



外源亚精胺对盐胁迫下燕麦幼苗生长及生理特性的影响

海霞¹, 米俊珍^{1,2}, 赵宝平^{1,2}, 严威凯³, 刘景辉^{1,2*}, 张碧茹¹

(1 内蒙古农业大学 农学院/杂粮产业协同创新中心, 呼和浩特 010019; 2 内蒙古自治区高校燕麦工程研究中心/内蒙古自治区杂粮工程技术研究中心/内蒙古自治区燕麦工程实验室, 呼和浩特 010019; 3 加拿大农业与农业食品部渥太华研究发展中心, 安大略渥太华 K1A0C6)

摘要: 为探讨外源喷施亚精胺(Spd)对燕麦幼苗生长和耐盐性的影响, 该研究选用燕麦品种‘白燕5号’为试验材料, 通过水培试验研究 70 mmol/L 盐胁迫下(NaCl 和 Na₂SO₄ 摩尔比 1:1 混合), 叶面喷施不同浓度的亚精胺对燕麦幼苗生长、根系活力、抗氧化酶活性以及丙二醛、游离脯氨酸和离子含量的影响。结果显示: (1) 盐胁迫显著抑制了燕麦幼苗生长, 喷施 0.75 mmol/L Spd 使盐胁迫下幼苗地上、地下干重和根系活力分别显著提高 34.1%、23.8% 和 24.7%。(2) 喷施 0.75 mmol/L Spd 使幼苗叶片中超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)的活性较对照分别显著增加了 17.0%、22.9% 和 23.7%, 根系中分别显著增加了 43.0%、19.4% 和 91.2%, 并使幼苗叶片和根系中的 MDA 含量分别显著降低了 25.2% 和 12.8%。(3) 喷施 0.75 mmol/L Spd 使燕麦幼苗叶片和根系游离脯氨酸(Pro)含量分别显著增加了 63.3% 和 362.6%, 并使叶片 Na⁺/K⁺、Na⁺/Ca²⁺ 和 Na⁺/Mg²⁺ 值分别降低了 6.7%、16.3% 和 4.9%。研究表明, 在盐胁迫环境下, 叶面喷施适宜浓度(0.75 mmol/L) Spd 可通过提高燕麦幼苗抗氧化和渗透调节能力, 维持生物膜系统的稳定, 有效减轻渗透胁迫和离子毒害对幼苗的伤害, 从而增强其耐盐性, 促进幼苗生长。

关键词: 燕麦; 盐胁迫; 亚精胺(Spd); 根系活力; 抗氧化酶; 游离脯氨酸; 丙二醛含量; 离子积累

中图分类号: Q945.78; S512.6; S311

文献标志码: A

Effects of Exogenous Spermidine on the Growth and Physiological Characteristics in Oat Seedlings under Salt Stress

HAI Xia¹, MI Junzhen^{1,2}, ZHAO Baoping^{1,2}, YAN Weikai³, LIU Jinghui^{1,2*}, ZHANG Biru¹

(1 Agronomy College, Inner Mongolia Agricultural University/Multigrain Industry Collaborative Innovation Center, Hohhot 010019, China; 2 The Inner Mongolia Autonomous Region oat Engineering Research Center/The Inner Mongolia Autonomous Region Multigrain Engineering Technology Research Center/The Inner Mongolia Autonomous Region oat Engineering Laboratory, Hohhot 010019, China; 3 Ottawa Research and Development Centre, Ottawa of Agriculture and Agri-food Canada, Ottawa, Ontario K1A 0C6, Canada)

Abstract: In order to explore the effects of spermidine (Spd) on the growth and salt tolerance of oat seedlings, under 70 mmol/L salt (NaCl and Na₂SO₄ molar ratio 1:1 mixed) stress, we used the salt-sensitive variety ‘Baiyan5’ as the test material with hydroponics methods. In the present study, we investigated the

收稿日期: 2021-01-18; **修改稿收到日期:** 2021-05-17

基金项目: 国家自然科学基金(31560357); 政府间国际科技创新合作重点专项(2018YFE0107900); 国家燕麦荞麦产业技术体系(CARS-07-B-4); 内蒙古“草原英才”创新团队; 全国农业科研杰出人才及其科技创新团队

作者简介: 海霞(1993—), 女, 在读博士研究生, 主要从事作物栽培学与耕作学研究。E-mail: 1579226995@qq.com

* 通信作者: 刘景辉, 教授, 博士生导师, 主要从事作物栽培学与耕作学研究。E-mail: cauljh@163.com

effects of different concentrations of spraying spermidine solution on oat seedling growth, root activity, antioxidant enzyme activity, malondialdehyde, free proline and ion accumulation. The results showed that: (1) salt stress significantly inhibited the growth of oat seedlings. Compared with spraying distilled water under salt stress, spraying 0.75 mmol/L Spd significantly increased the aboveground dry weight, underground dry weight and root activity of seedlings by 34.1%, 23.8% and 24.7%, respectively. (2) The activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD) and catalase (CAT) increased by 17.0%, 22.9% and 23.7% in leaves and increased 43.0%, 19.4% and 91.2% in roots, respectively. MDA production in leaves and roots was inhibited by 25.2% and 12.8%, respectively. (3) It promoted the accumulation of free proline (Pro) in leaves and roots by 63.3% and 362.6%, respectively, and reduced the values of Na^+/K^+ , $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$ and $\text{Na}^+/\text{Mg}^{2+}$ in leaves by 6.7%, 16.3% and 4.9%, respectively. Our results indicate that foliar spraying of 0.75 mmol/L Spd can improve seedling antioxidant and osmotic adjustment ability under salt stress conditions, through maintaining the stability of the membrane system, reducing the damage of osmotic stress and ion poisoning to the seedlings, and enhancing the overall tolerant ability of the plants to salt stress.

Key words: oat; salt stress; spermidine; root activity; antioxidant enzyme; free proline; malondialdehyde content; ion accumulation

盐胁迫是主要的非生物胁迫之一,通过扰乱植物体内离子的动态平衡,造成离子毒害和渗透胁迫而引起次生代谢紊乱,进而使植物体内活性氧(ROS)大量积累,抑制作物生长并降低产量^[1],因此,寻找提高作物耐盐性的方法,是农业进一步增产增收的重要基础,也是当前研究的热点。在众多提高作物抗盐方法中,施用外源物质是一种简便有效的途径,具有广阔应用前景^[2]。多胺是具有生物活性的低分子量脂肪族含氮碱^[3-4],亚精胺(Spd)作为多胺中的一种^[5],能在一定程度上缓解盐胁迫对作物造成的伤害^[6-8],而施用外源 Spd 的有效性除了依赖于物种、发育阶段、胁迫强度和持续时间等因素外,还受施用浓度的影响^[6,9-11]。

燕麦(*Avena sativa* L.)是世界范围内广泛栽培的重要粮饲兼用作物之一,拥有营养价值和保健功能^[12]。在中国内蒙古农牧交错带,大面积的燕麦种植区遭受盐胁迫的威胁,通过探索外源调节物增强燕麦抵御盐胁迫的生理机制,提高其耐盐胁迫的能力具有重要意义。而目前有关外源 Spd 对燕麦在盐胁迫下的生理调控作用的研究鲜见报道。因此,本试验通过叶面喷施不同浓度的 Spd,研究其对燕麦幼苗生长、根系活力、离子含量及比值、抗氧化酶活性、丙二醛和游离脯氨酸含量的影响,以期亚精胺在燕麦抗盐栽培中的应用提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料培养与处理

本试验于 2018—2019 年在内蒙古农业大学燕麦产业研究中心实验室进行,以燕麦品种‘白燕 5

号’(耐盐性较弱)为试验材料。幼苗培养参考海霞等^[13]的方法,略有改进,首先,挑选大小一致的燕麦种子均匀放入发芽盒中发芽,待发芽盒中种子长出子叶且胚根长度达到 3~5 cm 时(4~5 d),移至装有 1/2 Hoagland 营养液(1.25 L)的水培盒中培养,营养液上放泡沫板固定燕麦幼苗,每盒 35 孔,每孔 1 株,每间隔 2 d 更换一次营养液。依据前期盐胁迫浓度筛选试验结果,当幼苗培养至两叶一心(17 d)时,随机分成 9 组做如下处理:对照组(CK),1/2 Hoagland 营养液+叶喷蒸馏水;单独盐胁迫处理(S0),1/2 Hoagland 营养液+70 mmol/L 盐(NaCl 和 Na_2SO_4 摩尔比 1:1 混合,一次性加入 70 mmol/L)+叶面喷施蒸馏水;盐胁迫下叶面喷施 Spd 处理,1/2 Hoagland 营养液+70 mmol/L 盐(NaCl 和 Na_2SO_4 摩尔比 1:1 混合)+叶喷不同浓度的 Spd 处理(S1—S7),各处理 Spd 浓度依次为 0.01、0.25、0.50、0.75、1.00、1.50 和 3.00 mmol/L。于 18:00 时开始按照试验设计向植株叶片喷施不同的处理液,连续喷施 4 d,喷施量为 15 mL/(次·盒),喷施处理结束后第 8 天进行各项指标测定,每个处理重复 3 次。

1.2 测定指标及方法

1.2.1 幼苗干重 取 20 株燕麦幼苗,之后迅速用蒸馏水洗净,然后分成地上和地下两部分,在 80 ℃ 的烘箱中干燥 72 h 至恒重,分别测定地上和地下部干重(DW)^[11]。

1.2.2 生理指标 称取 0.5 g 燕麦根尖,采用 TTC 法测定^[14]燕麦根系活力,每个处理 3 次重复。取各处理的燕麦幼苗不同叶位的叶片和根系,洗净

擦干,剪成小段,混匀,用来测定以下生理指标。其中,叶片和根系分别称取 0.3 g,采用硫代巴比妥酸法^[15]测定丙二醛(MDA)含量。采用酸性茚三酮法测定^[16]游离脯氨酸含量,采用氮蓝四唑(NBT)光还原法测定^[17]超氧化物歧化酶(SOD)活性,采用愈创木酚法测定^[18]过氧化物酶(POD)活性,以上测定叶片和根系分别称取 0.5 g。叶片和根系分别称取 0.1 g,采用过氧化氢法测定^[19]过氧化氢酶(CAT)活性。以上生理指标每个处理 3 次重复。

1.2.3 离子含量及比值 分别称取叶片、茎秆和根系 0.2 g 鲜样,每个处理 3 次重复。采用消解后火焰光度计测定的 Na⁺、Mg²⁺、Ca²⁺、K⁺ 含量,并计算 Na⁺/K⁺、Na⁺/Ca²⁺ 和 Na⁺/Mg²⁺ 值^[20]。

1.3 数据处理

用 Excel 2016 整理数据和制图,然后用 SAS 9.4 软件进行差异显著性统计分析。

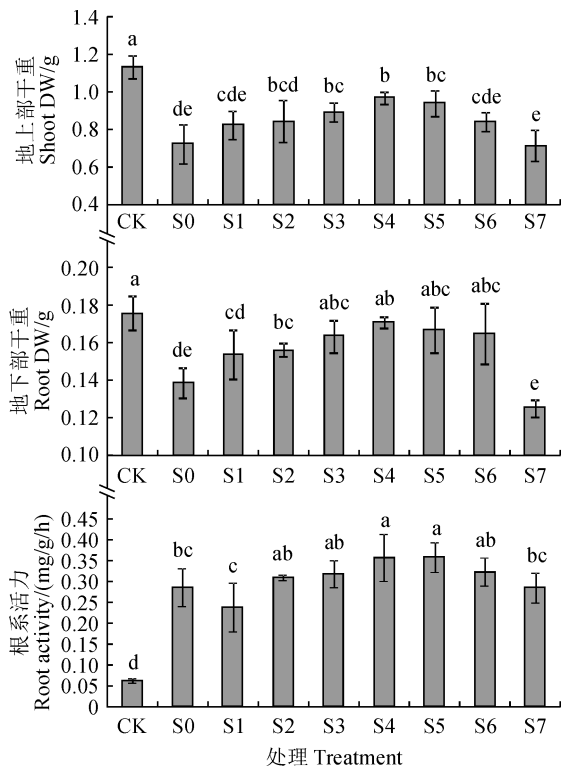
2 结果与分析

2.1 叶面喷施亚精胺对盐胁迫下燕麦幼苗干重和根系活力的影响

图 1 显示,对照组(CK)幼苗相比,幼苗的地上干重和地下干重在单独盐胁迫处理(S0)下分别显著降低了 36.0%和 21.3%,而根系活力显著大幅增加了 356.3%($P<0.05$);与 S0 幼苗相比,盐胁迫下喷施 Spd 处理(S1—S7)中,S3—S5 处理燕麦幼苗的地上干重显著提高,其余处理无显著变化,但所有 Spd 处理均显著低于 CK;S2—S6 处理燕麦幼苗的地下干重也比 S0 处理显著提高,S3—S6 处理还与 CK 组相近,而 S1 和 S7 处理与 S0 处理无显著差异;S4 和 S5 处理燕麦幼苗的根系活力比 S0 处理显著增强,其余 Spd 处理均与 S0 处理无显著差异;其中,S4 处理效果的最好,其燕麦幼苗地上干重、地下干重和根系活力分别比单独盐胁迫处理(S0)显著升高了 34.1%、23.8%和 24.7%。说明叶面喷施适宜浓度的亚精胺可显著促进盐胁迫下燕麦幼苗地上和地下部生长,并以 0.75 mmol/L Spd 处理效果最好。

2.2 叶面喷施亚精胺对盐胁迫燕麦幼苗叶片和根系抗氧化酶活性和丙二醛含量的影响

首先,图 2 显示,燕麦幼苗叶片超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性及丙二醛(MDA)含量在单独盐胁迫处理(S0)下均比喷施清水的对照组(CK)明显增加,增幅分别为 5.4%、24.7%、103.4%和 18.7%,且 POD、CAT 和 MDA 达到显著差异水平。在盐胁迫条件下,叶喷



CK. 叶喷蒸馏水处理;S0. 70 mmol/L 盐(NaCl 和 Na₂SO₄ 摩尔比 1 : 1 混合)胁迫下叶喷蒸馏水处理;S1~S7. 70 mmol/L 盐(NaCl 和 Na₂SO₄ 摩尔比 1 : 1 混合)胁迫下分别叶喷 0.01、0.25、0.50、0.75、1.00、1.50、3.00 mmol/L Spd 处理;不同小写字母表示不同处理间差异显著($P<0.05$);下同

图 1 外源亚精胺对盐胁迫下燕麦幼苗干重和根系活力的影响

CK. The leaves were sprayed with distilled water; S0. The leaves were sprayed with distilled water under 70 mmol/L salt (NaCl and Na₂SO₄ molar ratio 1 : 1 mixed) stress; S1~S7. The leaves were sprayed with 0.01, 0.25, 0.50, 0.75, 1.00, 1.50 and 3.00 mmol/L exogenous spermidine under 70 mmol/L salt stress (NaCl and Na₂SO₄ molar ratio 1 : 1 mixture); Different normal letters indicate significant difference between different treatments at 0.05 level; The same as below

Fig.1 Effects of exogenous spermidine on dry weight and root activity of oat seedlings under salt stress

Spd 处理(S1—S7)幼苗叶片的 SOD、POD、CAT 活性均随着 Spd 浓度的增加而先升高后降低,并均在 S4 处理时达到最大值,而其叶片 MDA 含量则随着 Spd 浓度的增加而先降低后升高,并在 S4 处理时达到最小值;与 S0 相比,幼苗叶片的 SOD、CAT 活性在 S1—S6 处理先均不同程度升高,但仅 S4 处理增幅(分别为 17.0%和 23.8%)达到显著水平,而在 S7 处理下却降低了 13.7%和 19.3%;其叶片 POD 活性在 S1—S7 处理下均不同程度升高,其中的 S2—S6 处理增幅达到显著水平,最高的 S4 处理增幅为

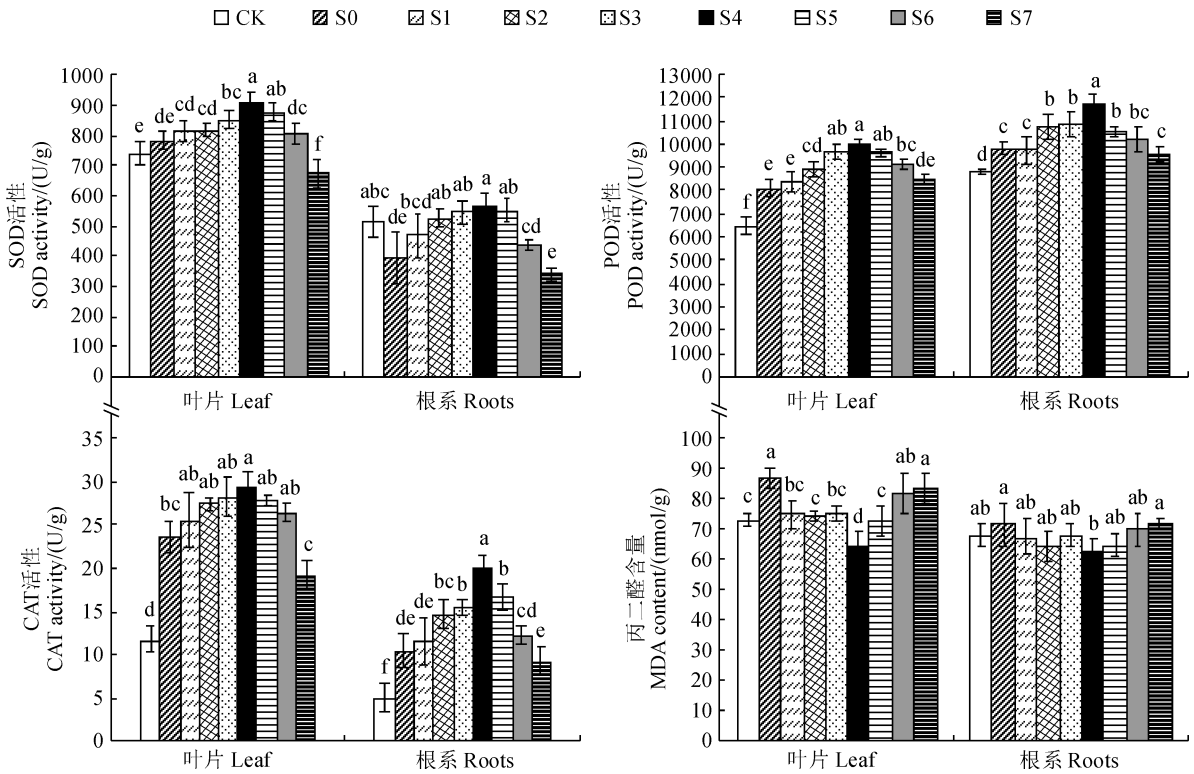


图 2 外源亚精胺对盐胁迫下燕麦幼苗不同部位 SOD、POD、CAT 活性和丙二醛含量的影响

Fig. 2 Effect of exogenous spermidine on SOD, POD, CAT activities and MDA content in different parts of oat seedling under salt stress

22.9%；其叶片 MDA 含量在 S1—S7 处理下均不同程度降低，其中的 S1—S5 处理降幅达到显著水平，而 S2—S5 处理间均无显著差异，最低的 S4 处理降幅为 25.2%。

其次，图 2 表明，燕麦幼苗根系 SOD 活性在 S0 处理下比对照组(CK)显著降低 22.6%，其根系 POD 和 CAT 活性分别比 CK 显著增加 11.3% 和 110.5%，而其根系 MDA 含量则比 CK 稍有增加。在盐胁迫条件下，S1—S7 幼苗根系的 SOD、POD、CAT 活性和 MDA 含量随着 Spd 浓度增加的变化趋势与叶片相同，且抗氧化酶活性(MDA 含量)均在 S4 处理时达到最大值(最小值)；与 S0 处理相比较，根系 S3—S5 处理 SOD 活性以及 S2—S5 处理 POD 和 CAT 活性均显著增强，它们在 S4 处理下分别显著升高 43.0%、19.4% 和 91.2%，根系 MDA 含量仅在 S4 处理下显著降低了 12.8%，根系各指标在其余 Spd 浓度处理下均无显著变化。

另外，在相同处理下，叶片 SOD、CAT 活性和 MDA 含量均高于相应根系，其 POD 活性则低于相应根系。可见，在盐胁迫条件下，叶片喷施适宜浓度的 Spd 均可显著增强燕麦叶片和根系中 SOD、POD、CAT 活性，显著降低 MDA 含量，有效缓解盐

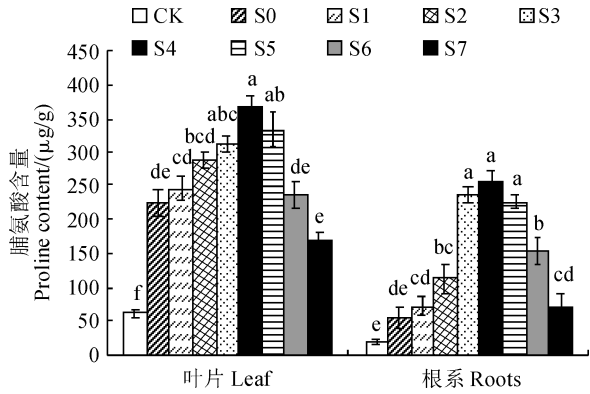


图 3 外源亚精胺对盐胁迫下燕麦幼苗不同部位游离脯氨酸含量的影响

Fig. 3 Effect of exogenous spermidine on proline content in different parts of oat seedling under salt stress

胁迫造成的过氧化伤害，并以 0.75 mmol/L Spd 处理的效果最佳。

2.3 叶面喷施亚精胺对盐胁迫下燕麦幼苗叶片和根系游离脯氨酸含量的影响

图 3 显示，单独盐胁迫处理(S0)燕麦幼苗叶片和根系游离脯氨酸含量均比对照组(CK)显著升高。在盐胁迫条件下，各叶面喷施 Spd(S1—S7)处理幼苗叶片和根系脯氨酸含量随着施用 Spd 浓度的增

加而先升高后降低,并均在 S4 处理下达到最大值;与 S0 处理相比,燕麦幼苗叶片的游离脯氨酸含量在 S3—S5 处理下显著升高,在 S1、S2、S6 处理下无显著变化,在 S7 处理下明显降低;根系的游离脯氨酸含量在 S2—S6 处理下显著比 S0 处理升高,在 S1、S7 处理下无显著变化;S4 处理幼苗叶片和根系游离脯氨酸含量分别比 S0 显著升高了 63.3% 和 362.6%。可见,燕麦幼苗叶片和根系游离脯氨酸含量在盐胁迫下显著增加,叶面喷施适宜浓度 Spd 能进一步显著提高器官脯氨酸含量,并以 0.75 mmol/L Spd 处理的效果最佳。

2.4 叶面喷施亚精胺对盐胁迫燕麦幼苗各器官 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 含量及其比值的影响

2.4.1 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 含量 首先,燕麦幼苗各器官 Na^+ 含量在对照组(CK)均很少,但茎秆和根系含量高于叶片;各器官 Na^+ 含量在盐胁迫处理后(S0—S7)均大幅度显著增加,且叶片和茎秆增幅明显大于根系。与 S0 处理相比,叶片 Na^+ 含量在 S3 处理下显著降低,而在 S7 处理下显著升高,其余处理均变化不显著;茎秆中 Na^+ 含量在 S1—S7 处理下均变化不显著;根系中 Na^+ 含量在 S1 和 S4

处理下变化不显著,而在其余处理下均显著升高;其中,S4 处理各器官 Na^+ 含量均与相应 S0 处理无显著差异(图 4,A)。

其次,燕麦幼苗各器官 K^+ 含量在对照组(CK)表现为茎秆和根系含量高于叶片;各器官 K^+ 含量在盐胁迫处理后(S0—S7)均大幅度显著降低,且叶片和茎秆含量明显大于根系。叶片、茎秆和根系 K^+ 含量在 S1—S7 处理时均呈先增加后降低趋势,但各处理与相应 S0 处理大多无显著差异;其中,S4 处理燕麦叶片、茎秆和根系 K^+ 含量比 S0 处理分别升高了 3.0%、10.7%和 9.8%(图 4,B)。

再次,燕麦幼苗各器官 Ca^{2+} 含量在对照组(CK)表现为叶片大于茎秆和根系;单独盐胁迫处理 S0 叶片和茎秆中 Ca^{2+} 含量比 CK 分别降低了 6.8%和 30.0%,根系 Ca^{2+} 含量则比 CK 显著增加了 54.1%;与 S0 相比,各器官 Ca^{2+} 含量在 S1—S7 处理下大多无显著变化,但叶片和根系的含量明显大于茎秆;其中,S4 处理茎秆 Ca^{2+} 含量比 S0 处理分别增加了 14.7%、7.5%和 16.1%(图 4,C)。

另外,燕麦幼苗对照组(CK)各器官 Mg^{2+} 含量表现为茎秆大于叶片和根系,但其间的差异小于其余

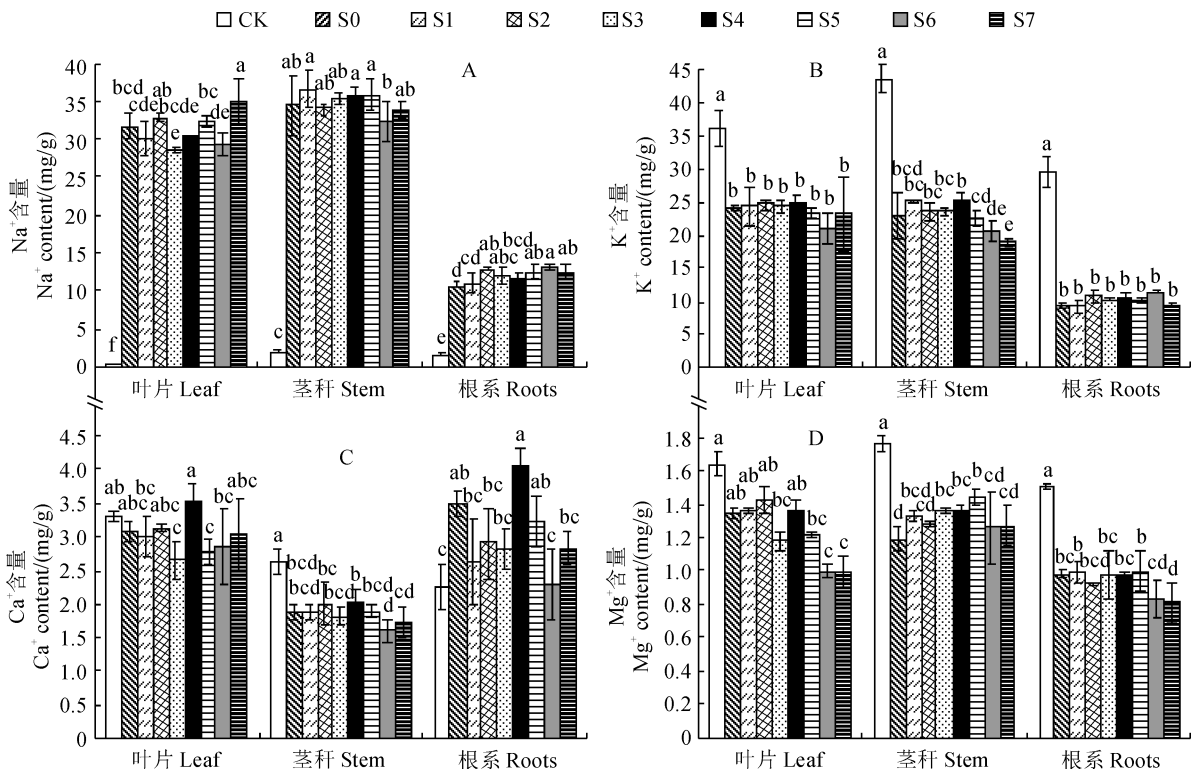


图 4 外源亚精胺对盐胁迫下燕麦幼苗 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 含量的影响

Fig. 4 The effects of exogenous spermidine on Na^+ , K^+ , Ca^{2+} and Mg^{2+} contents in different parts of oat seedlings under salt stress

离子。S0 处理燕麦幼苗叶片、茎秆和根系中 Mg^{2+} 含量分别比 CK 降低了 17.9%、32.8%和 34.9%；与 S0 相比,S6、S7 处理叶片和 S7 处理根系的 Mg^{2+} 含量均显著降低,S3—S5 处理茎秆的 Mg^{2+} 含量均显著增加,其余处理器官的 Mg^{2+} 含量均无显著变化；S4 处理燕麦叶片和茎秆中 Mg^{2+} 含量分别比 S0 增加了 1.2%和 15.2%,而根系降低了 1.3%(图 4, D)。

2.4.2 Na^+/K^+ 、 Na^+/Ca^{2+} 和 Na^+/Mg^{2+} 值 由图 5 可知,燕麦幼苗对照组(CK)叶片、茎秆和根系的 Na^+/K^+ 、 Na^+/Ca^{2+} 和 Na^+/Mg^{2+} 值均处于极低水平,相比较而言,茎秆和根系的各离子比值更高些。在盐胁迫处理下(S0—S7),燕麦幼苗各器官的 Na^+/K^+ 、 Na^+/Ca^{2+} 和 Na^+/Mg^{2+} 值均大幅度显著

升高,并表现为茎秆>叶片>根系。其中,与 S0 处理相比,仅 S7 处理茎秆和根系的 Na^+/K^+ ,S1、S2、S6、S7 处理根系 Na^+/Ca^{2+} ,以及 S7 处理叶片和 S2、S6、S7 处理根系 Na^+/Mg^{2+} 值显著增加,而 S3—S6 处理茎秆 Na^+/Mg^{2+} 值显著降低,其余处理幼苗器官的 Na^+/K^+ 、 Na^+/Ca^{2+} 和 Na^+/Mg^{2+} 值均无显著变化。其中,S4 处理幼苗叶片、茎秆和根系的 Na^+/K^+ 分别较 S0 处理降低了 6.7%、6.6%和 0.2%, Na^+/Ca^{2+} 分别较 S0 降低了 16.3%、3.2%和 6.0%,而其叶片和茎秆 Na^+/Mg^{2+} 分别较 S0 降低了 4.9%和 9.6%,根系 Na^+/Mg^{2+} 较 S0 升高了 10.5%,但仅茎秆的 Na^+/Mg^{2+} 变化达到显著水平。

以上结果说明,在盐胁迫条件下,燕麦幼苗各器官中 Na^+ 含量显著增加, K^+ 含量显著下降, Ca^{2+} 含量在茎秆中显著降低,在根系中显著增加,而 Mg^{2+} 含量在各器官中均降低但未达到显著水平。叶面喷施 0.75 mmol/L Spd 能降低盐胁迫下燕麦幼苗叶中的 Na^+ 含量,增加燕麦幼苗茎秆中的 K^+ 和 Mg^{2+} 含量以及根、茎、叶中的 Ca^{2+} 含量,并降低了叶片 Na^+/K^+ 、 Na^+/Ca^{2+} 和 Na^+/Mg^{2+} 值。

3 讨 论

3.1 叶面喷施亚精胺对盐胁迫下燕麦幼苗生长的影响

盐胁迫是主要的非生物胁迫之一,当植物遭受盐胁迫时,最直观的表现是生物积累量的降低,而生物积累量的降低是植物遭受生理伤害的综合反映。燕麦幼苗干物质质量盐胁迫下降低,这是因为根系吸收养分和水分受阻,引起离子失衡和生理干旱,导致植物体内盐离子大量积累以及活性氧过量产生、积累,这使得细胞膜受损,破坏细胞物质交换平衡,进而导致一系列生理生化代谢紊乱,最终使幼苗生长受阻。本研究中,喷施 Spd 处理可显著提高盐胁迫下燕麦幼苗的根系活力,增强根系对营养物质的吸收、转运、积累和利用,增加地上和地下部生物量的积累。同时,盐胁迫条件下,喷施亚精胺对活性氧的过量产生有显著抑制作用,这可从提高 SOD、POD 和 CAT 等抗氧化酶活性以及降低幼苗体内膜脂过氧化产物 MDA 含量得以印证。此外,叶面喷施 Spd 能通过降低 Na^+ 含量、提高 K^+ 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 含量来维持燕麦幼苗的离子平衡,进而稳定其细胞膜的结构。总体来看,喷施 0.75 mmol/L Spd(S4 处理)对盐胁迫下燕麦幼苗生长的促进效果最佳。

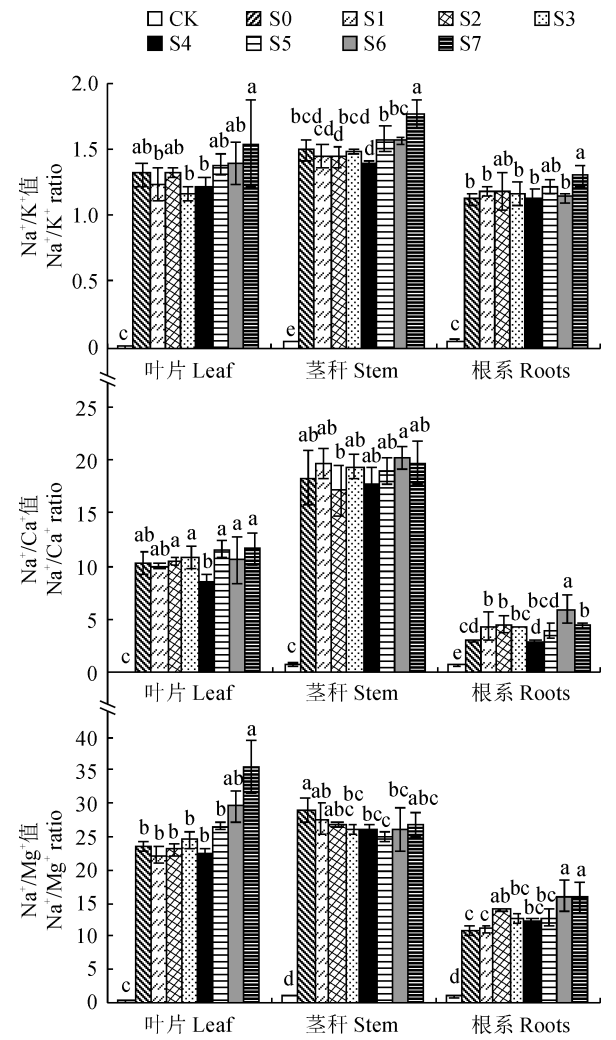


图 5 外源亚精胺对盐胁迫下燕麦幼苗 Na^+/K^+ 、 Na^+/Ca^{2+} 、 Na^+/Mg^{2+} 值的影响

Fig. 5 Effect of exogenous spermidine on Na^+/K^+ , Na^+/Ca^{2+} and Na^+/Mg^{2+} ratios in roots, stems and leaves of oat seedlings under salt stress

3.2 叶面喷施亚精胺对盐胁迫下燕麦幼苗 ROS 产生抗氧化体系的影响

盐胁迫会导致作物体内产生大量的活性氧(ROS),如: $O_2^{\cdot-}$ 和 H_2O_2 。ROS 通过超强的氧化能力破坏细胞膜、蛋白质及核酸来改变细胞正常代谢过程,使细胞膜脂过氧化产物 MDA 含量升高。SOD 作为清除 ROS 的第一道防线,将 $O_2^{\cdot-}$ 转化为 H_2O_2 ,再由 CAT、APX 和 GPX 可将 H_2O_2 进一步还原为 H_2O ^[21]。本研究中,0.75 mmol/L Spd 处理显著增强了燕麦抗氧化系统中 SOD、POD 和 CAT 活性,MDA 含量同步降至最低,这与萨日娜等外源 Spd 增加了盐胁迫下白刺幼苗体内 SOD、POD 和 CAT 活性和降低 MDA 含量的研究结果一致^[22],说明 0.75 mmol/L Spd 对细胞膜结构具有良好的修复和保护作用,维持了细胞内环境的稳定,有效缓解了盐胁迫造成的氧化损伤,增强了燕麦幼苗的抗盐性。Elsayed 等^[11]运用半定量 RT-PCR 检测技术研究发现,外源 Spd 能增强盐胁迫下小麦抗氧化酶活性并有效上调抗氧化酶基因的转录水平,降低了丙二醛含量和超氧化物自由基生成速率^[5],改善了盐胁迫下植物的防御反应,本研究结果与之一致,推测外源 Spd 可通过诱导抗氧化基因的表达,从分子水平上提高了燕麦幼苗的抗盐性。

3.3 叶面喷施亚精胺对盐胁迫下燕麦幼苗渗透调节作用的影响

脯氨酸(Pro)是一种分子透性大、极易溶于水的重要渗透调节剂和抗氧化剂,能稳定细胞的渗透势和细胞中生物活性大分子的构象^[23],防止酶失活变性,保持细胞氮素水平,调节胞质 pH 值和防止细胞质酸化等,在缓解植物逆境胁迫中起重要作用^[24]。因此通过外源物质诱导和调控植物中 Pro 的含量可以有效缓解逆境伤害^[25]。前人对盐胁迫下狗牙草^[26]、甜高粱^[27]、辣椒^[28]、黄瓜^[29]和桑树^[30]的研究发现,喷施外源 Spd 能够增加盐胁迫下幼苗叶片和根系的 Pro 含量。本研究发现,盐胁迫使燕麦叶片和根系脯氨酸含量增加,有助于调节细胞的渗透势,增强燕麦幼苗对盐胁迫的适应性;0.25、0.50、0.75 和 1.00 mmol/L Spd 处理能够提高盐胁迫下燕麦叶片游离脯氨酸的累积,其中 0.75 mmol/L Spd 处理下脯氨酸含量最高,这可能是外源 Spd 激活了燕麦在胁迫条件下 Pro 谷氨酸合成途径的关键酶 $\Delta 1$ -吡咯啉-5-羧酸合成酶(P5CS)和 $\Delta 1$ -吡咯啉-5-羧酸还原酶(P5CR)的活性,促进 Pro 合成。还有一种可能是,在线粒体中催化

Pro 降解的脯氨酸脱氢酶(ProDH)和吡咯啉-5-羧酸脱氢酶(P5CDH)的氧化降解过程受到抑制,也导致 Pro 积累增加,这在小麦^[21]和白三叶^[31]的相关研究结果中得到了进一步的印证。

3.4 叶面喷施亚精胺对盐胁迫下燕麦幼苗离子平衡的影响

在盐胁迫条件下,保持植物体及细胞内的离子平衡对植物的正常生长发育至关重要。植物受到盐胁迫后,会吸收更多的 Na^+ 等,减少对 K^+ 、 Ca^{2+} 以及 Mg^{2+} 的吸收^[32-33]。 Ca^{2+} 是植物代谢和发育的主要调控者^[34]。高浓度 Na^+ 可置换质膜和细胞内膜上结合的 Ca^{2+} ,破坏 Ca^{2+} 平衡,增加膜透性,伴随着 K^+ 吸收的减少,进一步影响 Mg^{2+} 吸收^[35-36],所以在盐碱胁迫下作物叶片中保持较低 Na^+/K^+ 、 Na^+/Ca^{2+} 和 Na^+/Mg^{2+} 是衡量作物耐盐碱的重要指标之一^[37]。本试验结果表明,盐胁迫下喷施 0.75 mmol/L Spd 明显降低了盐胁迫下燕麦幼苗叶片中的 Na^+ 含量,增加了茎秆中的 K^+ 和 Mg^{2+} 含量以及根、茎、叶中的 Ca^{2+} 含量,有利于叶片中维持较低的 Na^+/K^+ 、 Na^+/Ca^{2+} 和 Na^+/Mg^{2+} 比值,增强了盐胁迫下燕麦幼苗的离子平衡。Zhao 等^[38]研究发现,外源 Spd 将 Na^+ 流入限制在根中并通过阻止 K^+ 从茎中流失,从而改善了大麦幼苗中的 K^+/Na^+ 稳态。也有研究表明外源 Spd 提高大麦幼苗根系液泡膜和质膜 H^+ -ATPase 活性及液泡 H^+ -PPase 和 Na^+/H^+ 逆向转向蛋白的活性^[39-40],保持液泡膜和质膜在盐胁迫下的完整性,结合前人的研究进一步说明,Spd 可通过调控离子的吸收与在细胞内的区域化分布,提高了作物的耐盐性,从细胞水平上提高了燕麦幼苗的抗盐性。

4 结 论

综上所述,0.75 mmol/L 外源 Spd 叶喷处理,显著提高了燕麦幼苗叶片 SOD、POD、CAT 等抗氧化酶活性,降低 MDA 的生成量,减轻盐胁迫下的氧化损伤,有助于膜结构的稳定,提高了脯氨酸等渗透调节物质的含量,改善了燕麦幼苗中的 Na^+/K^+ 稳态,而高于或低于该浓度的亚精胺喷施处理对燕麦耐盐性的影响较小。本实验中,0.75 mmol/L 的亚精胺喷施处理可高效修复燕麦幼苗因渗透胁迫和离子毒害引起的伤害,恢复和维持生理代谢和生化反应的恒稳状态,从而增强了盐胁迫下燕麦幼苗的抗氧化胁迫能力,使燕麦幼苗在逆境下受到的生长抑制得以缓解,提高了燕麦幼苗的抗盐性。

参考文献:

- [1] 王佳丽, 黄贤金, 钟太洋, 等. 盐碱地可持续利用研究综述[J]. 地理学报, 2011, **66**(5): 673-684.
WANG J L, HUANG X J, ZHONG T Y, *et al.* Review on sustainable utilization of salt-affected land [J]. *Acta Geographica Sinica*, 2011, **66**(5): 673-684.
- [2] ZHU Y X, GONG H J. Beneficial effects of silicon on salt and drought tolerance in plants[J]. *Agronomy for Sustainable Development*, 2014, **34**(2): 455-472.
- [3] 徐超, 吴小芹, 张红岩. D-精氨酸对菌根化马尾松植株内源多胺和抗旱能力的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2009, **33**(4): 19-23.
XU C, WU X Q, ZHANG H Y. Impact of D-Arg on drought resistance and endogenous polyamines in mycorrhizal *Pinus massoniana* [J]. *Journal of Nanjing Forestry University* (Natural Sciences Edition), 2009, **33**(4): 19-23.
- [4] VUOSKU J, KARPPINEN K, MUILU-MÄKELÄ R, *et al.* Scots pine aminopropyltransferases shed new light on evolution of the polyamine biosynthesis pathway in seed plants[J]. *Annals of Botany*, 2018, **121**(6): 1 243-1 256.
- [5] LI J M, HU L P, ZHANG L, *et al.* Exogenous spermidine is enhancing tomato tolerance to salinity-alkalinity stress by regulating chloroplast antioxidant system and chlorophyll metabolism[J]. *BMC Plant Biology*, 2015, **15**(1): 1-17.
- [6] YAMAMOTO A, SHIM I S, FUJIHARA S. Inhibition of putrescine biosynthesis enhanced salt stress sensitivity and decreased spermidine content in rice seedlings [J]. *Biologia Plantarum*, 2017, **61**(2): 385-388.
- [7] KHOSHBAKHT D, ASGHARI M R, HAGHIGHI M. Influence of foliar application of polyamines on growth, gas-exchange characteristics, and chlorophyll fluorescence in Bakraii citrus under saline conditions[J]. *Photosynthetica*, 2018, **56**(2): 731-742.
- [8] WU J Q, SHU S, LI C C, *et al.* Spermidine-mediated hydrogen peroxide signaling enhances the antioxidant capacity of salt-stressed cucumber roots[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2018, 128: 152-162.
- [9] PARVIN S, LEE O R, SATHIYARAJ G, *et al.* Spermidine alleviates the growth of saline-stressed ginseng seedlings through antioxidative defense system[J]. *Gene*, 2014, **537**(1): 70-78.
- [10] LIU Q, NISHIBORI N, IMAI I, *et al.* Response of polyamine pools in marine phytoplankton to nutrient limitation and variation in temperature and salinity[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 2016, 544: 93-105.
- [11] ELSAYED A I, RAFUDEEN M S, EL-HAMAHMY M A M, *et al.* Enhancing antioxidant systems by exogenous spermine and spermidine in wheat (*Triticum aestivum*) seedlings exposed to salt stress[J]. *Functional Plant Biology*, 2018, **45**(7): 745-759.
- [12] 张志芬. 腐植酸缓解燕麦干旱胁迫伤害的生理机制[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2018.
- [13] 海霞, 刘景辉, 杨彦明, 等. 盐胁迫对燕麦幼苗 Na^+ 、 K^+ 吸收和离子积累的影响[J]. 麦类作物学报, 2019, **39**(5): 613-620.
HAI X, LIU J H, YANG Y M, *et al.* Na^+ and K^+ uptake and ion accumulation in oat seedlings under salt stress[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2019, **39**(5): 613-620.
- [14] 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: 119-120.
- [15] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [16] BRADFORD M M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding[J]. *Analytical Biochemistry*, 1976, **72**(1/2): 248-254.
- [17] 张蜀秋, 李云. 植物生理学实验技术教程[M]. 北京: 科学出版社, 2011.
- [18] QIN Y, BAI J H, WANG Y Q, *et al.* Comparative effects of salt and alkali stress on photosynthesis and root physiology of oat at anthesis[J]. *Archives of Biological Sciences*, 2018, **70**(2): 329-338.
- [19] 刘萍, 李明军. 植物生理学实验[M]. 北京: 科学出版社, 2016.
- [20] ZHAO Z, LIU J H, JIA R Z, *et al.* Physiological and TMT-based proteomic analysis of oat early seedlings in response to alkali stress[J]. *Journal of Proteomics*, 2019, 193: 10-26.
- [21] 杜红阳, 李青芝, 杨青华, 等. 亚精胺对渗透胁迫下小麦幼苗渗透调节物质含量和脯氨酸代谢酶活性的影响[J]. 麦类作物学报, 2014, **34**(8): 1 092-1 097.
DU H Y, LI Q Z, YANG Q H, *et al.* Effects of spermidine on the content of osmoregulation substance and activity of proline metabolic enzyme in wheat seedling under osmotic stress[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2014, **34**(8): 1 092-1 097.
- [22] 萨日娜, 陈贵林. 外源亚精胺对盐胁迫下白刺幼苗叶片抗氧化酶系统的影响[J]. 西北植物学报, 2013, **33**(2): 352-356.
SA R N, CHEN G L. Effect of exogenous spermidine on antioxidant enzyme system in leaves of *Nitraria sibirica* Pall. seedlings under salt stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2013, **33**(2): 352-356.
- [23] HARE P D, CRESS W A, VAN STADEN J. Proline synthesis and degradation: A model system for elucidating stress-related signal transduction[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1999, **50**(333): 413-434.
- [24] CHUAN C L, TING HSU Y, HUEI KAO C. The effect of NaCl on proline accumulation in rice leaves [J]. *Plant Growth Regulation*, 2002, **36**(3): 275-285.

[25] 吴旭红, 冯晶旻. 外源亚精胺对 PEG 胁迫下燕麦幼苗生长及部分生理特性的影响[J]. 麦类作物学报, 2017, **37**(1): 122-129.
WU X H, FENG J M. Effect of extraneous spermidine on growth and some physiological characteristics in oat seedlings under PEG stress[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2017, **37**(1): 122-129.

[26] SHI H T, YE T T, CHAN Z L. Comparative proteomic and physiological analyses reveal the protective effect of exogenous polyamines in the bermudagrass (*Cynodon dactylon*) response to salt and drought stresses[J]. *Journal of Proteome Research*, 2013, **12**(11): 4 951-4 964.

[27] 邹 芳, 王志恒, 杨秀柳, 等. 外源亚精胺对盐胁迫下甜高粱(*Sorghum bicolor*)幼苗的影响[J]. 分子植物育种, 2020, **18**(8): 2 721-2 727.
ZOU F, WANG Z H, YANG X L, *et al.* Effects of exogenous spermidine on *Sorghum bicolor* seedlings under salt stress[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2020, **18**(8): 2 721-2 727.

[28] 汪志伟. 外源亚精胺(Spd)对盐胁迫下辣椒种子萌发和幼苗生理生化的影响[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2009.

[29] 段九菊, 郭世荣, 康云艳, 等. 外源亚精胺对盐胁迫下黄瓜根系多胺含量和抗氧化系统的影响[J]. 生态与农村环境学报, 2007, **23**(4): 11-17.
DUAN J J, GUO S R, KANG Y Y, *et al.* Effects of exogenous spermidine on polyamine content and antioxidant system in roots of cucumber under salinity stress[J]. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 2007, **23**(4): 11-17.

[30] 赵东晓, 董亚茹, 孙景诗, 等. 外源亚精胺对桑树盐胁迫的缓解效应[J]. 蚕业科学, 2019, **45**(4): 484-493.
ZHAO D X, DONG Y R, SUN J S, *et al.* Alleviation effect of exogenous spermidine on mulberry under salt stress[J]. *Acta Sericologica Sinica*, 2019, **45**(4): 484-493.

[31] 李 州, 彭 燕. 亚精胺对水分胁迫下白三叶脯氨酸代谢、抗氧化酶活性及其基因表达的影响[J]. 草业学报, 2015, **24**(4): 148-156.
LI Z, PENG Y. Effects of spermidine on proline metabolism, antioxidant enzyme activity and gene expression in white clover leaves under water stress[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2015, **24**(4): 148-156.

[32] ZHU J K. Plant salt tolerance[J]. *Trends in Plant Science*, 2001, **6**(2): 66-71.

[33] BRESSAN R A, BOHNERT H J, HASEGAWA P M. Genetic engineering for salinity stress tolerance[J]. *Advances in Plant Biochemistry and Molecular Biology*, 2008, **1**: 347-384.

[34] 龚 明, 李 英. 植物体内的钙信使系统[J]. 植物学通报, 1990, **25**(3): 19-29.
GONG M, LI Y. Calcium messenger system in plants[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 1990, **25**(3): 19-29.

[35] 胡国松, 陈江华, 曹志洪, 等. 田间状况下烤烟养分吸收动力学及其在平衡施肥中的应用[J]. 中国烟草学报, 1996, **2**(2): 14-21.
HU G S, CHEN J H, CAO Z H, *et al.* Dynamics of nutrients uptake by flue-cured tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) in field conditions and its application in balanced fertilization[J]. *Acta Tabacaria Sinica*, 1996, **2**(2): 14-21.

[36] 龚 明, 杜朝昆, 许文忠. 钙和钙调素对玉米幼苗抗旱性的调控[J]. 西北植物学报, 1996, **16**(3): 214-220.
GONG M, DU C K, XU W Z. Involvement of calcium and calmodulin in the regulation of drought resistance in *Zea mays* seedlings[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 1996, **16**(3): 214-220.

[37] 杨 帆, 丁 菲, 杜天真. 盐胁迫下构树幼苗各器官中 K⁺、Ca²⁺、Na⁺ 和 Cl⁻ 含量分布及吸收特征[J]. 应用生态学报, 2009, **20**(4): 767-772.
YANG F, DING F, DU T Z. Absorption and allocation characteristics of K⁺, Ca²⁺, Na⁺ and Cl⁻ in different organs of *Broussonetia papyrifera* seedlings under NaCl stress[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2009, **20**(4): 767-772.

[38] ZHAO F G, SONG C P, HE J Q, *et al.* Polyamines improve K⁺/Na⁺ homeostasis in barley seedlings by regulating root ion channel activities[J]. *Plant Physiology*, 2007, **145**(3): 1 061-1 072.

[39] ZHAO F G, QIN P. Protective effect of exogenous polyamines on root tonoplast function against salt stress in barley seedlings[J]. *Plant Growth Regulation*, 2004, **42**(2): 97-103.

[40] MOSTOFA M G, YOSHIDA N, FUJITA M. Spermidine pretreatment enhances heat tolerance in rice seedlings through modulating antioxidative and glyoxalase systems[J]. *Plant Growth Regulation*, 2014, **73**(1): 31-44.

(编辑:裴阿卫)