照(H₂O)在 0.01 水平上差异显著。

** indicate significant difference from the control(H₂O) at 0.01 level.

图 2 5-ALA 浸种处理对小麦种子吸胀速率的影响

Fig. 2 Effects of 5-ALA seed soaking treatment on the swelling rate of wheat seeds



HC: 水浸种+水萌发; HS: 水浸种+NaCl 溶液萌发;; AC: 5-ALA 浸种+水萌发; AS: 5-ALA 浸种+NaCl 溶液萌发。D1: 萌发第 1 天;D2: 萌发第 2 天。不同小写字母表示处理间在 0.05 水平差异显著。下同。

HC: Water soaking + water germination; HS: Water soaking + NaCl solution germination; AC: 5-ALA soaking + water germination; AS: 5-ALA soaking + NaCl solution germination. D1: The first day after germination; D2: The second day after germination. Different letters indicate significant differences between the treatments at 0.05 level. The same in figures 4–6.

图 3 25 mg · L⁻¹ 5-ALA 浸种处理对盐胁迫下小麦总淀粉和可溶性总糖含量以及淀粉酶活性的影响

Fig. 3 Effect of 25 mg · L⁻¹ 5-ALA seed soaking treatment on total starch content, soluble sugar content and amylase activity of wheat under NaCl stress

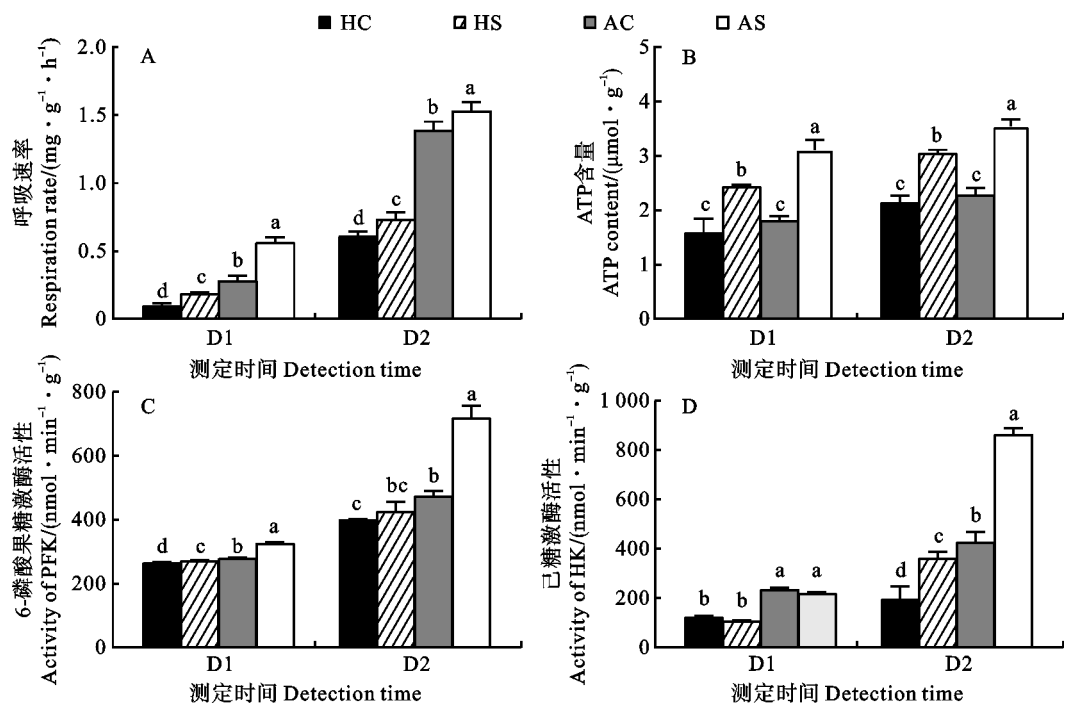


图 4 25 mg · L⁻¹ 5-ALA 浸种处理对盐胁迫下小麦呼吸代谢的影响

Fig. 4 Effects of 25 mg · L⁻¹ 5-ALA seed soaking treatment on respiratory metabolism of wheat under NaCl stress

D1 和 D2 时分别提高了 99.22%、20.54%和 53.29%、42.35%。与水浸种处理相比,经过 5-ALA 处理的小麦在水和盐萌发条件下均具有较高的呼吸速率和 ATP 含量,其中在盐萌发下的增幅相对较大,在 D1 和 D2 时分别为 206.44%、108.95%和 28.43%、16.60%。

PFK 和 HK 是糖酵解途径中的关键酶,在调节糖酵解速率方面具有重要作用。由图 4 可知,正常条件下小麦 PFK 和 HK 活性均随萌发时间的延长而增加。与 HC 处理相比,HS 处理在 D1 时显著提高了 PFK 的活性,但对 HK 的活性无显著影响;在 D2 时,HS 处理具有较高的 HK 和 PFK 活性,增幅分别为 85.89%和 6.58%。在水萌发条件下,5-ALA 浸种处理显著提高了小麦 PFK 和 HK 的活性。在盐胁迫萌发条件下,经过 5-ALA 浸种处理的小麦相较于水浸种处理具有较高的 HK 和 PFK 活性,尤其在 D2 时差异较大,增幅分别为 138.69%和 68.83%。

2.5 5-ALA 浸种处理对盐胁迫下小麦 Na⁺、K⁺ 含量的影响

正常萌发条件下,小麦 Na⁺ 含量无明显变化,而 K⁺ 含量在 D2 时较 D1 时有所下降(图 5)。与 HC 处理相比,盐胁迫(HS)处理显著增加小麦中 Na⁺ 含量,且 D2 时较 D1 时使其大幅上升,在

D1 和 D2 时的增幅分别为 295.95%和 485.91%。盐胁迫处理降低了小麦 K⁺ 含量,在 D2 时较 D1 时影响显著。与 HC 处理相比,AC 处理在 D1 时对小麦中 Na⁺ 和 K⁺ 含量无显著影响,但在 D2 时使其显著降低。与水浸种处理相比,盐胁迫下经过 5-ALA 浸种处理在 D1 时小麦 Na⁺ 和 K⁺ 含量无显著变化,但在 D2 时 Na⁺ 和 K⁺ 含量提高,增幅分别为 4.24%和 13.39%。

2.6 5-ALA 浸种对盐胁迫下小麦抗氧化能力的影响

丙二醛(MDA)是脂膜过氧化的产物,是逆境胁迫下反应膜脂过氧化程度的重要指标。正常萌发条件下,小麦 MDA 含量在 D1 与 D2 时无显著变化(图 6)。与空白对照(HC 处理)相比,盐胁迫(HS)处理提高了小麦 MDA 含量,于 D2 时与 HC 处理差异达显著水平,增幅为 48.08%,说明盐胁迫对小麦造成了一定程度的氧化损伤。与水浸种处理相比,正常萌发条件下 5-ALA 浸种处理显著降低小麦 D1 和 D2 时的 MDA 含量,而在盐胁迫萌发条件下仅在 D2 时显著降低 MDA 含量,降幅为 32.90%。

超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)是植物体内重要的抗氧化保护酶,对逆境胁迫下维持细胞氧化还原稳态具有重要

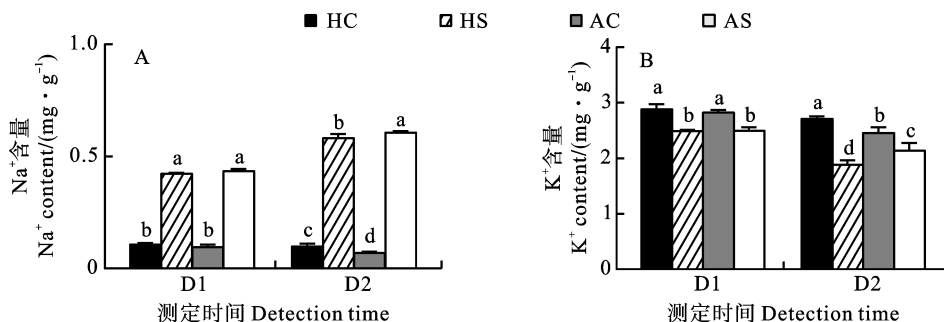


图 5 25 mg · L⁻¹ 5-ALA 浸种对 NaCl 处理下小麦萌发过程中 Na⁺、K⁺ 含量的影响

Fig. 5 Effects of 25 mg · L⁻¹ 5-ALA seed soaking treatment on Na⁺ and K⁺ contents in wheat during germination under NaCl stress

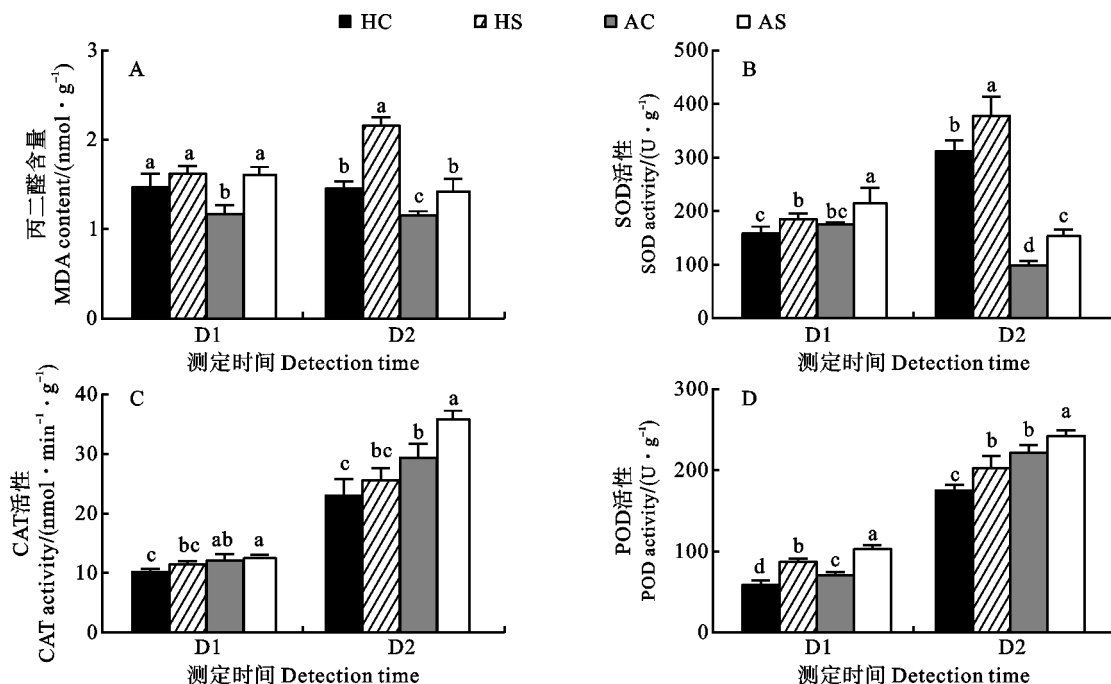


图 6 25 mg · L⁻¹ 5-ALA 浸种对 NaCl 处理下小麦萌发过程中丙二醛含量和抗氧化酶活性的影响

Fig. 6 Effects of 25 mg · L⁻¹ 5-ALA seed soaking treatment on the content of MDA and the activities of antioxidant enzymes in wheat during germination under NaCl stress

作用。在正常条件下,小麦 SOD、CAT 和 POD 活性均在 D2 时较 D1 时大幅升高,尤其是 POD 的活性,D2 时较 D1 时增幅为 199.79%。与 HC 处理相比,HS 处理下小麦 SOD 和 POD 活性显著升高,在 D1、D2 时的增幅分别为 17.24%、20.96% 和 48.74%、15.36%,CAT 活性在 D1 和 D2 时也有所升高,但未达显著水平。与水浸种处理相比,盐胁迫下 5-ALA 浸种处理在 D1 时显著提高小麦 SOD 活性,但在 D2 时却大幅抑制其活性;而 5-ALA 处理对 POD 和 CAT 活性的影响在 D1 和 D2 时均呈现为正向调控作用,增幅分别为 19.77% 和 41.24%。

3 讨论

研究表明,5-ALA 对植物生长发育以及抗逆性的调控具有一定的浓度效应^[21-22]。在本研究中,除 100 mg · L⁻¹ 的浸种浓度降低了小麦种子的萌发,5~50 mg · L⁻¹ 的 5-ALA 溶液浸种明显提高了正常(水溶液)萌发条件下小麦种子的发芽率;而在盐胁迫条件下,5~100 mg · L⁻¹ 的 5-ALA 溶液浸种处理均显著提高了小麦种子的平均发芽时间,促进了小麦幼苗的形态建成,其中 50 mg · L⁻¹ 的作用浓度最为有效。以上结果表明,小麦种子安全浸种的 5-ALA 的浓度应不超过 50 mg · L⁻¹。这与葛猜猜等^[23]发现 50 mg · L⁻¹

是 5-ALA 处理提高小麦植株耐渍性的最佳浸种浓度的结果相一致。从促进盐胁迫下胚根和胚芽生长的角度分析,在本研究中处理效果最佳的 5-ALA 浸种浓度为 $50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$,但其效果与 25 和 $100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理差异不显著。鉴于 25~100 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的浸种浓度处理对盐胁迫下小麦种子萌发生长的调控效应无显著差异,综合药剂成本、浓度安全等方面的考虑,25 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 5-ALA 的浸种浓度在生产上更具应用潜力。

小麦种子的萌发过程可分为 3 个阶段:吸水膨胀、物质活化和形态建成^[24]。小麦种子的吸水膨胀过程通常在播种后 12 h 内完成,在此阶段种子鲜重会明显升高^[25]。本研究发现,5-ALA 浸种 9~12 h 期间小麦种子的鲜重增幅显著高于水浸种处理,说明 5-ALA 浸种处理加速了小麦种子的吸胀过程。研究表明,5-ALA 能上调质膜水通道蛋白基因的表达,提高种皮的通透性,促进种子吸水,从而改善种子出苗率低和出苗不均一的现象^[26]。水分更快地进入种子有利于种子酶系统的激活,增强呼吸作用,可为种子萌发提供能量和物质^[27]。因此,5-ALA 浸种处理可以更快地激活酶活性,进而加速贮藏物质的活化,促进盐胁迫下种子的快速萌发。

胚乳内贮藏的淀粉是种子完成萌发出苗的物质保障,其能否被活化利用对逆境胁迫下种子的萌发生长有重要作用^[28]。本研究结果显示,在 D1 时 HS 处理小麦总淀粉含量显著低于 HC 处理,同时伴随着 α -淀粉酶活性和可溶性总糖含量的显著升高(图 3B 和图 3C),说明盐胁迫初期小麦淀粉的分解速度有所提高。可溶性糖是植物中十分重要的渗透调节物质^[29]。研究表明,植物常通过积累可溶性糖以缓解盐胁迫引起的渗透伤害^[30]。因此,加速淀粉降解,促进可溶性积累,可能是小麦种子响应盐胁迫的应激反应。进一步分析发现,HC 处理下从 D1 到 D2 时小麦总淀粉含量明显下降,降幅为 26.02%,而 HS 处理下降幅仅为 10.20%,说明随着盐胁迫的持续小麦内淀粉的降解被显著抑制,这与 D2 时 HS 处理的 α -淀粉酶活性显著低于 HC 处理的结果相吻合。与 HS 处理相比,AS 处理在 D1 时具有较高的总淀粉含量,而在 D2 时显著降低总淀粉含量,说明 5-ALA 浸种处理缓解了小麦对盐胁迫的应激反应,并促进了持续盐胁迫下小麦贮藏淀粉的分解利用,为小麦萌发生长提供了代谢底物和能量。

虽然 AS 处理相较于 HS 处理显著促进了小麦贮藏淀粉的降解,但并没有促进小麦可溶性总糖的积累,反而大幅降低了可溶性总糖的含量。这可能与 AS 处理较 HS 处理具有较高的呼吸速率有关。AS 处理较高的呼吸速率加速了可溶性糖的降解,具体体现在较高的 6-磷酸果糖激酶和己糖激酶活性以及 ATP 水平,这可为盐胁迫下小麦的生长提供能量和中间物质^[31-33]。该结果与 Fu 等^[34]发现 5-ALA 可增加垂穗披碱草种子呼吸速率并在逆境条件下为种子发芽提供更多能量的结论一致。除渗透伤害外,细胞 Na^+ 过量积累引起的离子紊乱也是盐胁迫抑制植物生长的重要原因^[35]。盐胁迫(NaCl)会引起细胞质膜去极化,诱导 K^+ 外流通道打开,导致 K^+ 损失^[36-37]。因此,细胞 Na^+ 、 K^+ 含量常用于植物耐盐性的评价。在本研究中,盐胁迫大幅度提高小麦中 Na^+ 的含量,同时使 K^+ 含量的显著降低。然而,在 D2 时,AS 处理较 HS 处理显著增加小麦 Na^+ 的含量,该结果可能与盐胁迫下 AS 处理促进小麦萌发生长,导致小麦吸收了更多的 Na^+ 有关。尽管盐胁迫下(D2 时)AS 处理小麦较 HS 处理积累了较多的 Na^+ ,但 AS 处理的小麦却具有较高的 K^+ 含量,说明 5-ALA 处理显著缓解了因 Na^+ 过量积累引起的 K^+ 外流,较好地维持了细胞内离子平衡。研究表明,外源 5-ALA 可调节盐胁迫下 Na^+ 转运蛋白(如 SOS1、NHX1 等)基因的表达水平,影响 Na^+ 的运输与分配,进而减轻盐胁迫对细胞结构的损害^[38-39]。由此推测,5-ALA 可能通过减轻氧化胁迫对细胞膜和离子通道的损伤,间接抑制了 K^+ 外流。

盐胁迫会引起种子活性氧(ROS)过量积累,进而导致氧化损伤,抑制种子萌发和幼苗生长^[40]。本研究中,盐胁迫处理显著提高小麦 MDA 含量,说明盐胁迫引起了一定的过氧化损伤,这与前人的研究结果相一致。与水浸种相比,在盐胁迫下 5-ALA 浸种处理小麦的 MDA 含量显著降低,说明 5-ALA 浸种处理有效缓解了盐胁迫引起的氧化损伤。El-Esawi 等^[41]在大麦上的研究发现,5-ALA 可以显著提高盐胁迫下 POD、CAT 等抗氧化酶的活性,维持植物细胞的氧化还原稳态,减轻氧化伤害。在本研究中,与水浸种相比,5-ALA 浸种处理在盐胁迫下显著提高了 CAT 和 POD 的活性。研究发现,5-ALA 是血红素的前体,而亚铁血红素是 CAT 和 POD 的必要

辅基^[42-43]。本研究结果再次表明,5-ALA 对植物 CAT 和 POD 活性有显著的正向调控作用。CAT 和 POD 活性与植物抗盐性呈显著正相关,其活性的变化在一定程度上能反映植株抗盐性的强弱^[44]。由此可见,5-ALA 主要通过提高 CAT 和 POD 的活性以缓解盐胁迫引起的氧化损伤。

外源 5-ALA 浸种处理有效促进了盐胁迫下小麦的萌发以及幼苗的形态建成,但最高浓度不宜超过 $50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 。进一步的分析发现,5-ALA 浸种处理促进了盐胁迫下小麦贮藏淀粉的降解,提高了呼吸速率和 ATP 含量,为其萌发和幼苗生长提供了能量和物质保障。5-ALA 浸种处理抑制了 K^+ 的外流,同时显著提高了小麦 POD 和 CAT 的活性,有效缓解了盐胁迫引起的离子紊乱和氧化损伤。由此可见,促进淀粉降解、提高能量供应水平以及维持氧化还原和离子稳态是 5-ALA 浸种处理提高盐胁迫下小麦萌发生长的重要生理机制。

参考文献:

- [1] PORCEL R, AROCA R, RUIZ-LOZANO J M. Salinity stress alleviation using arbuscular mycorrhizal fungi: A review [J]. *Agronomy for Sustainable Development*, 2012, 32(1): 181.
- [2] LI J G, PU L J, HAN M F, *et al.* Soil salinization research in China: Advances and prospects [J]. *Journal of Geographical Sciences*, 2014, 24(5): 943.
- [3] 刘小京, 郭凯, 封晓辉, 等. 农业高效利用盐碱地资源探讨 [J]. 中国生态农业学报(中英文), 2023, 31(3): 345.
LIU X J, GUO K, FENG X H, *et al.* Discussion on the agricultural efficient utilization of saline-alkali land resources [J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2023, 31(3): 345.
- [4] 陈家婷, 白欣, 谷雨杰, 等. 小麦芽期和苗期耐盐鉴定方法的适用性评价 [J]. 作物学报, 2024, 50(5): 1193.
CHEN J T, BAI X, GU Y J, *et al.* Applicability evaluation of screen methods to identify salt tolerance in wheat at germination and seedling stages [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2024, 50(5): 1193.
- [5] 朱建峰, 杨秀艳, 武海雯, 等. 植物种子萌发期耐盐碱性提高技术研究进展 [J]. 生物技术通报, 2020, 36(2): 158.
ZHU J F, YANG X Y, WU H W, *et al.* Research advances in salt and alkali tolerance improvement technology at the seed germination stage [J]. *Biotechnology Bulletin*, 2020, 36(2): 158.
- [6] KIM S G, PARK C M. Gibberellic acid-mediated salt signaling in seed germination [J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2008, 3(10): 877.
- [7] DUMANOVIC J, NEPOVIMOVA E, NATIC M, *et al.* The significance of reactive oxygen species and antioxidant defense system in plants: A concise overview [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 552969.
- [8] WU Y, LIAO W B, DAWUDA M M, *et al.* 5-Aminolevulinic acid(ALA) biosynthetic and metabolic pathways and its role in higher plants: A review [J]. *Plant Growth Regulation*, 2019, 87(2): 357.
- [9] SASAKI K, WATANABE M, TANAKA T, *et al.* Biosynthesis, biotechnological production and applications of 5-aminolevulinic acid [J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2002, 58(1): 23.
- [10] AGRAWAL S, KARCHER D, RUF S, *et al.* The functions of chloroplast glutamyl-tRNA in translation and tetrapyrrole biosynthesis [J]. *Plant Physiology*, 2020, 183(1): 263.
- [11] WATANABE K, TANAKA T, HOTTA Y, *et al.* Improving salt tolerance of cotton seedlings with 5-aminolevulinic acid [J]. *Plant Growth Regulation*, 2000, 32(1): 97.
- [12] KAYA C, ASHRAF M. Nitric oxide is required for aminolevulinic acid-induced salt tolerance by lowering oxidative stress in maize (*Zea mays*) [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2021, 40(2): 617.
- [13] WANG Y X, TAN C L, LI Y H, *et al.* 5-ALA, DTA-6, and nitrogen mitigate NaCl stress by promoting photosynthesis and carbon metabolism in rice seedlings [J]. *Metabolites*, 2024, 14(3): 142.
- [14] 周源, 都娇娇, 马双龙, 等. 微塑料溶解性有机质对小麦种子萌发和幼苗生长的影响 [J]. 环境化学, 2025, 44(4): 1506.
ZHOU Y, DU J J, MA S L, *et al.* Effects of micro plastic dissolved organic matter on seed germination and seedling growth of wheat [J]. *Environmental Chemistry*, 2025, 44(4): 1506.
- [15] 王学奎, 黄见良. 植物生理生化实验原理与技术 [M]. 3 版. 北京: 高等教育出版社, 2015: 182.
WANG X K, HUANG J L. Principles and techniques of plant physiological biochemical experiment [M]. 3rd ed. Beijing: Higher Education Press, 2015: 182.
- [16] 许更文. 灌溉方式与施氮量对水稻产量影响的互作效应及其生理基础 [D]. 扬州: 扬州大学, 2017: 18.
XU G W. Interaction between irrigation regimes and nitrogen rates on grain yield [D]. Yangzhou: Yangzhou University, 2017: 18.
- [17] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 164.
LI H S. Principles and techniques of plant physiological biochemical experiment [M]. Beijing: Higher Education Press, 2000: 164.
- [18] ORENSTEIN W A, HEYMANN D L, ELLIS R J, *et al.* Prophylaxis of Varicella in high-risk children: Dose-response effect of zoster immune globulin [J]. *The Journal of Pediatrics*, 1981, 98(3): 368.
- [19] HODGES D M, DELONG J M, FORNEY C F, *et al.* Improving the thiobarbituric acid-reactive-substances assay for estimating lipid peroxidation in plant tissues containing anthocyanin and other interfering compounds [J]. *Planta*, 1999, 207(4): 604.
- [20] LI J P, ZHAO C, ZHANG M J, *et al.* Exogenous melatonin

- improves seed germination in *Limonium bicolor* under salt stress [J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2019, 14 (11): 1659705.
- [21] ANWAR A, WANG J, YU X C, *et al.* Substrate application of 5-aminolevulinic acid enhanced low-temperature and weak-light stress tolerance in cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. *Agronomy*, 2020, 10(4): 472.
- [22] SHETEIWY M, SHEN H Q, XU J G, *et al.* Seed polyamines metabolism induced by seed priming with spermidine and 5-aminolevulinic acid for chilling tolerance improvement in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2017, 137: 58.
- [23] 葛猜猜, 吕享华, 申明岳, 等. 外源 5-氨基乙酰丙酸对涝渍胁迫下小麦幼苗生长的影响[J]. *安徽农业科学*, 2024, 52(19): 30.
- GE C C, LÜ X H, SHEN M Y, *et al.* Effect of exogenous 5-ALA on growth of wheat seedling under waterlogging stress [J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2024, 52(19): 30.
- [24] BEWLEY J D. Seed germination and dormancy [J]. *Plant Cell*, 1997, 9(7): 1055.
- [25] MCDONALD JR M B, VERTUCCI C W, ROOS E E. Soybean seed imbibition: Water absorption by seed parts [J]. *Crop Science*, 1988, 28(6): 993.
- [26] 宋占丽, 秦德明, 刁永强, 等. 不同浸种时间对毛叶苕子种子吸胀作用及萌发的影响[J]. *种子科技*, 2021, 39(13): 29.
- SONG Z L, QIN D M, DIAO Y Q, *et al.* Effects of different soaking time on seed imbibition and germination of *Vicia villosa* [J]. *Seed Science and Technology*, 2021, 39(13): 29.
- [27] CAI C Y, HE S S, AN Y Y, *et al.* Exogenous 5-aminolevulinic acid improves strawberry tolerance to osmotic stress and its possible mechanisms [J]. *Physiologia Plantarum*, 2020, 168(4): 948.
- [28] LI J P, ZHAO C, ZHANG M J, *et al.* Exogenous melatonin improves seed germination in *Limonium bicolor* under salt stress [J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2019, 14 (11): 1659705.
- [29] 杨 静. 苦瓜耐低温机制研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2008: 66.
- YANG J. Study on low-temperature tolerant mechanism of bitter melon (*Momordica charantia* L.) [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2008: 66.
- [30] YIN M Q, SONG W J, GUO G Y, *et al.* Starchy degradation is related with radicle emergence during wheat seed germination [J]. *Seed Science and Technology*, 2018, 46(2): 359.
- [31] SINGLA N K, JAIN V, JAIN S, *et al.* Activities of glycolytic enzymes in leaves and roots of contrasting cultivars of sorghum during flooding [J]. *Biologia Plantarum*, 2003, 46 (4): 555.
- [32] 康云艳, 杨 暹, 郭世荣, 等. 24-表油菜素内酯对低氧胁迫下黄瓜幼苗碳水化合物代谢的影响[J]. *中国农业科学*, 2011, 44 (12): 2495.
- KANG Y Y, YANG X, GUO S R, *et al.* Effects of 24-epibrassinolide on carbohydrate metabolism and enhancement of tolerance to root-zone hypoxia in cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2011, 44(12): 2495.
- [33] GUO R, SHI L X, YAN C R, *et al.* Ionic and metabolic responses to neutral salt or alkaline salt stresses in maize (*Zea mays* L.) seedlings [J]. *BMC Plant Biology*, 2017, 17 (1): 41.
- [34] FU J J, SUN Y F, CHU X T, *et al.* Exogenous 5-aminolevulinic acid promotes seed germination in *Elymus nutans* against oxidative damage induced by cold stress [J]. *PLoS One*, 2014, 9(9): e107152.
- [35] WI S G, CHUNG B Y, KIM J H, *et al.* Deposition pattern of hydrogen peroxide in the leaf sheaths of rice under salt stress [J]. *Biologia Plantarum*, 2006, 50(3): 469.
- [36] SHABALA S, SHABALA L, VOLKENBURGH E V. Effect of calcium on root development and root ion fluxes in salinised barley seedlings [J]. *Functional Plant Biology*, 2003, 30 (5): 507.
- [37] CHEN Z, NEWMAN I, ZHOU M, *et al.* Screening plants for salt tolerance by measuring K^+ flux: A case study for barley [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2005, 28(10): 1230.
- [38] 吴雯雯. 5-ALA 通过调控 Na^+ 运输提高草莓耐盐性机制的探究[D]. 南京: 南京农业大学, 2017: 38.
- WU W W. Study on the mechanism of 5-ALA promoting salt tolerance by regulating Na^+ transport in strawberry [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2017: 38.
- [39] HE S S, YANG H, CAO R Q, *et al.* 5-Aminolevulinic acid-induced salt tolerance in strawberry (cv. 'Benihoppe'): Possible role of nitric oxide on interception of salt ions in roots [J]. *Scientia Horticulturae*, 2022, 304: 111294.
- [40] KAYA C, AKRAM N A, ASHRAF M, *et al.* Exogenous application of humic acid mitigates salinity stress in maize (*Zea mays* L.) plants by improving some key physico-biochemical attributes [J]. *Cereal Research Communications*, 2018, 46 (1): 67.
- [41] EL-ESAWI M A, ALARAIDH I A, ALSAHLI A A, *et al.* Genetic variation and alleviation of salinity stress in barley (*Hordeum vulgare* L.) [J]. *Molecules*, 2018, 23(10): 2488.
- [42] POULOS T L, KRAUT J. The stereochemistry of peroxidase catalysis [J]. *The Journal of Biological Chemistry*, 1980, 255(17): 8199.
- [43] HEINEMANN I U, JAHN M, JAHN D. The biochemistry of heme biosynthesis [J]. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 2008, 474(2): 238.
- [44] 张春平, 何 平, 胡世俊, 等. 外源 5-氨基乙酰丙酸对盐胁迫下黄连种子萌发及幼苗生理特性的影响[J]. *中草药*, 2014, 45 (24): 3618.
- ZHANG C P, HE P, HU S J, *et al.* Effect of exogenous 5-aminolevulinic acid on seed germination and seedlings physiological characteristics of *Coptis chinensis* under NaCl stress [J]. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*, 2014, 45(24): 3618.