

引用:薛雯,李娜,王朝平,等. 硫化氢对渗透胁迫下酸枣种子萌发的影响[J]. 现代中医药,2024,44(6):110-115.

硫化氢对渗透胁迫下酸枣种子萌发的影响^{*}

薛雯¹ 李娜¹ 王朝平¹ 樊修和^{1,2,3} 段禧龙¹ 焦红红¹ 于金高^{1,2,3**}

(1. 陕西中医药大学陕西中药资源产业化省部共建协同创新中心,陕西 咸阳 712046;

2. 秦药特色资源研究开发国家重点实验室(培育),陕西 咸阳 712046;

3. 陕西中医药大学陕西省创新药物研究中心,陕西 咸阳 712046)

摘要:目的 探究硫化氢(hydrogen sulfide, H₂S)对渗透胁迫下酸枣种子萌发的影响。方法 用 15% 聚乙二醇 6000(PEG-6000)模拟渗透胁迫,以硫氢化钠(sodium hydrosulfide, NaHS)作为外源 H₂S 供体,探究不同浓度(0.1、0.2、0.4、0.8、1.6 mM)NaHS 溶液对酸枣种子萌发的促进作用。结果 酸枣种子在渗透胁迫条件下其发芽受到显著抑制;在此基础上外源给予不同浓度 NaHS 溶液处理后,发芽指标(发芽率、发芽势、发芽指数、幼苗的胚根长、胚轴长)显著上升、氧化损伤程度[丙二醛(malonic dialdehyde, MDA)含量]显著下降,抗氧化能力[过氧化氢酶(catalase, CAT)活性]显著增强,渗透调节物质[可溶性糖(soluble sugars, SS)、脯氨酸(proline, Pro)]含量显著下降,其中 0.4 mM NaHS 溶液处理后效果最佳。结论 一定浓度外源 H₂S 可通过增加 CAT 活性、调节 SS 和 Pro 的含量从而增强酸枣种子抗渗透胁迫的能力。本研究结果为 H₂S 参与酸枣抗逆性形成相关机制研究提供了一定参考。

关键词:硫化氢;渗透胁迫;酸枣;种子萌发;渗透调节物质

中图分类号:R282 文献标识码:A

文章编号:1672-0571(2024)06-0110-06

DOI:10.13424/j.cnki.mtem.2024.06.019

Effect of Hydrogen Sulfide on the Germination of Jujube Seeds Under Osmotic Stress

XUE Wen¹ LI Na¹ WANG Chaoping¹ FAN Xiuhe^{1,2,3} DUAN Xilong¹
JIAO Honghong¹ YU Jingao^{1,2,3}

(1. Co-construction Collaborative Innovation Center for Chinese Medicine Resources Industrialization by Shaanxi & Education Ministry/State, Shaanxi Xianyang 712083, China; 2. Key Laboratory of Research & Development of Characteristic Qin Medicine Resources(Cultivation), Shaanxi Xianyang 712083, China; 3. Shaanxi University of Chinese Medicine/ Shaanxi Innovative Drug Research Center, Shaanxi University of Chinese Medicine, Shaanxi Xianyang 712083, China)

Abstract: **Objective** To investigate the effect of hydrogen sulfide (H₂S) on the germination of jujube seeds under osmotic stress. **Methods** 15% polyethylene glycol 6000 (PEG-6000) was used to simulate osmotic stress, and sodium hydrosulfide (NaHS) was used as an exogenous H₂S donor to investigate the promoting effect of different concentrations (0.1 mM, 0.2 mM, 0.4 mM, 0.8 mM, 1.6 mM) of NaHS solution on the germination of jujube seeds. **Results** The germination of jujube seeds was significantly inhibited under osmotic stress conditions; On this basis, exogenous treatment with different concentrations of NaHS solution resulted in a significant increase in germination indicators (germination rate, germination potential, germination index, seedling radicle length, hypocotyl length), a significant decrease in oxidative damage [malondialdehyde (MDA) content], a significant enhancement in antioxidant capacity [catalase (CAT)]

^{*} **基金项目:**国家自然科学基金项目(82003964);陕西省科技厅重点研发计划社会发展领域一般项目(2024SF-YBXM-520);陕西省教育厅重点科学研究计划项目(23JY025);陕西省自然科学基金资助项目(2023-JC-QN-0996);陕西中医药大学 2023 年度研究生质量提升工程专项项目(CXSJ202334);陕西高校青年创新团队(2020)

^{**} **通讯作者:**于金高,副教授。E-mail:jingao_yu@sina.cn

activity], and a significant decrease in osmoregulatory substances (soluble sugars, SS, proline, Pro) content. Among them, treatment with 0.4 mM NaHS solution showed the best effect. **Conclusion** A certain concentration of exogenous H₂S can enhance the ability of jujube seeds to resist osmotic stress by increasing CAT activity, regulating SS and Pro content. The results of this study provide some reference for the mechanism of H₂S involvement in the formation of stress resistance in jujube.

Key words:Hydrogen sulfide; Osmotic stress; Wild jujube; Seed germination; Permeation regulating substance

酸枣仁为鼠李科植物酸枣 *Ziziphus jujuba* Mill. var. *spinosa* (Bunge) Hu ex H. F. Chow 的干燥成熟种子。2020 年版《中国药典》记录其性平,味甘、酸,归肝、胆、心经^[1]。具有养心补肝,宁心安神,敛汗,生津等功效,多用于虚烦不眠,惊悸多梦,体虚多汗,津伤口渴。2020 年被列为“秦药”大宗道地中药材。酸枣的果实被誉为“东方睡果”,多生长于陕西、河北、辽宁、河南、山西、山东、甘肃等海拔 1700 m 以下的山区、丘陵或平原、野生山坡、旷野或路旁^[2-4]。2007 年黄璐琦院士提出道地药材形成的“逆境效应”理论,明确提出逆境可以促进道地药材的形成^[5],袁媛等^[6]验证了“逆境效应”,适度的胁迫可以促进黄芩活性成分的积累,提高黄芩药材品质。研究表明,适度的干旱胁迫可促进酸枣叶片中黄酮类代谢产物的合成,但在不同程度的干旱胁迫条件下,黄酮类代谢产物在酸枣抗旱过程中发挥不同的作用,过度的干旱胁迫会对植物造成伤害^[7]。中药材往往生长在复杂的自然环境中,在其生长过程中会面临各种胁迫,包括病虫害等生物胁迫和旱盐等非生物胁迫^[8-9],适度的胁迫会对中药材的生长发育及其次生代谢产物的合成产生影响^[10]。干旱为酸枣生长地的主要气候特征,其在生长过程中主要面临干旱、盐害等非生物胁迫,进而对植物造成渗透胁迫^[11-13]。

渗透胁迫是由于外界环境水分供应不足或盐分浓度过高而导致植物体内渗透压低于环境渗透压,不仅直接影响中药材的生长和产量,还可能改变植物体内多种生理代谢过程^[14]:渗透胁迫会导致细胞内水势降低,导致细胞脱水和离子失衡,从而干扰细胞的正常代谢进程,抑制种子萌发及幼苗生长;引发一系列应激反应,加重植物细胞膜膜质过氧化程度,增加了中药材受到氧化损伤的风险,使丙二醛(malonic dialdehyde, MDA)含量升高,改变超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(per-

oxidase, POD)与过氧化氢酶(catalase, CAT)等抗氧化酶的活性^[15]。植物可以通过调节可溶性糖(soluble sugar, SS)以及脯氨酸(proline, Pro)渗透调节物质合成、根系结构和功能以及气孔运动来应对这种胁迫,从而提高其生存能力和适应环境的能力^[16]。因此,研究渗透胁迫对中药材的影响,有助于理解中药材抗逆机制,以及中药材在逆境条件下产生次生代谢产物的机制。

硫化氢(hydrogen sulfide, H₂S)是植物中继一氧化氮和一氧化氮之后发现的第三种气体信号分子,在植物种子萌发、幼苗生长以及器官发育等正常生长发育过程中发挥重要作用^[17-20]。一定浓度的外源 H₂S 在植物遭受盐碱胁迫时可以增加种子发芽率,降低膜质过氧化程度,增强抗氧化酶活性及渗透调节物质的消耗以抵御胁迫^[21-25]。为探究渗透胁迫下 H₂S 在酸枣种子萌发过程中的作用,本研究通过测定不同浓度聚乙二醇 6000 (PEG-6000)溶液处理下酸枣种子的发芽率确定胁迫条件^[26]。采用不同浓度硫氢化钠(sodium hydrosulfide, NaHS)作为外源 H₂S 供体处理酸枣种子,记录酸枣种子发芽情况,测定氧化应激水平以及渗透调节物质含量,为 H₂S 参与逆境胁迫下酸枣抗逆性形成的机制提供参考和借鉴^[27]。

1 仪器与试剂

1.1 仪器 101-2 电热鼓风干燥箱(北京中兴伟业仪器有限公司);1510 多功能酶标仪(Thermo Fisher);医用低温冰箱[赛默飞世尔(苏州)仪器有限公司];数显游标卡尺(临沂市河东区美科工具有限公司)。

1.2 试剂 酸枣种子购自沧州永成枣业种植有限公司,由陕西中医药大学于金高副教授鉴定为酸枣种子。测定其含水率为 8.24%,符合《中国药典》规定。聚乙二醇 6000 (PEG-6000,天津市科密欧化学试剂有限公司, Q/12HB 3891-2017);硫氢化钠

(NaHS, 成都博瑞特化学技术有限公司, 20220411); 次牛磺酸 (HT, 上海麦克林生化科技有限公司, C14590961); 内源性硫化氢 (H_2S) 测定试剂盒、丙二醛 (MDA) 测定试剂盒 (TBA 法)、总超氧化物歧化酶 (T-SOD) 试剂盒 (羟胺法)、过氧化物酶 (POD) 测定试剂盒 (测植物) (比色法)、过氧化氢酶 (CAT) 测定试剂盒 (可见光法) (钼酸铵法)、脯氨酸 (Pro) 测定试剂盒 (比色法)、植物可溶性糖含量测试盒 (比色法) 均购自南京建成生物科技有限公司; 实验用水为纯净水; 实验用其他试剂均为国产分析纯。

2 实验方法

2.1 酸枣种子萌发实验 选取表面光滑无裂痕、籽粒饱满、大小一致的酸枣种子, 1% 次氯酸钠浸泡消毒 10 min 后用无菌水冲洗干净^[28], 用对应的浸泡处理液浸泡 12 h (25 ℃), 无菌水冲洗干净后置于铺有双层滤纸的培养皿 ($\varphi=100\text{ mm}$) 中, 种子上覆盖一层滤纸并加入对应的处理液。将培养皿置于温度为 25 ℃^[29]、相对湿度为 75% 的环境中, 避光 12 h 后置于 14 h 光照/10 h 黑暗环境中培养, 定期更换滤纸并补加对应处理液, 保持滤纸湿润。

2.2 PEG-6000 胁迫处理及半数抑制浓度测定 本部分实验设计 6 个组别, 每组 30 粒种子, 重复 3 次。纯水浸泡 12 h (25 ℃), 无菌水冲洗干净后以 0%、5%、10%、15%、20%、25% (W/V) 浓度的 PEG-6000 溶液作为处理液, 每日定时记录种子发芽数 (种子发芽以胚根突破种皮露白为准), 并计算半数抑制浓度^[30]。

2.3 外源 NaHS 溶液处理 每组 30 粒种子, 共设 7 个组别 (表 1), 重复 3 次。每日定时记录种子发芽数, 24 d 后计算种子发芽率、发芽势、发芽指数, 测量发芽种子的胚根和胚轴长度, 并测定子叶中 H_2S 、MDA、SS 和 Pro 的含量以及 SOD、POD、CAT 的活性。

表 1 外源 NaHS 溶液处理设计分组

组别	浸泡处理液	处理液
T0	纯水	纯水
T1	纯水	15% PEG-6000
T2	0.1 mM NaHS 溶液	15% PEG-6000+0.1 mM NaHS 溶液
T3	0.2 mM NaHS 溶液	15% PEG-6000+0.2 mM NaHS 溶液
T4	0.4 mM NaHS 溶液	15% PEG-6000+0.4 mM NaHS 溶液
T5	0.8 mM NaHS 溶液	15% PEG-6000+0.8 mM NaHS 溶液
T6	1.6 mM NaHS 溶液	15% PEG-6000+1.6 mM NaHS 溶液

2.4 酸枣种子发芽率、发芽势、发芽指数以及胚根和胚轴长度测定 培养至最后一天拍照记录并剪取各组子叶, 用 PBS 漂洗干净后用滤纸吸干其表面水分, 存放于 -80 ℃ 冰箱待测。发芽率 = (萌发第 24 d 时露白种子数/每皿种子数) × 100%; 发芽势 = (萌发第 13 d 时露白种子数/每皿种子数) × 100%; 发芽指数 = $\sum (Gt/Dt)$ (式中 Gt 为 t 天发芽数, Dt 为相对应发芽天数)^[31]。胚根和胚轴长度使用数显游标卡尺直接读取。

2.5 酸枣种子和幼苗中 H_2S 、MDA、SOD、POD、CAT 测定 H_2S 含量采用亚甲蓝法测定; MDA 含量采用硫代巴比妥酸 (TBA) 法测定^[32]; SOD 活力采用羟胺法测定; POD 活力采用比色法测定; CAT 活力采用钼酸铵法测定^[33], 具体操作参照各试剂盒说明书。

2.6 酸枣种子和幼苗中 SS 和 Pro 测定 SS 含量采用蒽酮比色法测定; Pro 含量采用茚三酮法测定^[32]。具体操作参照各试剂盒说明书。

2.7 统计学方法 实验中所测得的原始数据通过 Excel 表格进行初步处理, 各数据使用 IBM SPSS Statistics 应用软件进行单因素方差分析 (One-way ANOVA), 并导入 GraphPad Prism8.0.1 软件作图。

3 结果

3.1 酸枣种子 PEG-6000 渗透胁迫半数抑制浓度 随着 PEG-6000 溶液浓度的增加, 酸枣种子的发芽率逐渐下降, 结果见图 1。第 18 d 各个浓度下种子发芽率趋于稳定, 当 PEG-6000 溶液浓度为 15% 时, 达到半数抑制状态, 故以 15% (W/V) PEG-6000 溶液处理作为渗透胁迫条件进行后续实验。

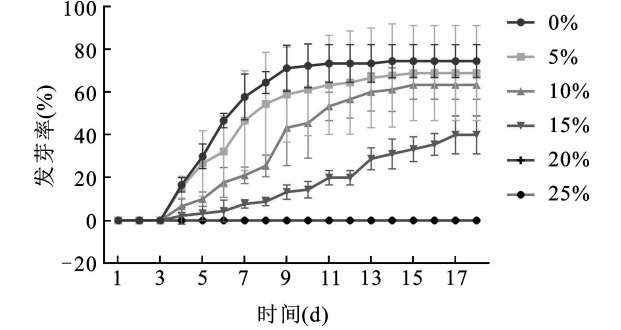
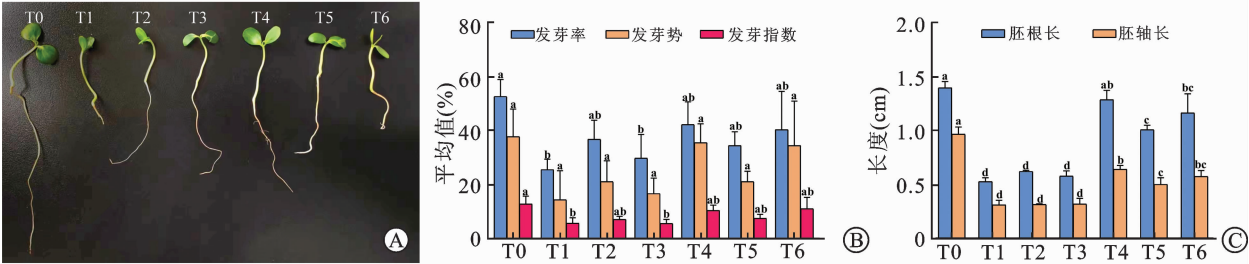


图 1 不同程度渗透胁迫对酸枣种子发芽率的影响
($\bar{x}\pm s, n=3$)

3.2 添加外源 H_2S 可显著改善渗透胁迫下酸枣种子的萌发状态, 并且主要与 CAT 活力和 SS、Pro 含

量有关 与 T0 组相比,T1 组发芽率、发芽势与发芽指数均显著降低,分别为 T0 组的 48.54%、41.28%、47.59% ($P<0.05$);胚轴和胚根长度也显著降低,分别为 T0 组的 32.29%、38.13% ($P<0.05$)。用不同浓度 NaHS 溶液处理后酸枣种子的

发芽率、发芽势、发芽指数、胚轴和胚根长度相较于 T1 组均有所提高,结果见图 2;说明一定浓度的外源 H_2S 可以促进渗透胁迫下酸枣种子的萌发,其中 T4 处理(0.4 mM NaHS)增加最为显著($P<0.05$)。

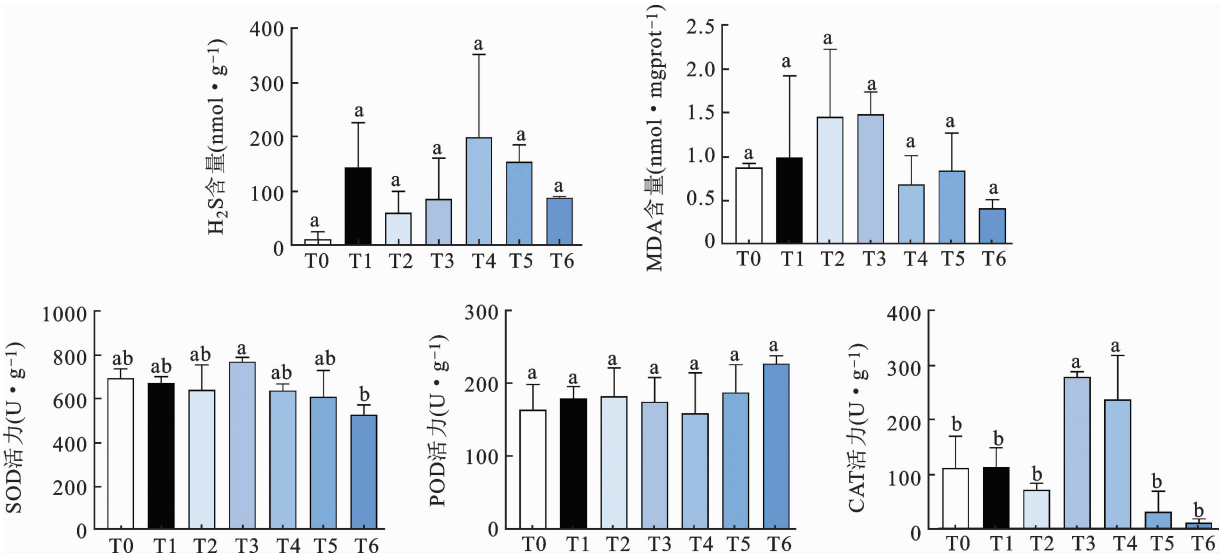


注:A. 表示渗透胁迫条件下不同浓度 NaHS 溶液处理后酸枣种子萌发状态;B. 表示渗透胁迫条件下不同浓度 NaHS 溶液处理对酸枣种子发芽率、发芽势、发芽指数的影响;C. 表示渗透胁迫条件下不同浓度 NaHS 溶液处理对酸枣种子胚根长度和胚轴长度的影响;不同字母表示不同组间数据经单因素 ANOVA 分析差异具有统计学意义,a、b、c、d 表示样本间均值差异显著($P<0.05$)

图 2 不同浓度 NaHS 溶液处理对渗透胁迫下酸枣种子发芽的影响($\bar{x}\pm s,n=3$)

H_2S 在植物抵御胁迫过程中发挥重要作用,15% (W/V) PEG-6000 渗透胁迫条件下,随着 NaHS 浓度增加,内源 H_2S 含量呈先增加后降低的趋势,并且 T4 组内源 H_2S 含量最高,其原因可能为植物在受到胁迫后 H_2S 含量增加以应对胁迫,当外源给予 NaHS 浓度过低时不足以使植物机体产生足够的 H_2S 去应对胁迫,相反,当外源提供的 NaHS 浓度过高,可能会损伤植物机体产生内源 H_2S 的能力。T1

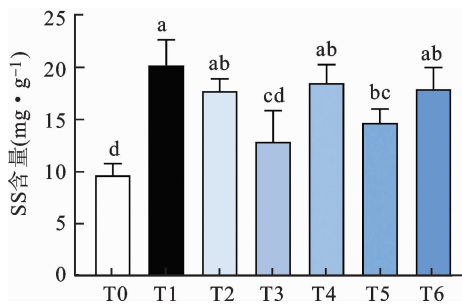
组 MDA 含量相较于 T0 组明显增加,T4、T5、T6 组酸枣幼苗 MDA 含量降低,其中 T6 组 MDA 含量最低。与 T1 组相比,SOD、POD 活力无明显差异,而 CAT 活力 T3、T4 组显著增加,分别提高了 144.71%、108.61%,其中 T3 处理(0.4 mM NaHS)增加最为显著($P<0.05$),结果见图 3,说明外源 H_2S 可通过促进 CAT 的活性从而增强酸枣种子抗渗透胁迫的能力,CAT 调控渗透胁迫下酸枣种子萌发与 H_2S 有关。



注:不同字母表示不同组间数据经单因素 ANOVA 分析差异具有统计学意义,a、b 表示样本间均值差异显著($P<0.05$)

图 3 不同浓度 NaHS 溶液处理对渗透胁迫下酸枣种子萌发后氧化应激相关指标的影响($\bar{x}\pm s,n=3$)

SS 和 Pro 是植物体内重要的渗透调节物质,植物感受到渗透胁迫后迅速积累以维持植物细胞正常渗透压。相比于 T0 组,15% (W/V) PEG-6000 溶液渗透胁迫条件下植物体内 SS 和 Pro 含量均显著增加。用不同浓度 NaHS 溶液处理后,相比于 T1 组两者含量均有不同程度下降,其中 SS 含量在 T3、T5 组显著降低,分别降低了 36.32%、27.21%,其中 T2 处理(0.2 mM NaHS)降低最为显著($P<0.05$);Pro 含量在在 T2 至 T5 处理后均显著降低,降低了



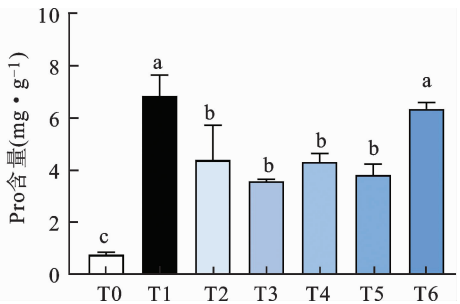
注:不同字母表示不同组间数据经单因素 ANOVA 分析差异具有统计学意义,a、b、c、d 表示样本间均值差异显著($P<0.05$)

图 4 不同浓度 NaHS 溶液处理对渗透胁迫下酸枣种子萌发后渗透调节物质含量的影响($\bar{x}\pm s, n=3$)

4 讨论

发芽率、发芽势、发芽指数是衡量种子质量好坏的重要指标,胚根及胚轴长度也能从表现反映种子状态。本研究中,15% PEG-6000 模拟的渗透胁迫对酸枣种子萌发以及幼苗的生理生化特性有不利的影响,其发芽率、发芽势、发芽指数、胚根及胚轴的长度均降低,施加不同浓度外源 H₂S 供体 NaHS 后,发芽率、发芽势等相关指标有所回调。MDA 可以反映膜系统受损程度以及植物的抗性^[34],本实验中,酸枣种子在受到渗透胁迫后,膜系统受损,MDA 含量有所增加,外源施加一定浓度 NaHS 后,MDA 含量有所下降。植物机体通过酶促和非酶促两种途径来降低膜质过氧化程度,其中酶促途径主要通过增强 SOD、POD、CAT 等抗氧化酶活性以减轻渗透胁迫对植物带来的伤害^[35-36];外源施加一定浓度 NaHS 后,CAT 活力显著增加,以此减轻渗透胁迫对机体的伤害^[37]。此外,机体还可以通过调节 SS 和 Pro 等渗透调节物质的合成以缓解渗透胁迫对酸枣种子萌发的抑制作用。Pro 被称作植物体的防脱水剂^[38],Pro 和 SS 均可通过增加渗透性溶质缓解胁迫,其含量可以评价酸枣在受到渗透胁迫时的渗透调节能力。酸枣种子在受到胁迫后,SS 和 Pro 含量显著增

35.74%、47.57%、36.73%、44.04%,结果见图 4,其中 T2 处理(0.2 mM NaHS)降低最为显著($P<0.05$)。SS 和 Pro 是植物体内重要的渗透胁迫标志物,其水平越高说明植物受到的胁迫越强,两类物质含量降低说明外源 H₂S 在一定程度上缓解了渗透胁迫。说明一定浓度外源 H₂S 可通过调节 SS 和 Pro 的含量增强酸枣种子抗渗透胁迫的能力(0.2 mM NaHS 处理效果最佳),SS 和 Pro 调控渗透胁迫下酸枣种子萌发的过程与 H₂S 有关。



加,外源施加一定浓度 NaHS 后,SS 和 Pro 含量相较于胁迫后有所下降,表明其所受胁迫程度减少^[39-40]。

本研究表明,在 15% PEG-6000 模拟的渗透胁迫条件下,0.1~0.6 mM NaHS 处理均可以通过降低 MDA 含量、增加抗氧化酶活性不同程度地缓解渗透胁迫对酸枣种子发芽率、发芽势、发芽指数、胚根及胚轴长度产生的抑制作用。其中,0.4 mM NaHS 浸种预处理效果最佳。本实验研究结果为后续研究逆境胁迫条件下 H₂S 的作用机制提供一定的参考意义。

参考文献

[1] 中国药典委员会. 中华人民共和国药典[S]. 一部. 中国医药科技出版社,2020:195,382.

[2] 林清漪,黄秋强. 酸枣仁改善睡眠质量的研究进展[J]. 世界睡眠医学杂志,2021,8(9):1673-1674.

[3] 石倩倩,琚思伟,李新岗. 陕北 24 个种源酸枣种仁品质分析及综合评价[J/OL]. 果树学报,1-18[2024-10-18]. <https://doi.org/10.13925/j.cnki.gsxh.20240260>.

[4] 王文青,王斌,王建忠. 大健康背景下加快我国酸枣仁产业发展的策略[J]. 中药材,2023,46(7):1591-1594.

[5] 黄璐琦,郭兰萍. 环境胁迫下次生代谢产物的积累及道地药材的形成[J]. 中国中药杂志,2007,32(4):277-280.

[6]袁媛,周骏辉,黄璐琦.黄芩道地性形成“逆境效应”的实验验证与展望[J].中国中药杂志,2016,41(1):139-143.

[7]王改利,魏忠,贺少轩,等.土壤干旱胁迫对酸枣叶片黄酮类代谢及某些生长和生理指标的影响[J].植物资源与环境学报,2011,20(3):1-8.

[8]徐佳慧,赵晓亭,毛凯涛,等.非生物逆境胁迫下的种子萌发调控机制研究进展[J].陕西师范大学学报(自然科学版),2021,49(3):71-83.

[9]尹雁玲,蔡然,张功良,等.植物内生菌增强植物对生物胁迫抗性的研究进展[J].广西植物,2023,43(2):212-220.

[10]张旭丽,王瑞军,郝小倩,等.干旱胁迫及复水对黄芪幼苗生长、生理特性及次生代谢产物积累的影响[J].作物杂志,2024:1-10.

[11]张燕,李娟,姚青,等.植物生长物质与植物抗旱性的关系(综述)[J].亚热带植物科学,2014,43(1):88-92.

[12]ZHAO Y,ZHANG ZJ,GAO JH,et al. Arabidopsis duodecuple mutant of PYL ABA receptors reveals PYL repression of ABA-independent SnRK2 activity[J]. Cell Reports, 2018, 23(11):3340-3351. e5.

[13]ZHU JK. Abiotic stress signaling and responses in plants[J]. Cell, 2016,167(2):313-324.

[14]NONGPIUR RC,SINGLA-PAREEK SL,PAREEK A. The quest for osmosensors in plants[J]. Journal of Experimental Botany,2020,71(2):595-607.

[15]闵筱筱,苏晨,滕云,等.盐胁迫对菊花‘紫燕’生长及生理特性的影响[J].北方园艺,2024:1-9.

[16]刘易,江应红,王亚玲,等.外源亚精胺对盐胁迫下马铃薯幼苗生长和抗逆生理特征的影响[J].西北植物学报,2023,43(12):2079-2087.

[17]ARIF Y,HAYAT S,YUSUF M,et al. Hydrogen sulfide: A versatile gaseous molecule in plants[J]. Plant Physiol Biochem,2021:158,372-384.

[18]朱建峰,陈军华,邓丞.环境气体对植物种子萌发影响的作用过程研究进展[J].中国野生植物资源,2023,42(6):77-84.

[19]李小二,陈宏艳,李忠光.基于硫烷基化的硫化氢信号分子作用新途径[J].生物学杂志,2022,39(4):88-93.

[20]于金高,李娜,王征,等.硫化氢对胃肠道的“双相”调节作用及其介导的药物效-毒转化[J].中国中药杂志,2022,47(15):3986-3993.

[21]王春林,尚菲,段春燕,等.外源硫化氢对盐胁迫下西葫芦种子萌发的影响[J].北方园艺,2021,(12):34-38.

[22]梁俊阳,刘茜,王静,等.硫化氢对烟草种子萌发和幼苗生长的影响[J].烟草科技,2023,56(4):10-16.

[23]张雪蒙,亢超,滕元旭,等.外源硫化氢和水杨酸对盐胁迫下加工番茄幼苗生长与生理特性的影响[J].西北植物学报,2022,42(2):255-262.

[24]武恬恬,谢彦杰.硫化氢调节植物氧化应激响应的作用机制[J].中国生物化学与分子生物学报,2023,39(7):911-919.

[25]郝雪峰,亢春霞,景秀清,等.硫化氢通过介导抗氧化系统提高谷子抗旱性[J].四川农业大学学报,2023,41(4):573-581.

[26]钟磊,廖沛然,刘长征,等.干旱胁迫对肉桂幼苗生理生化及化学成分的影响[J].中国中药杂志,2021,46(9):2158-2166.

[27]刘建新,刘瑞瑞,刘秀丽,等.硫化氢对盐碱胁迫裸燕麦脯氨酸和精氨酸代谢的影响[J].中国草地学报,2023,45(6):1-14.

[28]王开喜,杨耀国,王永新,等.硫化氢浓度对盐胁迫下胡枝子种子萌发和幼苗生长的影响[J].山西农业科学,2022,50(10):1396-1401.

[29]武延生,滑梦玉,贡江燕,等.酸枣种子生物学特性研究[J].种子,2022,41(7):80-87.

[30]高敏,蔺伟虎,田沛.钠盐胁迫对中华羊茅种子萌发的影响[J].种子,2021,40(5):20-26,32.

[31]马小兰,周华坤,张正芳,等.外源 IAA 对干旱胁迫下红豆草种子萌发及幼苗生长的影响[J].草地学报,2023,31(3):796-803.

[32]朱庆松,申君,王勇,等. NaCl 胁迫对黄心菜种子萌发及幼苗生长的影响[J].中国瓜菜,2024,37(2):88-93.

[33]湛宇,李长慧,才华,等.高寒湿地植物对水淹胁迫的生理响应及适应性评价[J].草地学报,2024,32(2):517-526.

[34]徐亚军,赵龙飞,邢鸿福,等.内生细菌对盐胁迫下小麦幼苗脯氨酸和丙二醛的影响[J].生态学报,2020,40(11):3726-3737.

[35]王福祥,肖开转,姜身飞,等.干旱胁迫下植物体内活性氧的作用机制[J].科学通报,2019,64(17):1765-1779.

[36]单长卷,赵元增.外源硫化氢对干旱胁迫下玉米幼苗水分生理特性的影响[J].干旱地区农业研究,2015,33(5):80-84,231.

[37]刘晶,张鹤婷,殷悦,等.外源硫化氢对干旱胁迫下萌发水稻种子抗氧化代谢的影响[J].南方农业学报,2017,48(1):31-37.

[38]苏世平,李毅,刘小娥,等.外源脯氨酸对缓解红砂干旱胁迫的机理研究[J].草业学报,2022,31(6):127-138.

[39]陈运梁,邹竹荣,杨双龙.外源茉莉酸甲酯对盐胁迫下小桐子幼苗渗透调节和脯氨酸代谢的影响[J].西北植物学报,2023,43(5):794-804.

[40]刘青柏,陆洁,刘权钢,等.土壤水分胁迫对不同酸枣无性系抗旱性的影响[J].北方园艺,2023,(4):16-24.

(修回日期:2023-12-01 编辑:崔春利)