

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202009040

张娜, 罗于洋, 马迎梅, 等. 盐胁迫对藜麦种子萌发的影响研究 [J]. 广西植物, 2022, 42(6): 1029–1039.  
ZHANG N, LUO YY, MA YM, et al. Effects of salt stress on seed germination of *Chenopodium quinoa* [J]. *Guihaia*, 2022, 42(6): 1029–1039.



## 盐胁迫对藜麦种子萌发的影响研究

张娜, 罗于洋\*, 马迎梅, 包斯琴毕力格, 明明

(内蒙古农业大学 沙漠治理学院, 荒漠生态系统保护与修复国家林业局重点实验室, 呼和浩特 010011)

**摘要:** 再生水资源可浇灌农田, 但水中含有的阴离子可使土壤产生盐胁迫。为研究盐胁迫对藜麦 (*Chenopodium quinoa*) 种子萌发特性及胚根、胚芽生长的影响, 该研究以 6 个藜麦品种 (红藜麦、国红藜麦、台红藜麦、台紫红藜麦、黄藜麦、台黄红藜麦) 为材料, 分别以 NaCl、Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>、NaHCO<sub>3</sub> 和对照 (CK) 处理 6 个藜麦品种种子, 测定其发芽率、胚根、胚芽抑制率等指标, 运用均方差决策法对不同藜麦品种耐盐性进行综合评价, 初步筛选出不同盐胁迫下耐盐性较强的品种。结果表明: (1) 三种盐胁迫中, Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 对种子萌发指标抑制作用最明显, 6 个藜麦品种的发芽率均相对较低, 一直保持在 5% 以下, 除黄藜麦、台黄红藜麦, 其余 4 个品种的活力指数和生长速率均为 0, 除黄藜麦外, Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 对其余 5 个藜麦品种的胚根、胚芽抑制率均达到 100%; NaCl 对种子萌发和生长的抑制作用较小, 甚至可促进胚根和胚芽生长, 国红藜麦和台黄红藜麦的生长速率在 NaCl 处理下始终高于对照, 在 9 h 和 21 h 时国红藜麦胚根抑制率为 -28.32% 和 -37.57%。(2) 运用均方差决策法对 6 个藜麦品种的萌发指标和生长指标进行综合评价结果显示, 国红藜麦对 NaCl、NaHCO<sub>3</sub> 抗性较高, 黄藜麦对 Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 抗性较高。综合以上结果表明, 盐胁迫不利于藜麦种子萌发及生长, 但在不同盐分地区种植适宜生长的品种可提高藜麦成活率, 提高其生长质量, 以达到藜麦园林绿化及再生水资源灌溉的要求。

**关键词:** 藜麦, 盐胁迫, 种子萌发, 发芽指数, 生长速率

中图分类号: Q945.78 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2022)06-1029-11

## Effects of salt stress on seed germination of *Chenopodium quinoa*

ZHANG Na, LUO Yuyang\*, MA Yingmei, BAOSIQIN Bilige, MING Ming

(Key Laboratory of State Forestry Administration for Desert Ecosystem Protection and Restoration, College of Desert Control Science and Engineering, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010011, China)

**Abstract:** Reclaimed water can irrigate farmland, but anions in water can cause salt stress to the plants. In order to study the effects of salt stress on seed germination characteristics, radicle and germ growth of *Chenopodium quinoa*, this experiment was designed to measure germination rate, germination vigor, radical and germ elongation inhibition rate in six types of quinoa cultivars (Red quinoa, China-red quinoa, Tai-red quinoa, Tai purple-red quinoa, Yellow quinoa,

收稿日期: 2021-05-26

基金项目: 内蒙古自然科学基金(2018BS03003); 内蒙古农业大学高层次人才引进科研启动项目(NDYB2017-12) [Supported by Inner Mongolia Natural Science Foundation (2018BS03003); High Level Talents Introduction and Scientific Research Program of Inner Mongolia Agricultural University (NDYB2017-12)]。

第一作者: 张娜(1995-), 硕士研究生, 主要从事水土保持与荒漠化防治方面的研究, (E-mail) 1021840983@qq.com。

\*通信作者: 罗于洋, 博士, 副教授, 主要从事植物资源保护与利用方面的研究, (E-mail) luo680715@163.com。

and Tai yellow-red quinoa) under three types of salt treatments ( $\text{NaCl}$ ,  $\text{Na}_2\text{SO}_4$ ,  $\text{NaHCO}_3$  and control). The salt tolerance of different quinoa varieties was comprehensively evaluated by using the mean square error decision method, and the varieties with strong salt tolerance under different salt stresses were preliminarily selected. The results were as follows: (1)  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  had the most obvious inhibition effect on germination index of seeds, and the germination rates of six quinoa varieties were relatively low, which kept below 5%, and growth rates in which values were all 0 in four of the cultivars except for Yellow and Tai yellow-red quinoa. The inhibition rates of  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  on radicle and germ of the other five quinoa varieties were 100% except for Yellow quinoa, the growth rates of China-red quinoa and Tai yellow-red quinoa under  $\text{NaCl}$  treatment were higher than that of the control, at 9 h and 21 h, the radicle inhibition rates were -28.32% and -37.57%. (2) The results of the mean square error decision method showed that China-red quinoa had higher resistance to  $\text{NaCl}$  and  $\text{NaHCO}_3$ , and Yellow quinoa had higher resistance to  $\text{Na}_2\text{SO}_4$ . All the above results indicate that salt stress is not conducive to the seed germination and growth of quinoa, but planting suitable varieties in different salt areas can improve the survival rate and growth quality of quinoa, so as to reach the requirements of landscaping using reclaimed water as irrigation.

**Key words:** *Chenopodium quinoa* (quinoa), salt stress, seeds germination, germination index, growth rate

由于中国水资源短缺,人均水资源稀少,城市水资源供需产生诸多矛盾(白保勋,2010)。良好地运用再生水资源为灌溉水源成为解决水资源短缺和水污染问题的关键途径。再生水是城市污水经过适当再生工艺处理后含有氮、磷、有机质等营养元素的水,可改善土壤环境,并为植物提供营养元素(胡廷飞等,2020),然而研究认为,再生水中含有较多  $\text{HCO}_3^-$ 、 $\text{Cl}^-$ 、 $\text{CO}_3^{2-}$ 、 $\text{Na}^+$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ 、 $\text{Ca}^{2+}$  离子(赵全勇等,2017),灌溉后会增加土壤盐分,使土壤发生盐碱化,对植物产生盐胁迫。盐胁迫下,植物主要通过吸收无机盐离子进行渗透调节,防止细胞脱水(杨小菊等,2013),但高盐环境导致  $\text{Na}^+$  涌入胞内,打破植物体内的离子动态平衡,使植物产生渗透胁迫和离子胁迫,改变植物细胞内部离子浓度和种类(丁俊男和迟德富,2014),进而引起植物生理(朱金方等,2015)、内源激素(张敏等,2008)、酶系统(孙国荣等,2001)、形态(于畅等,2014)等发生改变,严重时可使植物萎蔫死亡。因此,研究了解植物对盐碱环境的适应性,筛选耐盐植物对利用再生水资源和城市节约用水具有重要意义。

藜麦(*Chenopodium quinoa*)是藜科一年生植物,籽实含有丰富的蛋白质、维生素、氨基酸和矿物质等营养元素(Bhargava et al., 2007; Antonio et al., 2010)及其他植物所缺乏而人体必需的赖氨酸(王黎明等,2014)。因此,藜麦在食品领域中具有广阔的发展前景。藜麦不仅有食用价值,而且因其颜色多样的花序(白色、黄色、深红、紫色等)而具有较高的景观价值。若能将这些观赏价值高的

藜麦经济作物用于城市绿化中,则可丰富园林绿化模式,形成城市绿化中独特的农作物景观。藜麦还具有一定的耐盐碱性,不同品种的耐受性阈值不同,但盐分浓度过高同样可导致藜麦的死亡。顾闽峰等(2017)发现当  $\text{NaCl}$  浓度为 0.6% 时可促进盐藜 47 号、48 号种子的生长,当  $\text{NaCl}$  浓度为 1.8% 时盐藜 47 号、48 号种子的根抑制率接近 100%,严重抑制种子的生长。杨发荣等(2017)研究了 3 个藜麦品种在  $\text{NaCl}$  胁迫下的生理响应,发现陇藜 1 号在  $500 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  浓度下可溶性糖含量、可溶性蛋白含量、脯氨酸含量等指标显著高于其他 2 个品种,表明该品种具有良好的耐盐性。因此,本文通过研究藜麦不同品种在盐胁迫下的萌发特性及不同类型藜麦品种对盐胁迫的响应,使用均方差决策法综合藜麦各发芽指标,筛选出具有多重耐盐性的藜麦品种,以期对藜麦品种的耐盐性筛选和园林绿化提供理论依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 试验材料

供试 6 个品种的藜麦种子(红藜麦、国红藜麦、台红藜麦、台紫红藜麦、黄藜麦、台黄红藜麦)由内蒙古益稷公司提供。

### 1.2 试验设计

采用滤纸皿床发芽试验,供试培养皿用蒸馏水清洗干净后在高温灭菌锅中灭菌晾干后备用。选取籽粒饱满,大小一致,无病虫害的藜麦种子,

用 0.5% 的高锰酸钾消毒 30 min, 蒸馏水冲洗干净后待用。将 100 粒种子放入事先铺有 2 层滤纸的培养皿中, 分别加入 5 mL 200 mmol · L<sup>-1</sup> 的 NaCl、Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>、NaHCO<sub>3</sub>, 以蒸馏水处理组作为对照 (CK), 每个处理 4 次重复, 将培养皿置于 25 °C 的培养箱中进行培养, 待 6 h 后, 每隔 3 h 记录种子萌发数, 测量胚根和胚芽的长度。

### 1.3 种子萌发指标计算

种子萌发指标按如下公式计算 (黄振英等, 2001; 毛培春和王勇, 2004; 郜少敏等, 2019):

$$\text{发芽率 } G = n/N \times 100\% \quad (1)$$

式中:  $n$  为萌发种子数;  $N$  为培养皿中种子数。

$$\text{发芽指数 } G_i = \sum (G_i/D_i) \quad (2)$$

式中:  $G_i$  为  $t$  日萌发数;  $D_i$  为相应的萌发天数。

$$\text{活力指数 } I_v = S \times G_i \quad (3)$$

$$\text{生长速率} = L / \sum [N_i \times (D_i - D_i + 0.5)] \quad (4)$$

根伸长抑制率 = (对照胚根长 - 处理胚根长) / 对照胚根长 × 100% (5)

芽伸长抑制率 = (对照胚芽长 - 处理胚芽长) / 对照胚芽长 × 100% (6)

式中:  $L$  为每一培养皿全部萌发种子胚根长度的总和;  $S$  为胚根长度加胚轴长, 单位 cm;  $N_i$  为第  $i$  天萌发的种子数;  $D_i$  为实验持续的天数;  $D_i$  为第  $i$  天。

### 1.4 数据分析

1.4.1 评价指标标准化 采用极差变换法 (易鹏涛等, 2018) 将数据进行无量纲标准化处理, 经过标准化处理后所有指标都会满足 [0, 1] 的范围, 并且最终所有指标都会转化为正向指标, 优化后最优结果趋近于 1, 最差结果趋近于 0。具体计算公式如下:

$$G_{ij} = \frac{B_i - B_{\min}}{B_{\max} - B_{\min}} \quad (\text{正向指标}) \quad (7)$$

$$G_{ij} = \frac{B_{\max} - B_i}{B_{\max} - B_{\min}} \quad (\text{逆向指标}) \quad (8)$$

式中:  $G_{ij}$  为指标标准化后的值;  $B_i$  为第  $i$  项指标的测定值;  $B_{\max}$  为该指标中的最大值;  $B_{\min}$  为该指标中的最小值。

1.4.2 基于均方差决策法的萌发指标综合评价 采用均方差决策法对 3 种盐胁迫下 6 种藜麦萌发指标进行综合评价。用标准化后的值作为各评价指标随机变量的取值, 计算出随机变量的均值、均方差, 将这些均方差归一化, 获得各指标的权重系

数, 最后使用权重系数和各发芽指标标准化后的值计算不同盐胁迫下 6 种藜麦的综合得分 (易鹏涛等, 2018)。具体计算步骤如下:

(1) 计算随机变量的均值  $E(G_j)$ :

$$E(G_j) = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n G_{ij} \quad (9)$$

(2) 计算指标集  $G_j$  的均方差

$$\sigma(G_j) = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (G_{ij} - E(G_j))^2} \quad (10)$$

(3) 计算指标集  $G_j$  的权重系数:

$$W(G_j) = \frac{\sigma(G_j)}{\sum_{j=1}^m \sigma(G_j)} \quad (11)$$

(4) 多指标决策与排序

$$D_i(W) = \sum_{j=1}^m G_{ij} W(G_j) \quad (12)$$

1.4.3 单因素方差分析 用 Microsoft Excel 2018 软件进行数据整理, 用 SPSS Statistics 20 软件进行单因素方差 (ANOVA) 分析, 采用 LSD 法和 DUNCAN 法进行多重比较和显著性检验 ( $P < 0.05$ )。用 Origin 2018 软件绘图。

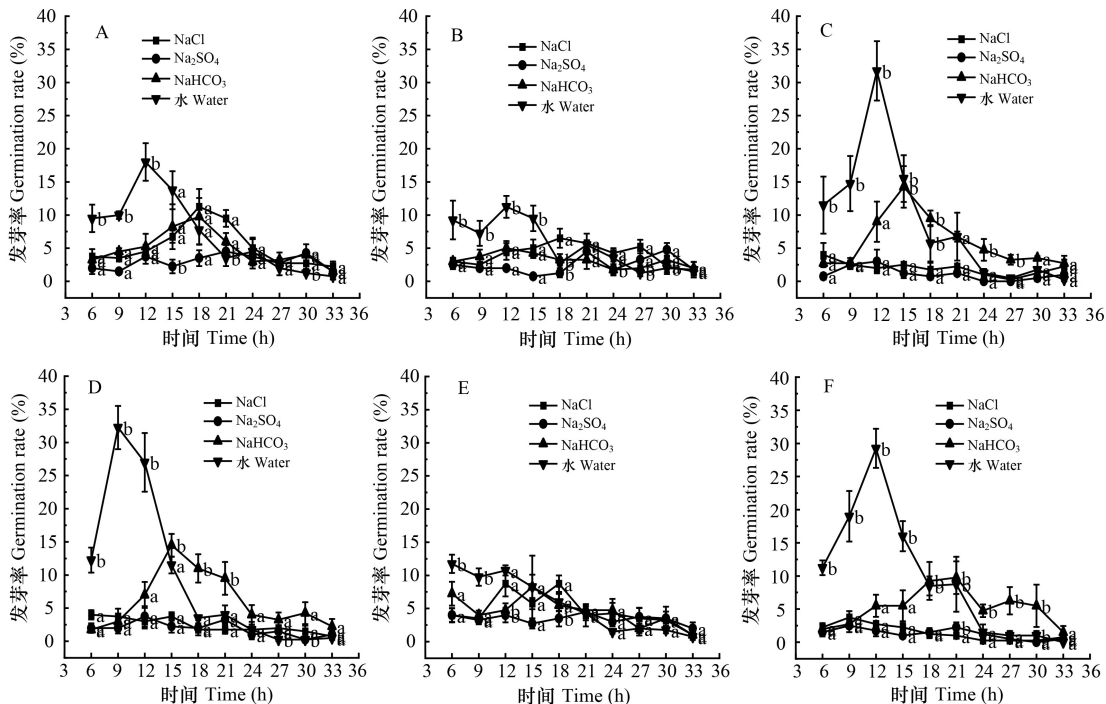
## 2 结果与分析

### 2.1 3 种盐胁迫对藜麦发芽率的影响

经盐溶液处理的藜麦发芽率 18 h 后普遍高于对照, 直至试验结束 (图 1)。不同盐胁迫对种子萌发率的抑制作用差别较大, Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 对 6 个藜麦品种的抑制作用比较明显, 其发芽率随着时间推移而小范围浮动, 且发芽率相对较低, 一直在 5% 以下, 在国红藜麦 30 h 时达到最高, 为 4.75% (图 1: B)。经 NaHCO<sub>3</sub> 处理的红藜麦、台红藜麦、台紫红藜麦、台黄红藜麦在发芽中期发芽率得到显著提升 (图 1: A、C、D、E), 在台紫红藜麦 18 h 时发芽率最高, 为 14.5%, 是同时期 NaCl、Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 的 3.87、6.44 倍 (图 1: D)。

### 2.2 3 种盐胁迫对藜麦发芽指数的影响

经 Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 处理的 6 个藜麦品种发芽指数均为最低 (图 2), 台红藜麦 33 h 时最低, 为 3.83, 低于 NaCl 51.03% 和 NaHCO<sub>3</sub> 75.23% (图 2: C)。经 NaHCO<sub>3</sub> 处理的藜麦发芽指数均为最高 (对照除外), 其中黄藜麦在 33 h 时达到最大值, 为 16.2, 分别高于 NaCl 13.45% 和 Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 34.70% (图 2: E)。6 个品种中, 台红、台紫红、台黄红藜麦在发芽前



A. 红藜麦; B. 国红藜麦; C. 台红藜麦; D. 台紫红藜麦; E. 黄藜麦; F. 台黄红藜麦。下同。不同小写字母表示不同盐溶液对该藜麦品种影响差异显著 ( $P < 0.05$ )。

A. Red quinoa; B. China-red quinoa; C. Tai-red quinoa; D. Tai purple-red quinoa; E. Yellow quinoa; F. Tai yellow-red quinoa. The same below. Different lowercase letters indicate that the effects of different salt types on *Chenopodium quinoa* species are significantly different ( $P < 0.05$ ).

图 1 不同盐溶液对藜麦种子发芽率的影响(平均值±标准误差)。

Fig. 1 Effects of different salt types on the germination rates of *Chenopodium quinoa* seeds ( $\bar{x} \pm s_x$ )

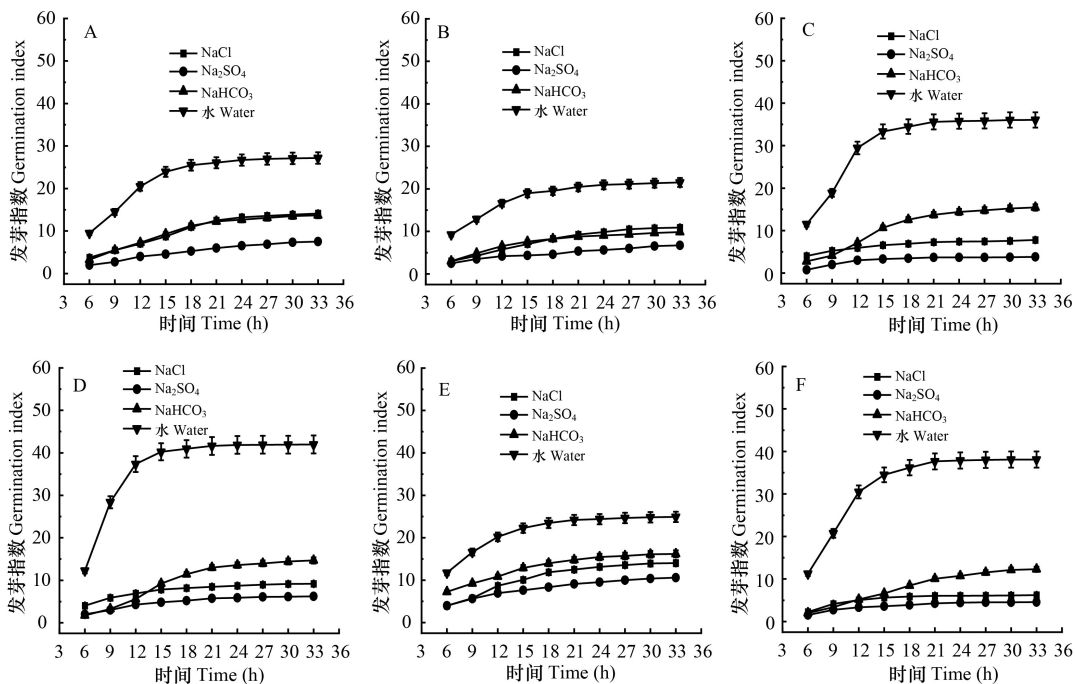


图 2 不同盐溶液对藜麦种子发芽指数的影响(平均值±标准误差)

Fig. 2 Effects of different salt types on the germination indexes of *Chenopodium quinoa* seeds ( $\bar{x} \pm s_x$ )



12 h, 经  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  处理的种子发芽指数高于  $\text{NaHCO}_3$  的发芽指数; 12 h 之后  $\text{NaHCO}_3$  发芽指数高于  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  (图 2: C、D、F); 国红藜麦在 18 h 时才发生上述变化(图 2: B)。

### 2.3 3 种盐胁迫对藜麦活力指数的影响

活力指数代表种子迅速整齐萌发的发芽潜能、生长和生产潜力。在逆境条件下, 种子活力指数越高, 代表种子抗逆性越好(吴彦等, 2004)。NaCl 对藜麦的抑制作用较其他两种盐低。6 个品种中, 国红藜麦对 NaCl 抗性较高, 其活力指数明显高于其他 5 个品种, 在 33 h 时, 国红藜麦活力指数分别比红、台红、台紫红、黄、台黄红藜麦高 47.66%(图 3: A)、73.31%(图 3: C)、63.85%(图 3: D)、59.90%(图 3: E)、75.68%(图 3: F)。红藜麦、国红藜麦、台红藜麦、台紫红藜麦对  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  抗性较小, 其活力指数均为 0(图 3: A-D)。

### 2.4 3 种盐胁迫对藜麦生长速率的影响

3 种盐溶液对藜麦胚根生长速率的影响不同, 试验初期, NaCl 处理的红藜麦生长速率高于对照, 随时间推移, NaCl 处理的红藜麦生长速率不断下降, 最终在 12 h 时生长速率低于对照, 最低为 0.14 (30 h 时)(图 1: A)。NaCl 处理的国红藜麦胚根生长速率高于对照, 在 9 h 时达到最高, 是对照的 5.71 倍, 但在  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  影响下生长速率为 0(图 1: B)。NaHCO<sub>3</sub> 处理的台紫红藜麦在 6 h 时生长速率为 0.78, 分别为同时期对照和  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  的 2.05 倍和 9.15 倍, 随后大幅下降, 到 33 h 时接近于 0(图 4: D)。NaCl 对藜麦胚根生长速率影响不明显, 对于国红藜麦和台黄红藜麦起到促进作用(图 4: B、F), 但  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  抑制了胚根生长, 除黄藜麦和台黄红藜麦之外, 其他 4 个品种的生长速率均为 0(图 4: A-D)。

### 2.5 3 种盐胁迫对藜麦胚根抑制率的影响

随时间推移, NaCl 对红藜麦的胚根抑制率不断增加, 从初始 12.47% 增加到 30 h 时 85.02%,  $\text{NaHCO}_3$  抑制率也从 84.85% 增加到 98.24%(图 5: A)。NaCl 对国红藜麦胚根一直处于较低抑制状态且抑制作用随时间的增加而减弱。6 h 时抑制率为 42.92%, 30 h 时为 12.11%, 在 9 h 时和 21 h 时为 -28.32% 和 -37.57%, 说明 NaCl 促进了胚根的生长(图 5: B)。盐溶液对其余 4 种藜麦也均有影响, 且时间越长, 抑制率越高, 其中  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  对胚根抑制作用较大, 除黄藜麦和台黄红藜麦外, 其他

胚根抑制率为 100%(图 5: A-D)。盐溶液对胚根抑制的影响大小顺序为  $\text{Na}_2\text{SO}_4 > \text{NaHCO}_3 > \text{NaCl}$ 。

### 2.6 3 种盐胁迫对藜麦胚芽抑制率的影响

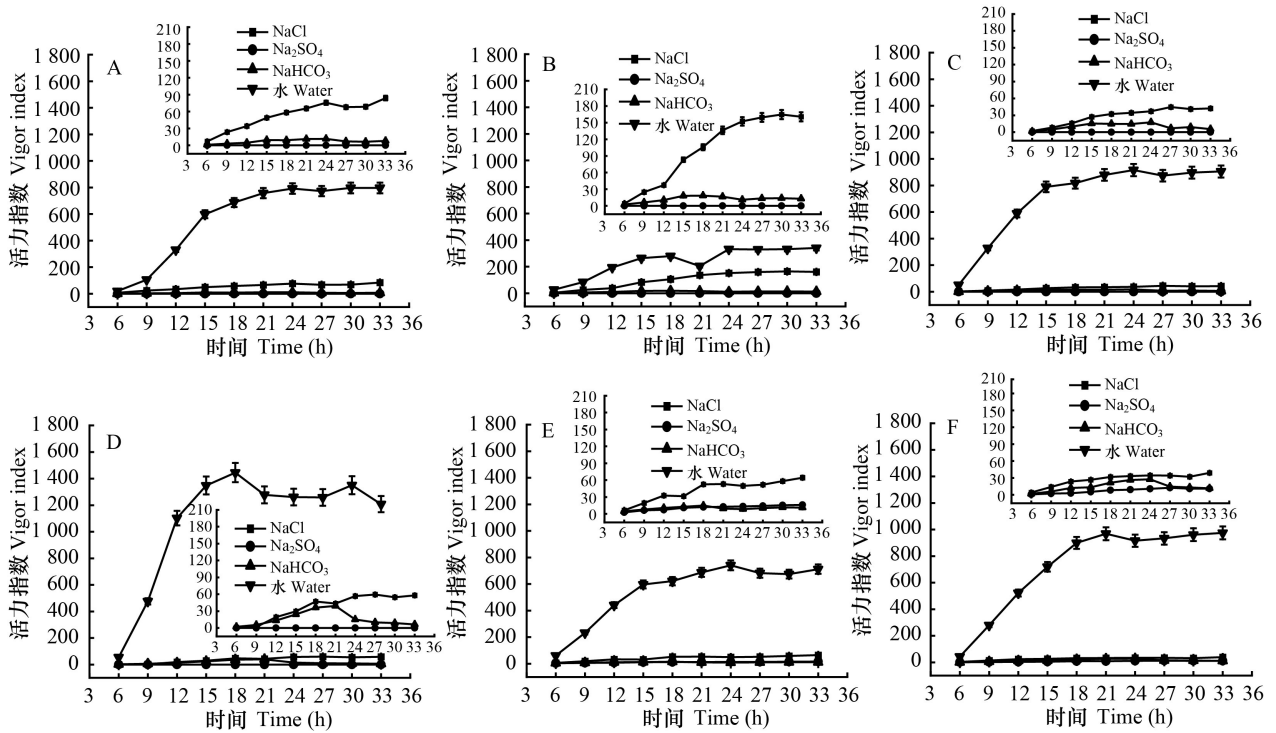
盐胁迫 6 h 时, 3 种盐对国红藜麦抑制率达到 100%(图 6: B), 而对其他 5 个品种的抑制率均为 0%(图 6: A、C、D、E、F)。从 9 h 起, 盐溶液开始抑制胚芽伸长, 且  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  的抑制率为 100%(图 6: A-E)。NaCl 处理的国红藜麦在 15 h 时抑制率低于 0%, 在 21 h 时抑制率最低, 为 -81.25%(图 6: B)。Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 处理的台黄红藜麦, 其胚芽伸长抑制率 < 100%, 且随时间推移, 胚芽抑制率呈下降趋势, 从 6 h 的 97.47% 到 33 h 的 77.49%, 下降了 20.50%, 说明台黄红藜麦抵抗盐胁迫的能力较高(图 6: F)。

### 2.7 藜麦种子萌发综合评价

使用均方差决策法综合各萌发指标, 对 3 种盐分下各藜麦萌发进行评价, 各指标得分值及排序见表 1-3。通过均方差决策法对不同盐胁迫下各藜麦的萌发指标的评价能够综合筛选出耐盐性最好的藜麦品种。均方差决策法显示, NaCl 处理下国红藜麦萌发情况最好, 而台红藜麦萌发情况最差;  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  处理下黄藜麦萌发情况最好, 而台红藜麦藜麦萌发情况最差;  $\text{NaHCO}_3$  处理下国红藜麦萌发情况最好, 而台红藜麦藜麦萌发情况最差。

## 3 讨论

种子萌发是植物生命的开始, 是植物整个生长过程中最为重要, 也是最脆弱的阶段, 因其极易受到外界环境的影响, 其中盐碱胁迫对种子萌发影响较大(李亚萍等, 2019), 因而在种子萌发阶段进行植物品种耐盐性筛选是一种常用的育种方式。种子发芽率、发芽指数、活力指数、生长速率是衡量种子萌发情况的常用指标, 可综合反映盐胁迫对种子的影响(杨永义等, 2019; 陈雅昕等, 2019)。本研究中, 6 个藜麦品种在 3 种盐溶液影响下发芽率、发芽指数、活力指数、生长速率总体呈现出相对一致的规律: 发芽率、生长速率先升高后降低, 发芽指数、活力指数随着时间缓慢升高。由此可看出, 盐胁迫对藜麦种子萌发阶段影响较小。在种子萌发过程中, 感受到盐胁迫的“刺激”, 藜麦开启渗透调节作用, 加快种子生长速率, 保证种子可正常萌发, 但胁迫时间过长会导致体内离子积累过多, 产生离子胁迫, 这时渗透胁迫与离子



图中小图代表无对照情况下3种盐胁迫作用的变化趋势。

Small figures in big figures indicate the changes without three types of salt stresses.

图3 不同盐溶液对藜麦种子活力指数的影响(平均值±标准误差)

Fig. 3 Effects of different salt types on the vigor indexes of *Chenopodium quinoa* seeds ( $\bar{x} \pm s_x$ )

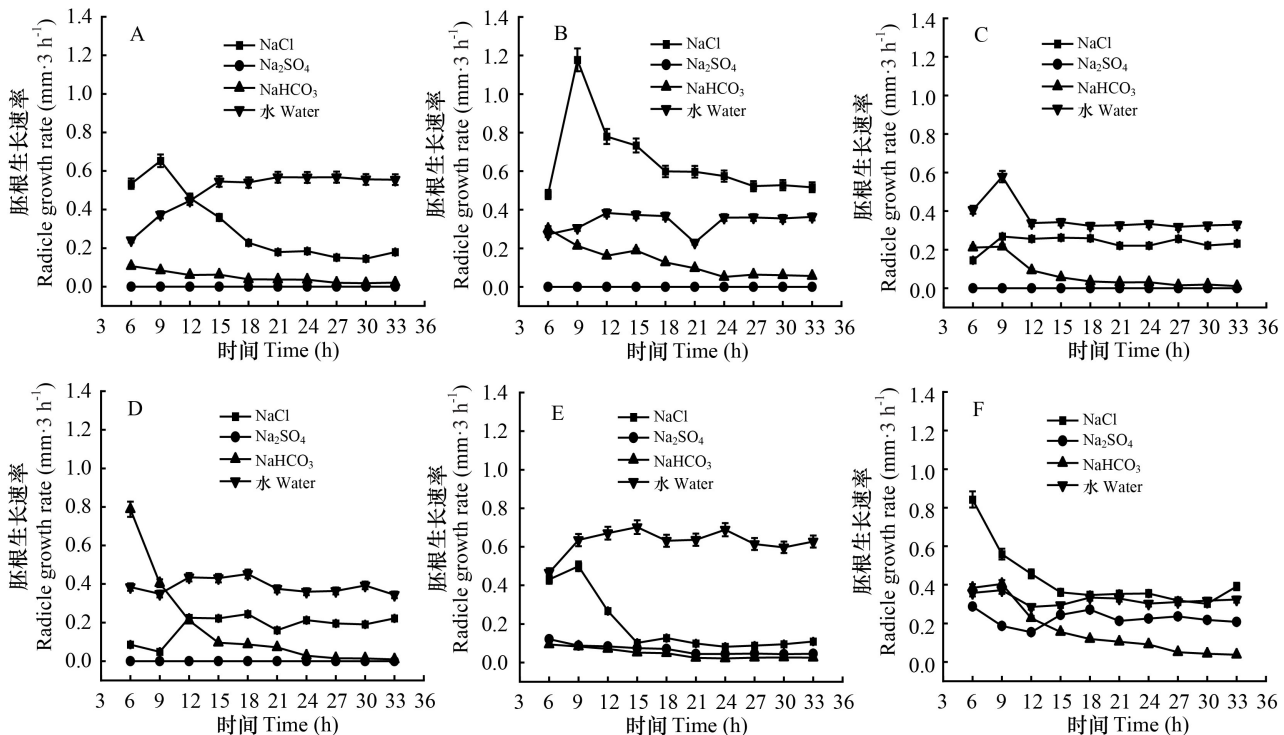


图4 不同盐溶液对藜麦种子胚根生长速率的影响(平均值±标准误差)

Fig. 4 Effects of different salt types on the radicle growth rates of *Chenopodium quinoa* seeds ( $\bar{x} \pm s_x$ )

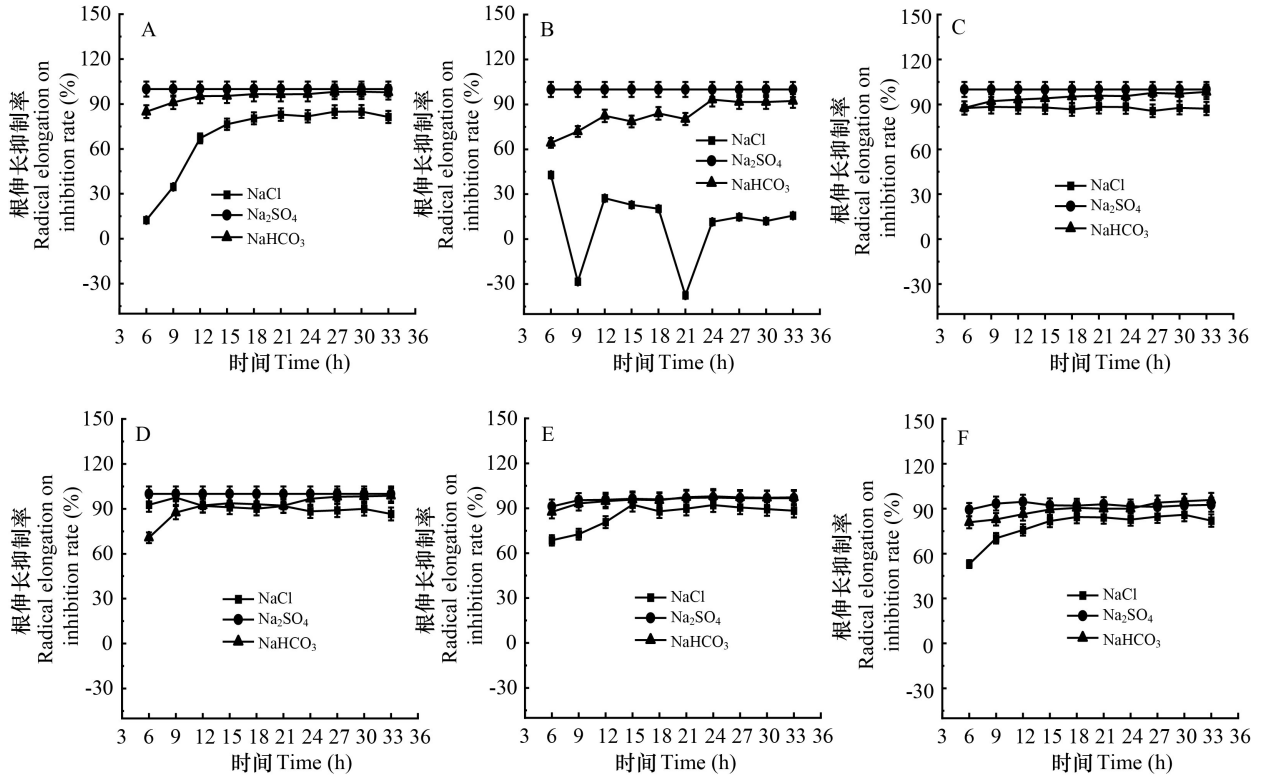


图 5 不同盐溶液对藜麦种子胚根伸长抑制率的影响(平均值±标准误差)

Fig. 5 Effects of different salt types on the inhibition rates of radical elongation in *Chenopodium quinoa* seeds ( $\bar{x} \pm s_x$ )

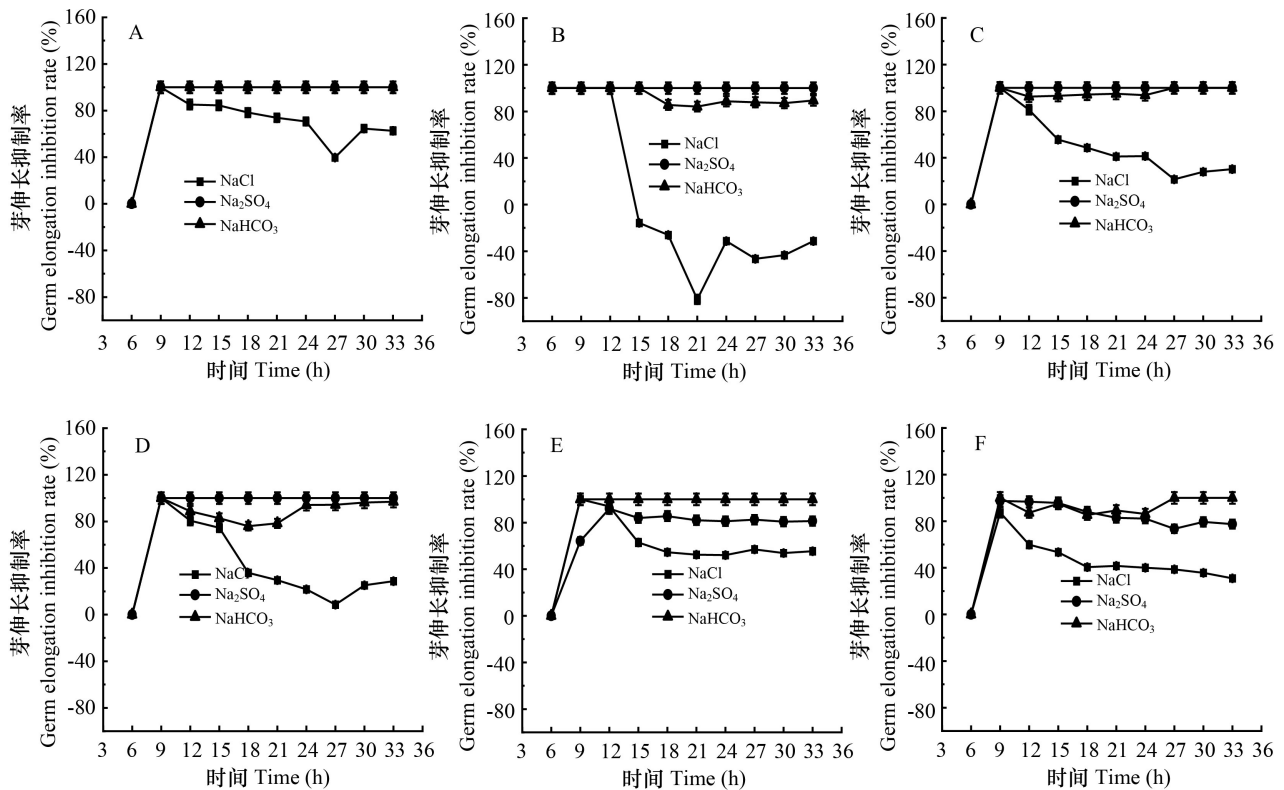


图 6 不同盐溶液对藜麦种子胚芽伸长抑制率的影响(平均值±标准误差)

Fig. 6 Effects of different salt types on the inhibition rates of germ elongation in *Chenopodium quinoa* seeds ( $\bar{x} \pm s_x$ )

表 1 NaCl 处理下藜麦各评价指标  $D_i(W)$  值及得分情况Table 1  $D_i(W)$  values and scores of quinoa under NaCl treatment

品种 Variety	发芽率 Germination rate	发芽指数 Germination index	活力指数 Vigor index	胚根生长速率 Radicle growth rate	根伸长抑制率 Radical elongation inhibition rate	芽伸长抑制率 Germ elongation inhibition rate	综合得分 Comprehensive score	综合评价排序 Ranking of comprehensive evaluation
台红藜麦 Tai-red quinoa	0.02	0.04	0	0.05	0	0.05	0.16	6
红藜麦 Red quinoa	0.18	0.18	0.05	0.03	0.02	0	0.46	2
台紫红藜麦 Tai purple-red quinoa	0.05	0.07	0.02	0.05	0	0.06	0.25	4
国红藜麦 China-red quinoa	0.13	0.11	0.14	0.16	0.17	0.16	0.87	1
台黄红藜麦 Tai yellow-red quinoa	0	0	0	0.11	0.02	0.05	0.18	5
黄藜麦 Yellow quinoa	0.16	0.18	0.03	0	0	0.01	0.38	3

表 2  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  处理下藜麦各评价指标  $D_i(W)$  值及得分情况Table 2  $D_i(W)$  values and scores of quinoa under  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  treatment

品种 Variety	发芽率 Germination rate	发芽指数 Germination index	活力指数 Vigor index	胚根生长速率 Radicle growth rate	根伸长抑制率 Radical elongation inhibition rate	芽伸长抑制率 Germ elongation inhibition rate	综合得分 Comprehensive score	综合评价排序 Ranking of comprehensive evaluation
台红藜麦 Tai-red quinoa	0	0	0	0	0	0	0	6
红藜麦 Red quinoa	0.13	0.08	0	0	0	0	0.21	3
台紫红藜麦 Tai purple-red quinoa	0.06	0.05	0	0	0	0	0.11	5
国红藜麦 China-red quinoa	0.09	0.06	0	0	0	0	0.15	4
台黄红藜麦 Tai yellow-red quinoa	0.01	0.02	0.12	0.16	0.17	0.19	0.67	2
黄藜麦 Yellowquinoa	0.16	0.14	0.18	0.04	0.07	0.16	0.75	1

表 3  $\text{NaHCO}_3$  处理下藜麦各评价指标  $D_i(W)$  值及得分情况Table 3  $D_i(W)$  values and scores of quinoa under  $\text{NaHCO}_3$  treatment

品种 Varieties	发芽率 Germination rate	发芽指数 Germination index	活力指数 Vigor index	胚根生长速率 Radicle growth rate	根伸长抑制率 Radical elongation inhibition rate	芽伸长抑制率 Germ elongation inhibition rate	综合得分 Comprehensive score	综合评价排序 Ranking of comprehensive evaluation
台红藜麦 Tai-red quinoa	0.15	0.14	0	0.01	0.01	0	0.31	6
红藜麦 Red quinoa	0.09	0.11	0.06	0.04	0.02	0	0.32	5
台紫红藜麦 Tai purple-red quinoa	0.16	0.12	0.02	0	0	0.05	0.35	4
国红藜麦 China-red quinoa	0	0	0.18	0.16	0.16	0.17	0.67	1
台黄红藜麦 Tai yellow-red quinoa	0.12	0.06	0.15	0.10	0.08	0	0.51	2
黄藜麦 Yellow quinoa	0.08	0.16	0.14	0.06	0.04	0	0.48	3



胁迫共同作用导致种子无法正常萌发,最终导致发芽率下降。研究发现,盐胁迫对燕麦(罗志娜等,2012)、白榆种子(朱建峰等,2020)萌发具有相似的影响。盐胁迫对种子的萌发、形态、细胞、生理、分子等水平产生影响,当胁迫严重时,会抑制植物的生长(李亚萍等,2019;陈雅昕等,2019)。赵颖等(2019)研究混合盐碱胁迫对藜麦种子萌发的影响,发现中性盐 NaCl 与  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  对藜麦抑制作用较低。然而,在本研究中, $\text{Na}_2\text{SO}_4$  和碱性盐  $\text{NaHCO}_3$  对胚根、胚芽的抑制作用较大,除黄藜麦外, $\text{Na}_2\text{SO}_4$  对其余 5 个藜麦品种的抑制率均达到 100%。NaCl 对藜麦胚根和胚芽抑制程度最小,并可促进胚根胚芽的生长。这与潘平新等(2021)、王晓航等(2020)得出的结论一致,而李珍等(2019)、卫红萍和王静(2020)研究也发现 NaCl 抑制植物的生长。NaCl 胁迫对不同植物种子的抑制效果各不相同,这是因为不同植物对不同盐的耐受能力各不相同,不同种子生理代谢也存在一定差异(李善家等,2016),对于不同品种亦如此。碱胁迫与盐胁迫对植物的抑制机理不同,盐胁迫主要通过渗透作用与离子毒害抑制植物生长,而碱胁迫在此基础上还包括了较高的 pH 值,这种作用可能会使种子发生离子失衡,从而增加碱胁迫对植物的伤害(张通颖等,2019)。这与国内很多植物耐盐碱性的研究结果相似:颜宏等(2005)对羊草(*Leymus chinensis*)和向日葵(*Helianthus annuus*)进行盐胁迫和碱胁迫处理时,碱胁迫对植物的损伤远大于盐胁迫;低浓度中性盐对栓皮栎种子起到促进作用,而碱性盐则抑制栓皮栎种子萌发(李志萍等,2015);盐、碱胁迫对芸豆(*Phaseolus vulgaris*)种子萌发也有同样的影响(郑丽娜等,2018)。再生水经过处理后仍含有一定量的离子,会对植物生长产生一定的抑制作用,因此,再生水灌溉应以耐盐植物为主。本研究发现,盐胁迫对藜麦种子萌发及生长具有抑制作用,3 种盐中,中性盐 NaCl 对藜麦的影响最小并对个别品种起到促进作用,碱性盐则完全抑制藜麦的生长,因此若在种植藜麦的地区使用再生水资源进行灌溉时应注意尽量去除水中的碱性离子,以保证植物的正常生长。

植物的耐盐性是由多种因素相互作用而构成一个较为复杂的综合性状,选择不同的耐盐指标可能得出不同的结果(李珍等,2019),这时就需要对

各项指标进行综合评价,这时常用到隶属函数法,该方法应用得较早,各方面也比较成熟,但该方法客观性较差,具有较强的主观性。均方差决策法常用于城镇化水平和集约度的评价(任彩凤等,2019;朱靖等,2020),也有文章使用该方法对不同培育措施的草地进行评价,通过对相关的指标进行计算处理,客观赋以权重(董云龙等,2015)。本文通过均方差决策法对种子萌发各项指标进行客观的综合评价,发现 NaCl 通过限制种子胚根生长从而抑制种子生长,在该处理下台红、红、黄藜麦的胚根抑制率为最高,国红藜麦萌发情况最好,其生长速率最快,而对胚根、胚芽抑制效果最不明显。 $\text{Na}_2\text{SO}_4$  对种子抑制效果最明显,其主要影响种子活力指数、生长速率、根伸长抑制率和芽伸长抑制率,6 种藜麦中黄藜麦表现最好,发芽率、活力指数、发芽指数均高于其他品种。 $\text{NaHCO}_3$  对胚芽抑制率影响较大,其中国红藜麦在该处理下生长最好,其发芽率、发芽指数较低,但活力指数、生长速率均高于其他品种,而胚根、胚芽抑制率低于其他品种。盐胁迫下,植物根系最早感受到逆境胁迫信号,并产生相应的生理反应(卢艳敏,2012)。张利霞等(2015)研究盐碱胁迫对夏枯草(*Peunella vulgaris*)种子萌发的影响,发现幼根对盐分胁迫更加敏感。本研究发现,当种子正常萌发后,胚根直接接触盐溶液,从而使更多盐离子进入植物体内,进一步加剧体内离子紊乱,最终使已正常萌发的种子死亡。台黄红藜麦在 3 种盐胁迫下均可萌发和生长,并且在生长环境较为严酷的  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  环境下有较为良好的发育空间,说明台黄红藜麦对复合盐环境有较强的适应力,具有较强的推广应用价值。

## 4 结论

3 种不同盐胁迫处理下,不同藜麦品种种子的发芽率、生长速率、活力指数及根长与对照相比差异较显著。6 个藜麦品种经 NaCl 处理的综合排序为国红>红>黄>台紫红>台黄红>台红,经  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  处理的排序为黄>台黄红>红>国红>台紫红>台红,经  $\text{NaHCO}_3$  处理的排序为国红>台黄红>黄>台紫红>红>台红。综合三种盐胁迫对 6 个藜麦品种的抑制程度排序为  $\text{Na}_2\text{SO}_4 > \text{NaHCO}_3 > \text{NaCl}$ 。

结合本文试验结果,6 个藜麦品种中,国红藜麦适合生长在 NaCl、 $\text{NaHCO}_3$  严重的盐碱化的地

区;黄藜麦适合生长在  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  严重的盐碱化地区;  
台黄红藜麦适合生长在复合盐碱化地区。

## 参考文献:

ANTONIO VG, MARGARITA M, JUDITH V, et al., 2010. Nutrition facts and functional potential of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) an ancient Andean grain: A review [J]. *J Sci Food Agric*, 90(15): 2541-2547.

BAI BX, 2010. Slow rate eco-treatment for domestic wastewater with *Populus simonii* plantation [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University: 15-44. [白保勋, 2010. 城镇生活污水杨树林地慢速渗滤生态处理研究 [D]. 南京: 南京农业大学: 15-44.]

BHARGAVA A, SHUKLA S, OHRI D, 2007. Genetic variability and interrelationship among various morphological and quality traits in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) [J]. *Field Crop Res*, 101(1): 104-116.

CHEN YX, DENG JJ, ZHOU YB, et al., 2019. Response of seed germination of *Lycium barbarum* from different provenances to salt and alkali stress [J]. *Jiangsu Agric Sci*, 47(6): 96-100. [陈雅昕, 邓娇娇, 周永斌, 等, 2019. 不同种源黑果枸杞种子萌发对盐碱胁迫的响应 [J]. *江苏农业科学*, 47(6): 96-100.]

DING JN, CHI DF, 2014. Effects of mixed saline alkali stress on seed germination and root growth of *Morus alba* [J]. *J Centr S Univ For Technol*, 34(12): 78-82. [丁俊男, 迟德富, 2014. 混合盐碱胁迫对桑树种子萌发和根系生长的影响 [J]. *中南林业科技大学学报*, 34(12): 78-82.]

DONG YL, HU XZ, CHEN JG, et al., 2015. Evaluation of alpine meadow with different cultivation measures based on mean square error weight method [J]. *Grassl Turf*, 35(6): 46-50. [董玉龙, 胡新振, 陈建纲, 等, 2015. 基于均方差权重法对不同培育措施高寒草甸的现状评价 [J]. *草原与草坪*, 35(6): 46-50.]

GAO SM, GENG YQ, CONG RC, et al., 2019. Effects of alkali stress on seed germination and seedling growth of *Suaeda salsa* [J]. *Sci Soil Water Conserv Chin*, 17(6): 126-131. [郭少敏, 耿玉清, 丛日春, 等, 2019. 碱胁迫对碱蓬种子萌发及幼苗生长的影响 [J]. *中国水土保持科学*, 17(6): 126-131.]

GB/T 19923—2005, 2005. The reuse of urban recycling water — Water quality standard for industrial uses [S]. Beijing: Standards Press of China [GB/T 19923—2005, 2005. 城市污水再生利用工业用水水质 [S]. 北京: 中国标准出版社.]

GU MF, WANG ND, WANG J, et al., 2017. Effects of salt stress on germination rate and seedling growth of different *Quinoa* varieties [J]. *Jiangsu Agric Sci*, 45(22): 77-80. [顾闽峰, 王乃顶, 王军, 等, 2017. 盐胁迫对不同藜麦品种发芽率及幼苗生长的影响 [J]. *江苏农业科学*, 45(22): 77-80.]

HU TF, WANG H, TAN S, 2020. Effects of reclaimed water irrigation mode on soil aggregate and its organic carbon distribution [J]. *J Agric Environ Sci*, 39(1): 143-151. [胡廷飞, 王辉, 谭帅, 2020. 再生水灌溉模式对土壤团聚体及其有机碳分布的影响 [J]. *农业环境科学学报*, 39(1): 143-151.]

HUANG ZY, ZHANG XS, YITZCHAK G, et al., 2001. Effects

of light, temperature and salinity on seed germination of *Haloxylon ammodendron* [J]. *J Plant Physiol*, 27(3): 275-280. [黄振英, 张新时, YITZCHAK G, 等, 2001. 光照、温度和盐分对梭梭种子萌发的影响 [J]. *植物生理学报*, 27(3): 275-280.]

LI SJ, HAN DH, WANG EJ, et al., 2016. Effects of exogenous betaine on seed germination and seedling protective enzyme activities of *Lycium ruthenicum* under salt stress [J]. *Pratacult Sci*, 33(4): 674-680. [李善家, 韩多红, 王恩军, 等, 2016. 外源甜菜碱对盐胁迫下黑果枸杞种子萌发和幼苗保护酶活性的影响 [J]. *草业科学*, 33(4): 674-680.]

LI YP, SU J, ZHOU FM, et al., 2019. Effects of drought and salt stress on seed germination and antioxidant enzyme activities of *Medicago polymorpha* seedlings [J]. *Grassl Sci*, (3): 24-35. [李亚萍, 苏剑, 周发明, 等, 2019. 干旱和盐胁迫对金花菜种子萌发及幼苗抗氧化保护酶活性的影响 [J]. *草学*, (3): 24-35.]

LI Z, YUN L, SHI ZY, et al., 2019. Effects of salt stress on seed germination and physiological characteristics of *Psathyrostachys juncea* [J]. *Acta Pratacult Sin*, 28(8): 119-129. [李珍, 云岚, 石子英, 等, 2019. 盐胁迫对新麦草种子萌发及幼苗期生理特性的影响 [J]. *草业学报*, 28(8): 119-129.]

LI ZP, ZHANG WH, CUI YC, 2015.  $\text{NaCl}$  and  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  effects of three stresses on seed germination and seedling growth of *Quercus variabilis* [J]. *J Ecol*, 35(3): 742-751. [李志萍, 张文辉, 崔豫川, 2015.  $\text{NaCl}$  和  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  胁迫对栓皮栎种子萌发及幼苗生长的影响 [J]. *生态学报*, 35(3): 742-751.]

LU YM, 2012. Effects of different salt stress on seed germination of *Festuca elata* [J]. *Pratacult Sci*, 29(7): 1088-1093. [卢艳敏, 2012. 不同盐胁迫对高羊茅种子萌发的影响 [J]. *草业科学*, 29(7): 1088-1093.]

LUO ZN, ZHAO GQ, LIU H, 2012. The comprehensive evaluation of salt tolerance for 24 *Avena sativa* varieties [J]. *Grassl Turf*, 32(1): 34-38. [罗志娜, 赵桂琴, 刘欢, 2012. 24个燕麦品种种子萌发耐盐性综合评价 [J]. *草原与草坪*, 32(1): 34-38.]

MAO PC, WANG Y, 2004. Salt tolerance of seed germination of different gramineous forage materials [J]. *J Inn Mongol Agric Univ(Nat Sci Ed)*, (2): 115-118. [毛培春, 王勇, 2004. 不同禾本科牧草材料种子萌发的耐盐性试验 [J]. *内蒙古农业大学学报(自然科学版)*, (2): 115-118.]

PAN PX, NI Q, MA R, et al., 2021. Effects of different salt treatments on seed germination and seedling growth of *Lycium ruthenicum* [J]. *Acta Agr Sin*, 29(2): 342-348. [潘平新, 倪强, 马瑞, 等, 2021. 不同盐分处理对黑果枸杞种子萌发和幼苗生长的影响 [J]. *草地学报*, 29(2): 342-348.]

REN CF, CHENG YM, ZHENG X, et al., 2019. Evaluation of ecological carrying capacity of Huaibei City based on mean square error decision method [J]. *Ecol Sci*, 38(5): 168-177. [任彩凤, 程艳妹, 郑欣, 等, 2019. 基于均方差决策法的淮北市生态承载力评价 [J]. *生态科学*, 38(5): 168-177.]

SUN GR, GUAN M, YAN XF, 2001. Effects of salt stress on protective enzyme system of *Puccinellia tenuiflora* seedlings [J]. *Acta Agr Sin*, 9(1): 34-38. [孙国荣, 关旻, 阎秀峰, 2001. 盐胁迫对星星草幼苗保护酶系统的影响 [J]. *草地学报*, 9(1): 34-38.]

- WANG JR, WANG L, XU XY, et al., 2020. Salt tolerance of four annuals during seed germination in arid desert region [J]. *Pratacult Sci*, 37(2): 237-244. [王景瑞, 王立, 徐先英, 等, 2020. 干旱荒漠区 4 种一年生植物种子萌发期耐盐性 [J]. 草业科学, 37(2): 237-244.]
- WANG JJ, ZHANG WH, 2011. Effects of NaCl and Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> stress on seed germination and protective enzyme activity of *Atriplex canescens* [J]. *Sci Silv Sin*, 47(2): 154-160. [王娟娟, 张文辉, 2011. NaCl 和 Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> 胁迫对四翅滨藜种子萌发及保护酶活性的影响 [J]. 林业科学, 47(2): 154-160.]
- WANG LM, MA N, LI S, et al., 2014. Nutritive value and application prospect of *Quinoa* [J]. *Food Ind Technol*, 35(1): 381-384. [王黎明, 马宁, 李颂, 等, 2014. 藜麦的营养价值及其应用前景 [J]. 食品工业科技, 35(1): 381-384.]
- WANG XH, LI HT, SONG YP, et al., 2020. Effects of different salt stress on seed germination of *Alisma plantago-aquatica* [J]. *Seed*, 39(12): 103-106. [王晓航, 李海涛, 宋宇鹏, 等, 2020. 不同盐胁迫对泽泻种子萌发的影响 [J]. 种子, 39(12): 103-106.]
- WU Y, LIU Q, HE H, et al., 2004. Effects of illumination and temperature on seed germination of *Picea asperata* and *Betula platyphylla* [J]. *J Appl Ecol*, 15(12): 2229-2232. [吴彦, 刘庆, 何海, 等, 2004. 光照与温度对云杉和红桦种子萌发的影响 [J]. 应用生态学报, 15(12): 2229-2232.]
- WEI HP, WANG J, 2020. Effects of different salt stress on seed germination and seedling physiological characteristics of *Ipomoea purpurea* [J]. *J Shanxi Norm Univ (Nat Sci Ed)*, 34(3): 74-78. [卫红萍, 王静, 2020. 不同盐胁迫对牵牛花种子萌发及幼苗生理特征影响 [J]. 山西师范大学学报(自然科学版), 34(3): 74-78.]
- YAN H, ZHAO W, SHENG YM, et al., 2005. Effects of alkali stress on *Leymus chinensis* and *Helianthus annuus* [J]. *J Appl Ecol*, 16(8): 1497-1501. [颜宏, 赵伟, 盛艳敏, 等, 2005. 碱胁迫对羊草和向日葵的影响 [J]. 应用生态学报, 16(8): 1497-1501.]
- YANG FR, LIU WY, HUANG J, et al., 2017. Physiological response and salt tolerance evaluation of different *Quinoa* varieties to salt stress [J]. *Acta Pratacult Sin*, 26(12): 77-88. [杨发荣, 刘文瑜, 黄杰, 等, 2017. 不同藜麦品种对盐胁迫的生理响应及耐盐性评价 [J]. 草业学报, 26(12): 77-88.]
- YANG XJ, ZHAO X, SHI Y, et al., 2013. Effects of salt stress on ion distribution in different organs of *Echinops gmelinii* [J]. *Acta Pratacult Sin*, 22(4): 116-122. [杨小菊, 赵昕, 石勇, 等, 2013. 盐胁迫对砂蓝刺头不同器官中离子分布的影响 [J]. 草业学报, 22(4): 116-122.]
- YANG YY, NI Q, MA R, et al., 2019. Effects of NaCl + NaHCO<sub>3</sub> and NaCl on seed germination and seedling growth of *Lycium barbarum* [J]. *Resour Environ Arid Area*, 33(7): 168-173. [杨永义, 倪强, 马瑞, 等, 2019. 混合盐(NaCl+NaHCO<sub>3</sub>)和 NaCl 对黑果枸杞种子萌发和幼苗生长的影响 [J]. 干旱区资源与环境, 33(7): 168-173.]
- YI PT, ZHAO JS, YI PF, et al., 2018. Evaluation of comprehensive carrying capacity of land resources in central Yunnan urban agglomeration based on mean square error decision analysis [J]. *Software*, (3): 181-186. [易鹏涛, 赵俊三, 易鹏飞, 等, 2018. 基于均方差决策分析法的滇中城市群土地资源综合承载力评价研究 [J]. 软件, (3): 181-186.]
- YU C, WANG JH, XUE F, et al., 2014. Morphological and physiological responses of seabuckthorn to *Hippophae rhamnoides* salt stress [J]. *J Centr S Univ For Technol*, 34(9): 70-75. [于畅, 王竞红, 薛菲, 等, 2014. 沙棘对碱性盐胁迫的形态和生理响应 [J]. 中南林业科技大学学报, 34(9): 70-75.]
- ZHANG LX, CHANG QS, HOU XG, et al., 2015. Effects of different sodium salt stress on seed germination characteristics of *Prunella vulgaris* [J]. *Acta Pratacult Sin*, 24(3): 177-186. [张利霞, 常青山, 侯小改, 等, 2015. 不同钠盐胁迫对夏枯草种子萌发特性的影响 [J]. 草业学报, 24(3): 177-186.]
- ZHANG M, CAI RG, LI HZ, et al., 2008. Changes of seedling growth and endogenous hormones of *Triticum aestivum* varieties with different salt tolerance under salt stress [J]. *Acta Ecol Sin*, 28(1): 310-320. [张敏, 蔡瑞国, 李慧芝, 等, 2008. 盐胁迫环境下不同抗盐性小麦品种幼苗长势和内源激素的变化 [J]. 生态学报, 28(1): 310-320.]
- ZHANG TY, SHENG J, WANG RY, et al., 2019. Effects of saline alkali stress and temperature on seed germination of *Artemisia scoparia* [J]. *J Grassl Sci*, 27(3): 581-588. [张通颖, 盛军, 王柔懿, 等, 2019. 盐碱胁迫和温度对猪毛蒿种子萌发的影响 [J]. 草地学报, 27(3): 581-588.]
- ZHENG LN, LIANG HY, YU S, et al., 2018. Effect of salt alkali stress on germination characteristics of *Phaseolus vulgaris* seeds [J]. *Seed*, 37(11): 73-78. [郑丽娜, 梁海芸, 于崧, 等, 2018. 盐碱胁迫对芸豆种子萌发特性的影响 [J]. 种子, 37(11): 73-78.]
- ZHAO QY, LI DJ, SUN HX, et al., 2017. Review on the effect of reclaimed water irrigation on soil quality [J]. *Water Saving Irrig*, (1): 53-58. [赵全勇, 李冬杰, 孙红星, 等, 2017. 再生水灌溉对土壤质量影响研究综述 [J]. 节水灌溉, (1): 53-58.]
- ZHAO Y, WEI XH, HE YL, et al., 2019. Effects of salt and alkali stress on seed germination and seedling antioxidant properties of *Quinoa* [J]. *Acta Pratacult Sin*, 28(2): 156-167. [赵颖, 魏小红, 赫亚龙, 等, 2019. 混合盐碱胁迫对藜麦种子萌发和幼苗抗氧化特性的影响 [J]. 草业学报, 28(2): 156-167.]
- ZHU J, XU YB, WANG S, 2020. Study on comprehensive evaluation method of water environment treatment performance in Mintuojiang River Basin [J]. *Resour Environ Yangtze River Basin*, 29(9): 1995-2004. [朱靖, 余玉冰, 王淑, 2020. 岷沱江流域水环境治理绩效综合评价方法研究 [J]. 长江流域资源与环境, 29(9): 1995-2004.]
- ZHU JF, LIU JT, LU ZH, et al., 2015. Effects of salt stress on physiological characteristics of *Tamarix chinensis* seedlings [J]. *Acta Ecol Sin*, 35(15): 5140-5146. [朱金方, 刘京涛, 陆兆华, 等, 2015. 盐胁迫对中国柽柳幼苗生理特性的影响 [J]. 生态学报, 35(15): 5140-5146.]
- ZHU JF, ZHANG HL, YANG XY, et al., 2020. Evaluation of salt and alkaline tolerance of 35 superior families of *Ulmus pumila* [J]. *Acta Agric Boreal-Occident*, 29(9): 1417-1429. [朱建峰, 张会龙, 杨秀艳, 等, 2020. 35 个白榆优良家系种子萌发期耐盐碱性评价 [J]. 西北农业学报, 29(9): 1417-1429.]