

# 向日葵应对列当寄生的生理响应差异性研究

邸娜<sup>1</sup> 郑喜清<sup>1</sup> 王靖<sup>1</sup> 韩海军<sup>2</sup> 李娜<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>河套学院农学系, 015000, 内蒙古巴彦淖尔; <sup>2</sup>内蒙古巴彦淖尔市现代农牧业事业发展中心, 015000, 内蒙古巴彦淖尔)

**摘要** 向日葵列当已成为限制向日葵产业健康发展的关键问题。以不同列当抗性的向日葵幼苗为试验材料, 测定列当寄生条件下向日葵 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 和丙二醛 (MDA) 含量以及过氧化氢酶 (CAT)、过氧化物酶 (POD)、超氧化物歧化酶 (SOD) 的活性, 探明不同列当抗性向日葵品种应对列当侵染时的响应差异。结果表明, 列当寄生使向日葵幼苗体内的 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 和 MDA 含量均提高, 且感列当向日葵品种 (3638C) 的增加幅度大于耐列当品种 (SH363-M) 和抗列当品种 (TP-3313), 活性氧胁迫更严重; 随着列当寄生时间延长, CAT、POD、SOD 活性均呈现先增加后降低趋势, 且酶活性的增加幅度整体表现为 TP-3313>SH363-M>3638C。

**关键词** 向日葵; 向日葵列当; H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>; MDA; 抗氧化酶活性

向日葵 (*Helianthus annuus* L.) 是菊科向日葵属的一年生草本植物<sup>[1-3]</sup>, 是世界四大油料作物之一, 也是我国重要的高效特色经济作物<sup>[4]</sup>, 主要在我国东北、西北和华北地区种植, 其中内蒙古是最大的向日葵主产区<sup>[5]</sup>。2020 年内蒙古向日葵种植面积达 57.1 万 hm<sup>2</sup>, 单产达 2944 kg/hm<sup>2</sup>, 总产量达 168.2 万 t, 与 2018 年相比, 分别增长了 2.3%、12.62% 和 14.36%<sup>[6]</sup>, 成为内蒙古第一大宗经济作物。但近年来, 由于向日葵引种不当和大面积连作等因素, 列当在各向日葵种植区大面积发生, 加之防治困难, 列当已成为限制我国向日葵产业健康发展的关键因素。

向日葵列当 (*Orobancha cumana* Wallr.) 是列当科列当属的一年生全寄生草本植物, 通体黄白色, 无叶绿素, 叶片退化, 通过吸器寄生于向日葵根部, 完全依靠吸收寄主体内的养分和水分生活, 向日葵一旦被寄生会造成植株矮小、茎秆瘦弱、花盘瘦小、籽粒干瘪、产量和品质下降, 寄生严重时甚至会造成向日葵绝产<sup>[7]</sup>。由于向日葵列当种子寿命长且极易传播, 已经成为影响向日葵产量和质量的主要因素。

逆境条件下, 植物体产生大量活性氧 (ROS), 导致植物细胞遭受氧化胁迫。在长期适应胁迫的过程中, 植物体形成了由超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化氢酶 (CAT) 和过氧化物酶 (POD) 等组成的抗氧化酶系统, 以清除或缓解因逆境产生的 ROS

对植物细胞的伤害。本研究采用盆栽试验, 以不同列当抗性的向日葵幼苗为试验材料, 研究列当寄生条件下向日葵体内 ROS 和丙二醛 (MDA) 含量以及抗氧化酶活性变化, 探明不同列当抗性的向日葵品种应对列当侵染时的响应差异, 为抗列当向日葵品种选育奠定理论基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

选择向日葵品种 3638C (乌拉特前旗新世种业有限公司)、SH363-M (三瑞农业科技股份有限公司) 和 TP-3313 (北京绿冠草业股份有限公司) 作为试验材料, 其中 3638C 为感列当品种, SH363-M 为耐列当品种, TP-3313 为抗列当品种, 上述种子均采购于巴彦淖尔市临河区农资市场; 向日葵列当种子于 2023 年采集于临河黄河大桥河头地。

### 1.2 试验方法

**1.2.1 向日葵与列当共培养** 用直径 24 cm、高 26 cm 的塑料加仑花盆, 依次加入约 10 cm 高的田园土、10 cm 高的接种土 (列当种子: 田园土=200 mg:500 g), 再覆盖田园土, 浇透水备用。每盆播种 3 粒向日葵种子, 每个品种播种 10 盆, 重复 3 次。以不接种列当的向日葵为对照。

**1.2.2 测定指标与方法** 列当寄生率: 分别于向日葵和列当共培养 30、60、90 d 时调查列当寄生数并计算寄生率。

作者简介: 邸娜, 主要从事植物逆境生理相关研究, E-mail: 370526637@qq.com

韩海军为通信作者, 主要从事作物高产栽培技术研究, E-mail: 395340878@qq.com

基金项目: 内蒙古自治区高等学校科学研究项目 (NJZY21186); 河套学院科学研究项目 (HYZY202003)

收稿日期: 2024-08-20; 修回日期: 2024-11-05; 网络出版日期: 2025-01-17

抗性指标：分别于共培养 30、60、90 d 时取向日葵的第 4 片或第 5 片真叶作为试验材料，同时以未共培养的向日葵作为对照，用硫代巴比妥酸比色法<sup>[8]</sup>测定 MDA 含量，用分光光度法<sup>[9]</sup>测定过氧化氢（ $H_2O_2$ ）含量。用紫外吸收法<sup>[10]</sup>测定 CAT 活性，用愈创木酚法<sup>[11]</sup>测定 POD 活性，用氮蓝四唑光还原法<sup>[10]</sup>测定 SOD 活性。

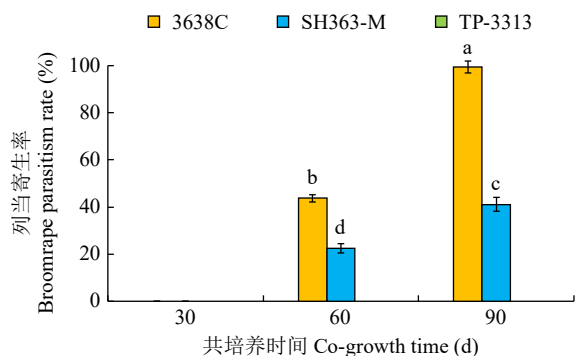
### 1.3 数据处理

用 Excel 2007 进行数据处理和图表绘制，用 SPSS 17.0 进行方差分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同列当抗性向日葵品种的列当寄生率

由图 1 可知，抗列当向日葵品种 TP-3313 始终无列当寄生，表现出对列当免疫的特性；感列当向日葵品种 3638C 在共培养 30 d 时无列当寄生，但随着共培养时间的延长，列当寄生率显著增加，且共培养 90 d 时，列当寄生率达 99.51%，显著高于其他 2 个向日葵品种；耐列当向日葵品种 SH363-M 的列当寄生率也随共培养时间的延长而显著增加，但其列当寄生率在共培养 60 和 90 d 时较 3638C 分别低 48.58% 和 58.71%，表现出一定的抗列当特性。结果中列当出土时间和不同共培养时间的寄生率均与各向日葵品种对列当寄生的敏感程度一致。



不同小写字母表示处理在  $P < 0.05$  水平差异显著，下同。  
The different lowercase letters indicate the significant difference at  $P < 0.05$  level, the same below.

图 1 不同向日葵品种的列当寄生率  
Fig.1 Broomrape parasitism rates of different sunflower varieties

### 2.2 列当寄生对向日葵 $H_2O_2$ 和 MDA 含量的影响

2.2.1 对  $H_2O_2$  含量的影响 由图 2 可知，向日葵与列当共培养后，叶片内  $H_2O_2$  含量均显著增加，并随共培养时间的延长呈现先增加后降低的趋势，

其中感列当向日葵品种 3638C 与列当共培养后，在 30 和 60 d 时叶片中  $H_2O_2$  含量分别比对照增加了 9.47%、83.64%，在共培养 60 d 时， $H_2O_2$  含量达到峰值；耐列当向日葵品种 SH363-M 和抗列当向日葵品种 TP-3313 的  $H_2O_2$  含量均在共培养第 30 天时达到最大，分别增加为对照的 1.45 倍和 1.29 倍，随后  $H_2O_2$  含量降低，且显著低于 3638C。说明共培养 30 d 时，虽未见列当出土，但列当已侵染向日葵根部；耐列当和抗列当向日葵品种对列当寄生的响应时间早于感列当品种，并可能通过迅速合成大量  $H_2O_2$  以诱导耐列当和抗列当向日葵品种产生超敏反应（HR），继而提高二者抗列当侵染的能力。

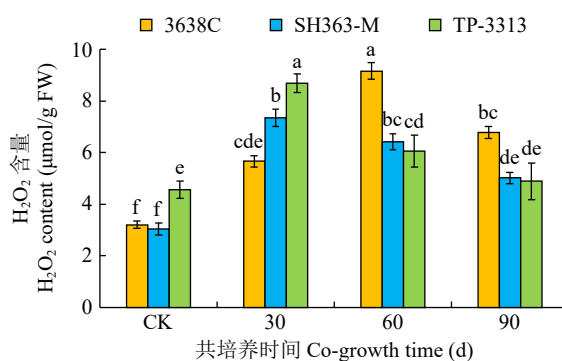


图 2 列当寄生对向日葵  $H_2O_2$  含量的影响  
Fig.2 Effects of broomrape parasitism on  $H_2O_2$  contents in sunflower

2.2.2 对 MDA 含量的影响 如图 3 所示，随着共培养时间的延长，3 个向日葵品种的 MDA 含量整体呈先增加后降低的趋势。其中 3638C 在共培养 30 d 时，MDA 含量与 CK 无显著差异，但共培养 60 d 时，MDA 含量急剧增加，较 CK 增加了 83.64%，随后降低，这与  $H_2O_2$  含量的变化趋势一致，可能是由于共培养 30 d 时列当几乎无寄生，随着共培养时间延长，列当寄生率显著增加，促使细胞中产生大

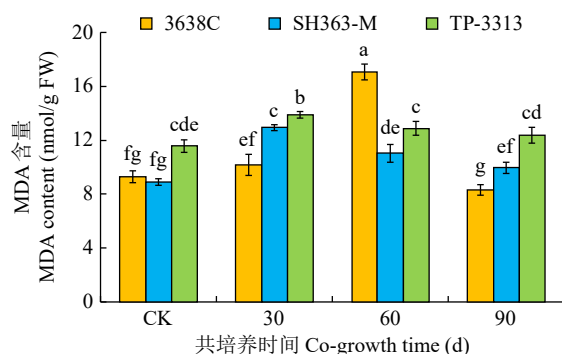


图 3 列当寄生对向日葵 MDA 含量的影响  
Fig.3 Effects of broomrape parasitism on MDA contents in sunflower

量的  $H_2O_2$ ，急剧增加的  $H_2O_2$  攻击生物膜，诱发了膜脂过氧化作用，从而导致 MDA 大量产生。SH363-M 和 TP-3313 的 MDA 含量均在共培养 30 d 时达到最大，分别较 CK 增加了 45.23% 和 19.96%，共培养 60 d 时含量显著下降，但与共培养 90 d 时无显著差异。由此可见，感列当向日葵品种 3638C 的 MDA 含量相对增加值显著高于耐列当向日葵品种 SH363-M 和抗列当向日葵品种 TP-3313，膜脂过氧化程度最大，膜损伤程度也最大，这可能是其列当抗性差，受列当寄生危害严重的原因之一。

### 2.3 列当寄生对向日葵抗氧化酶活性的影响

**2.3.1 对 CAT 活性的影响** 如图 4 所示，3638C 与列当共培养 30 d 时 CAT 活性与 CK 无显著差异，共培养 60 d 时，CAT 活性急剧增至 CK 的 1.42 倍，增至 30 d 时的 1.37 倍，90 d 时 CAT 活性降至与 CK 和 30 d 时无显著差异；SH363-M 的 CAT 活性变化幅度最小，无列当共培养、与列当共培养 30 和 90 d 时，CAT 活性几乎持平，只是在共培养 60 d 时，CAT 活性较 CK 提高了 21.90%，但显著低于其他 2 个品种的增加幅度；TP-3313 的 CAT 活性在共培养 30 d 时就有显著增加，在 60 d 时达到最大，较 CK 增加了 89.78%，之后显著下降。

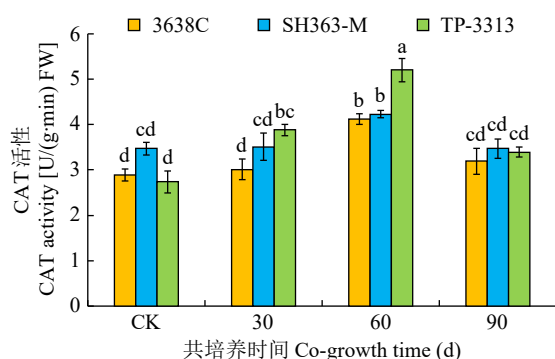


图 4 列当寄生对向日葵 CAT 活性的影响  
Fig.4 Effects of broomrape parasitism on CAT activity in sunflower

**2.3.2 对 POD 活性的影响** 由图 5 可知，3 个向日葵品种 POD 的活性在共培养 60 d 时达到最大，均显著高于其他处理，其中变化幅度最大的为 TP-3313，分别增至 CK、30 和 90 d 的 3.40 倍、3.26 倍和 2.22 倍；变化幅度最小的为 3638C，60 d 时 POD 活性增至 CK 和 30 d 的 1.29 倍和 1.07 倍，90 d 时恢复到初始水平；SH363-M 的 POD 活性在共培养 30 d 时与 CK 无显著变化，在 60 d 时达到最大，90 d 时显著降低至 CK 的 89.16%。

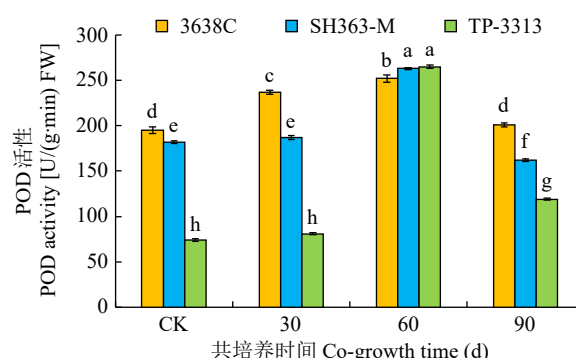


图 5 列当寄生对向日葵 POD 活性的影响  
Fig.5 Effects of broomrape parasitism on POD activity in sunflower

**2.3.3 对 SOD 活性的影响** 如图 6 所示，在共培养 30 d 时，3 个向日葵品种的 SOD 活性与 CK 相比均无显著差异，60 d 时 SOD 活性均有爆发性增加，较 CK 分别增加了 173.03%、162.24% 和 267.06%，90 d 时有不同程度下降，其中 3638C 仍较 CK 增加了 192.01%，SH363-M 的下降幅度较小，TP-3313 的下降幅度最大，仅比 CK 增加了 27.69%。

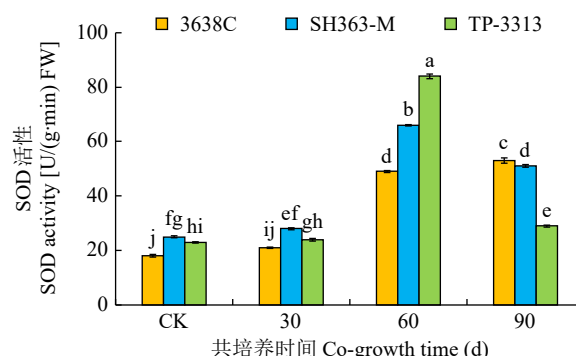


图 6 列当寄生对向日葵 SOD 活性的影响  
Fig.6 Effects of broomrape parasitism on SOD activity in sunflower

## 3 讨论

$H_2O_2$  是植物体正常代谢的副产物之一，在植物正常生理范围内参与细胞信号转导、蛋白质可逆氧化和防御响应等多个生理过程。但当植物遭受病原菌侵染时， $H_2O_2$  的产生和清除失衡，导致其在细胞内大量积累，使细胞内部处于过氧化环境，严重影响植物正常的生理代谢<sup>[12-13]</sup>。研究<sup>[14-17]</sup>表明，盐胁迫、水分胁迫、UV-B 辐射、病原微生物侵染等多种逆境均能显著提高  $H_2O_2$  含量，其中植物遭受病原菌侵染时， $H_2O_2$  含量的提高可以诱导寄主植物产生过敏反应，从而提高寄主植物的抗病能力<sup>[18]</sup>。本研究结果显示，随着共培养时间延长，列

当寄生率增加, 向日葵内  $\text{H}_2\text{O}_2$  含量呈先增加后降低趋势, 且感列当向日葵品种增加幅度显著高于耐列当和抗列当品种, 且在共培养 90 d 时  $\text{H}_2\text{O}_2$  含量仍然维持较高水平, 说明感列当向日葵品种受列当寄生胁迫严重,  $\text{H}_2\text{O}_2$  清除能力较其他 2 个品种弱。本试验中列当侵染后,  $\text{H}_2\text{O}_2$  含量大幅增加与前人<sup>[12-13,18]</sup>研究结果一致。

MDA 是植物细胞膜脂过氧化的产物, 其含量间接反映了细胞膜脂过氧化的程度和细胞膜的损伤程度, 是衡量植物抗性的重要指标之一<sup>[19]</sup>。大量研究<sup>[20-24]</sup>表明, 当植物遭受干旱、盐碱、低温、病原菌侵染、列当寄生等逆境胁迫时, 细胞内 MDA 含量均大幅提升, 本研究结果与其一致, 列当寄生后 MDA 含量较 CK 增加幅度为  $3638\text{C} > \text{SH363-M} > \text{TP-3313}$ , 说明感列当、耐列当和抗列当向日葵品种的膜脂过氧化程度依次减弱, 这与  $\text{H}_2\text{O}_2$  的积累规律基本一致。

植物遭受逆境后, 大量 ROS 在细胞内积累, 其主要成分包括  $\text{O}_2^{\cdot-}$ 、 $\text{H}_2\text{O}_2$ 、 $\cdot\text{OH}$  等<sup>[25]</sup>。过量的 ROS 若不能及时清除, 会促使生物分子氧化, 破坏细胞结构, 导致植物死亡<sup>[26]</sup>。抗氧化酶是植物响应逆境胁迫的重要监测指标, 其可清除逆境条件下产生的过量 ROS, 维持 ROS 产生和清除的动态平衡, 以增强植物抗逆性<sup>[27]</sup>。SOD、CAT、POD 等抗氧化酶活性与植物的抗逆性正相关。本试验结果表明, 随着共培养时间的延长, SOD、CAT、POD 活性均表现为先升高后降低的趋势, 这与张默靖等<sup>[28]</sup>研究结果一致。这是由于向日葵与列当共培养初期, 列当寄生数量有限, 向日葵可通过大幅提高抗氧化酶活性的方式清除体内产生的过多的 ROS, 维持了植物体内 ROS 的平衡, 但随着列当寄生强度的增加, ROS 不能被及时清除, 过多的 ROS 通过影响蛋白质二硫键的形成来影响蛋白质结构, 进而影响酶活性, 使酶活性降低<sup>[29]</sup>。综合比较 SOD、CAT 和 POD 活性的提高幅度发现, 抗列当品种 TP-3313 酶活性提高幅度最大, 而感列当向日葵品种 3638C 酶活性提高幅度最低, 说明向日葵与列当互作过程中, 不同列当抗性的向日葵品种均会通过提高抗氧化酶活性的方式, 清除体内过多的 ROS, 但抗列当品种对列当侵染迅速响应, 酶活性提高速度和提高幅度大, 使机体免受 ROS 的伤害, 从而表现出抗列当的特性; 而感列当品种酶活性低, 对 ROS 清除能力有限, 导致体内 ROS 大量积累, 表现出对列当

侵染比较敏感的特性, 这与列当寄生后不同向日葵品种体内  $\text{H}_2\text{O}_2$  和 MDA 含量的变化趋势一致。但向日葵应对列当侵染的生理机制比较复杂, 与向日葵的基因表达和代谢通路关系密切, 因此, 完全探明向日葵抗列当机理需要在基因表达和代谢通路等方面进行深入研究。

## 4 结论

综上所述, 抗列当向日葵品种在遭受列当侵染后, 可在短时间内大幅提高抗氧化酶活性, 及时清除体内因列当侵染而大量产生的 ROS, 维持体内 ROS 的动态平衡, 进而表现出抗列当特性。而感列当向日葵品种在列当侵染后, 抗氧化酶活性相对较低, 清除 ROS 能力有限, 使体内积累大量的  $\text{H}_2\text{O}_2$  和 MDA, 细胞膜受到损伤, 进而表现感列当特性。不同列当抗性向日葵品种应对列当侵染时, 在列当的寄生率、体内  $\text{H}_2\text{O}_2$  和 MDA 含量, 以及 SOD、CAT、POD 活性等方面均表现出一定差异性。其中感列当品种随列当寄生  $\text{H}_2\text{O}_2$  和 MDA 大量积累, 而抗氧化酶活性提高程度远不及耐列当和抗列当品种, 导致 ROS 胁迫。而耐列当和抗列当品种则在列当寄生后迅速、大幅提高抗氧化酶活性, 从而使二者对列当寄生表现出一定的抗性。

## 参考文献

- [1] 王鑫. 巴彦淖尔市向日葵产业发展问题研究. 天津: 天津农学院, 2021.
- [2] 朱孔艳, 韩升才, 赵榕, 等. 中国向日葵生产、消费现状与前景. 农业展望, 2023, 19(7): 64-71.
- [3] 闻金光, 李素萍, 郭树春, 等. 我国向日葵种业的建立与发展. 中国种业, 2022(2): 28-32.
- [4] 白晓瑞. 我国向日葵生产比较优势分析. 辽宁农业科学, 2022(2): 87-89.
- [5] 李磊, 高慧. 内蒙古地区向日葵主要病虫害防治技术. 特种经济动植物, 2023, 26(10): 134-136.
- [6] 乔益民, 于海峰, 包海柱. 内蒙古向日葵种业发展现状及面临挑战分析. 现代农业, 2022(3): 80-82.
- [7] 吴文龙, 姜翠兰, 黄兆峰, 等. 我国向日葵列当发生危害现状调查. 植物保护, 2020, 46(3): 266-273.
- [8] 赵世杰, 苍晶. 植物生理学实验指导. 北京: 中国农业出版社, 2016: 225-236.
- [9] 王存孝. 竹笋中过氧化氢含量测定方法的研究. 现代食品, 2020(21): 167-169.
- [10] 韩玉珍, 张学琴. 植物生理学实验指导. 北京: 科学出版社, 2021.
- [11] 王努. 水稻白叶枯病菌 *katExoo* 和 *catBxoo* 基因在过氧化氢 ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) 抗性和毒性中的功能分析. 北京: 中国农业科学院, 2013.
- [12] Cerny M, Habanova H, Berka M, et al. Hydrogen peroxide: its role in plant biology and crosstalk with signalling networks. International Journal of Molecular Sciences, 2018, 19(9): 2812.
- [13] 高宇, 徐春莹, 王丹, 等. NaCl 预处理对盐胁迫下水稻  $\text{H}_2\text{O}_2$

- 含量和过氧化氢酶活力的影响. 安徽农业科学, 2014, 42(36): 12814-12815, 12828.
- [14] 高红明, 吴晓霞, 张彪, 等.  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  胁迫下星星草幼苗活性氧及保护酶活性的变化. 植物研究, 2006, 26(3): 308-312.
- [15] 贺军民, 余小平, 孟朝妮, 等. UV-B 辐射引起的绿豆幼苗叶片 Rubisco 量降低与  $\text{H}_2\text{O}_2$  含量升高有关. 植物生理与分子生物学学报, 2004, 30(3): 291-296.
- [16] 王娟, 李德全. 水分胁迫对玉米根系 AsA-GSH 循环及  $\text{H}_2\text{O}_2$  含量的影响. 中国生态农业学报, 2002, 10(2): 98-100.
- [17] Tan Y A, Bai L X, Xiao L B, et al. Herbivore stress by *Lygus lucorum* inducing protective activity and MDA content on different cotton varieties. Cotton Science, 2010, 22(5): 479-485.
- [18] 王鹏, 李万云, 刘胜利, 等. 列当生理小种和向日葵列当种质选育进展. 作物杂志, 2014(4): 10-16.
- [19] 付远, 叶良, 徐燕梅, 等. 盐胁迫对春茄 6 号茄子幼苗叶面积及生理生化指标的影响. 现代农业科技, 2024(9): 46-50.
- [20] 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. 草地学报, 2024, 32(6): 1882-1892.
- [21] 陈思意, 李军建, 殷雅欣, 等. 低温胁迫抑制桐花树幼苗光合作用的生理机制. 生态学杂志, (2024-05-24)[2024-08-01]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/21.1148.q.20240509.1835.006.html>.
- [22] 周秋钰, 李静雯, 张爱慧, 等. 西瓜枯萎病不同接种方法致病效果与病理变化分析. 现代园艺, 2022, 45(9): 81-82, 90.
- [23] 张毅笑. 弯管列当寄生对向日葵生长影响的机制研究. 北京: 中国农业科学院, 2022.
- [24] Waszczak C, Carmody M, Kangasjärvi J. Reactive oxygen species in plant signaling. Annual Review of Plant Biology, 2018, 69: 209-236.
- [25] He A, Dean J M, Lodhi I J. Peroxisomes as cellular adaptors to metabolic and environmental stress. Trends in Cell Biology, 2021, 31(8): 656-670.
- [26] Nath M, Bhatt D, Prasad R, et al. Reactive oxygen species generation-scavenging and signaling during plant-arbuscular mycorrhizal and *Piriformospora indica* interaction under stress condition. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 1574.
- [27] 李雪梅, 何兴元, 张利红, 等. 紫外辐射对菜豆不同叶位叶片光合及保护酶活性的影响. 生态学杂志, 2006, 25(5): 517-520.
- [28] 张默靖, 李美佳, 君睿红, 等. 列当寄生对不同品种向日葵幼苗生长及抗氧化酶活性的影响. 西北植物学报, 2013, 33(7): 1403-1408.
- [29] Forman H J, Maorino M, Ursini F. Signaling functions of reactive oxygen species. Biochemistry, 2010, 49(5): 835-842.

## Study on the Difference of Physiological Response of Sunflower to Broomrape Parasitism

Di Na<sup>1</sup>, Zheng Xiqing<sup>1</sup>, Wang Jing<sup>1</sup>, Han Haijun<sup>2</sup>, Li Na<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>Department of Agriculture, Hetao College, Bayannur 015000, Inner Mongolia, China; <sup>2</sup>Inner Mongolia Bayannur City Modern Agriculture and Animal Husbandry Development Center, Bayannur 015000, Inner Mongolia, China)

**Abstract** At present, *Orobancha cumana* Wallr. has become a key issue restricting the healthy development of sunflower industry. Using sunflower varieties with different resistance to broomrape as test materials, the contents of  $\text{H}_2\text{O}_2$ , malondialdehyde (MDA) and the activities of enzymes including catalase (CAT), peroxidase (POD) and superoxide dismutase (SOD) were determined to identify the difference resistance level of different sunflower varieties to respond broomrapes infecting. The results showed that the contents of  $\text{H}_2\text{O}_2$  and MDA were raised in sunflower seedlings infected with broomrapes, the increase of sensitive variety (3638C) was greater than those of tolerant variety (SH363-M) and resistant variety (TP-3313), and the reactive oxygen stress was even more severe. With the extension of parasitic time, CAT, POD and SOD activities showed a trend of increasing first and then decreasing, and the overall increase range of enzyme activity was TP-3313 > SH363-M > 3638C.

**Key words** Sunflower; *Orobancha cumana*;  $\text{H}_2\text{O}_2$ ; MDA; Antioxidant enzyme activity