



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

刘 易, 江应红, 王亚玲*, 杨茹薇, 吴 燕

(新疆农业科学院综合试验场, 乌鲁木齐 830013)

摘 要:为了探究亚精胺(Spd)增强马铃薯幼苗耐盐性的生理调节机制,了解不同耐盐性马铃薯品种对 Spd 的响应差异,采用营养液培养方法,以 100,200,300 mmol/L NaCl 溶液模拟不同盐胁迫程度,选择中度耐盐品种‘晋薯 16 号’、轻度耐盐品种‘冀张薯 12 号’脱毒幼苗为试材,在幼苗长至 4~5 片真叶时,连续叶面喷施 0.9 mmol/L 外源 Spd 7 d,每天 2 次,分析叶面喷施 Spd 对不同盐胁迫程度下马铃薯幼苗生长、叶片抗氧化酶活性、渗透调节物质含量的影响。结果表明:叶面喷施 Spd 缓解了盐胁迫对马铃薯幼苗生长的抑制,提高了叶片叶绿素含量和根系活力,增强了叶片超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)等抗氧化酶活性,提高了氧化物质抗坏血酸(ASA)和谷胱甘肽(GSH)含量,增加了叶片脯氨酸、可溶性糖、氨基酸含量;在 200 mmol/L NaCl 胁迫条件下,Spd 对‘晋薯 16 号’缓解作用最显著。可见,外源 Spd 能通过提高马铃薯幼苗根系活力以及叶片叶绿素含量、抗氧化酶活性、渗透调节能力,增强马铃薯幼苗对盐胁迫的适应性和耐受性,从而促进马铃薯幼苗生长。

关键词:马铃薯;NaCl 胁迫;亚精胺;幼苗生长;抗逆生理

中图分类号:Q945; S532 **文献标志码:**A

Effects of Exogenous Spermidine on Growth, Stress Resistance Physiological Characteristics of Potato Seedlings under Salt Stress

LIU Yi, JIANG Yinghong, WANG Yaling*, YANG Ruwei, WU Yan

(Comprehensive Test Site of Xinjiang Academy of Agricultural Sciences, Urumqi 830013, China)

Abstract: In order to explore the physiological regulatory mechanism of spermidine (Spd) enhancing salt tolerance in potato seedlings and understand the differences in response of different salt tolerant potato varieties to Spd, The experiment adopted nutrient solution culture method to simulate different salt stress levels with 100, 200, 300 mmol/L NaCl solutions. And the medium salt-tolerant variety ‘Jinshu 16’ and the mild salt-tolerant variety ‘Jizhangshu 12’ were used as test materials. When the virus-free potato seedlings reach 4–5 true leaves, continuous foliar spraying of 0.9 mmol/L exogenous Spd was applied for 7 days, 2 times per day. The effects of exogenous Spd on the growth of potato seedlings, the activities of antioxidant enzymes and the contents of osmotic regulatory substances in leaves were analyzed. The results showed that: Leaf spraying Spd alleviated the inhibitory effect of salt stress on seedling growth, increased chlorophyll content and root activity, and increased the activities of antioxidant enzymes such as superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), catalase (CAT), ascorbate peroxidase (APX), contents of

收稿日期:2022-09-29;修改稿收到日期:2023-07-11

基金项目:新疆维吾尔自治区自然科学基金面上项目(2020D01A68)

作者简介:刘 易(1983—),男,硕士,副研究员,主要从事马铃薯高产栽培及抗逆生理研究。E-mail:liuyun_5511@163.com

* 通信作者:王亚玲,硕士,助理研究员,主要从事种质创新及抗逆生理研究。E-mail:1395850924@qq.com

ascorbate (ASA) and glutathione (GSH), and proline, soluble sugar, amino acid contents. Under 200 mmol/L NaCl stress, Spd had the most significant alleviating effect on ‘Jinshu 16’. Studies had shown that Spd could improve the adaptability of potato seedlings to salt stress and promote the growth of potato seedlings by improving the its root vitality, chlorophyll content, antioxidant enzyme activities and osmotic regulation ability.

Key words: potato; salt stress; spermidine; seedling growth; stress resistance physiology

土壤盐渍化导致土壤生产力降低^[1],影响全球粮食安全,严重地区减产幅度高达 97%^[2]。盐胁迫造成植物膜结构和功能发生变化^[1],严重影响作物生长和发育,导致作物产量和品质下降。马铃薯是中国第四大粮食作物,是粮、菜、饲兼备的作物,具有较高的经济价值和营养价值。然而,土壤盐渍化、干旱、温度等非生物胁迫严重制约着马铃薯产业发展^[3]。如何提升马铃薯植株耐盐性,保证其在盐渍化土壤中的生存能力,是保障盐渍化区域马铃薯种植提质增效的有效途径。

多胺(polyamine, PAs)包括精胺(Spm)、亚精胺(Spd)、腐胺(Put),是生物体内具有生理活性的低分子量脂肪族含氮碱,在植物生长、形态建成、防止衰老和抵抗环境胁迫等方面起重要作用。在逆境胁迫下,植物可通过改变体内多胺含量稳定细胞膜结构,缓解氧化压力,保护生物大分子结构并参与逆境胁迫信号传递^[4-5]。在盐胁迫条件下,Spd 可以缓解植物代谢紊乱^[6]、减轻氧化损伤^[7]、维持正常的光合效率^[8],促进植物生长。但 Spd 对盐胁迫下马铃薯植株,以及不同耐盐性马铃薯品种对 Spd 的响应差异等机理研究尚未有报道。因此,本研究以不同耐盐程度的马铃薯品种‘晋薯 16 号’、‘冀张薯 12 号’幼苗为试验材料,采用不同浓度 NaCl 模拟盐胁迫处理,探究 Spd 增强马铃薯幼苗耐盐性的生理调节机制,了解不同耐盐性马铃薯品种对 Spd 的响应差异,以期亚精胺在马铃薯抗盐栽培中实际应用,以及盐渍化区域马铃薯品种选择提供理论依据,促进盐渍化区域马铃薯产业的可持续发展。

1 材料和方法

1.1 供试材料与试验设计

1.1.1 幼苗培养

试验于 2021 年 5 月—2022 年 6 月在新疆农业科学院综合试验场组培实验室和网室内进行。以本研究团队前期确定的中度耐盐品种‘晋薯 16 号’、轻度耐盐品种‘冀张薯 12 号’^[9]为供试材料,脱毒苗由新疆农业科学院综合试验场通过茎尖剥离、扩繁等

流程繁育。筛选长势一致无病毒感染的马铃薯脱毒苗,根部用 0.1% HgCl₂ 消毒 5 min,再用蒸馏水冲洗干净后,均匀扦插在底部有孔、装有蛭石的硬质塑料苗盘(每盘 50 株,苗盘高 20 cm,长 40 cm,宽 25 cm)中,于人工气候培养箱中[(25/20±1)℃],光照 14 h/黑暗 10 h,相对湿度 60%~70%培养,期间每 3 d 用 1/4 Hoagland 营养液浇灌 1 次。待幼苗第 3 片真叶展开时,拔除长势差和太密集的幼苗,从人工气候箱中取出转为网室内自然培养,自然培养 2 周后,每盘定苗 32 株。

1.1.2 Spd 溶液配制

亚精胺(Spd)为 Sigma 公司产品,先用去离子水配成 100 mmol/L 母液,4℃保存,稀释成相应浓度待用。

1.1.3 试验处理

为了得到马铃薯幼苗外源 Spd 处理的适宜浓度和 NaCl 胁迫适宜浓度,经过查阅文献进行相关预试验。其中,NaCl 胁迫下外源 Spd 喷施浓度预试验设置 0.3, 0.6, 0.9, 1.2 mmol/L 4 个 Spd 浓度梯度,结果表明 0.9 mmol/L Spd 浓度对盐胁迫的缓解效果最明显,且对正常条件下马铃薯幼苗没有伤害;马铃薯幼苗对盐胁迫的响应预试验设置 25~500 mmol/L NaCl 浓度,结果表明 100~300 mmol/L NaCl 胁迫条件下马铃薯幼苗表现出生长减弱、失绿、萎焉现象,但未出现死亡。参考以上预试验结果,设定本试验 Spd 和 NaCl 浓度处理。

试验共设置 8 个处理:(1)CK,对照,1/4 Hoagland 营养液+叶面喷施蒸馏水;(2)S,单独 Spd 处理,1/4 Hoagland 营养液+叶面喷施 Spd (0.9 mmol/L);(3)~(5)N₁₀₀、N₂₀₀ 和 N₃₀₀,单独盐处理,1/4 Hoagland 营养液+NaCl 溶液(100, 200, 300 mmol/L)+叶面喷施蒸馏水;(6)~(8)SN₁₀₀、SN₂₀₀、SN₃₀₀,Spd 和盐复合处理,1/4 Hoagland 营养液+NaCl 溶液(100, 200, 300 mmol/L)+叶面喷施 Spd(0.9 mmol/L)。

当马铃薯脱毒幼苗长至 4~5 片真叶时,于每天 10:00 和 16:00 各叶面喷施 1 次处理液,每盘每次喷施量为 10 mL,以叶片正反面都无溶液滴下

为标准,共连续处理 7 d。每个试验处理 32 株马铃薯幼苗,设置 5 次重复,各试验处理随机排列;马铃薯幼苗处理结束后生长 10 d 取部分样品进行非损伤测试,剩余样品选取植株自上而下的第 2~3 片功能叶进行植株生物量、渗透调节物质含量、抗氧化酶活性及抗氧化物质含量等指标的测定,样品用去离子水洗净,放液氮中速冻后,置于-80℃冰箱中保存待测,每次取样 8 株,每个指标测定 3 次重复。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 生长指标

(1)株高和茎粗:用直尺测量幼苗的第 1 片子叶着生点到生长点的距离作为幼苗株高;用游标卡尺测定同期幼苗距离子叶节下 1 cm 处茎部直径作为茎粗;
(2)鲜重和干重:将幼苗地上、地下部分分开,迅速用蒸馏水洗净并吸干表面水分,称取鲜重后,先在 110℃烘箱杀青 10 min,之后转至 75℃烘干至衡重,称干重。地上部鲜重和干重以 8 株幼苗的平均值表示。

1.2.2 根系活力和叶绿素含量

根系活力采用 TTC 法测定^[10];叶绿素含量采用乙醇、丙酮浸泡法提取,分光光度计测定其吸光度并计算其含量^[10]。

1.2.3 渗透调节物质含量

幼苗脯氨酸含量采用酸性茚三酮比色法测定,可溶性糖含量采用蒽酮比色法测定,氨基酸总量采用茚三酮显色法测定^[11]。

1.2.4 抗氧化酶活性及抗氧化物质含量

幼苗超氧化物歧化酶(SOD)活性采用氮蓝四唑(NBT)光化还原法测定^[12];过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)活性按张志良等^[10]方法测定;抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性按照 Nakano 等的方法测定^[13];抗坏血酸(ASA)和谷胱甘肽(GSH)含量参照陈建勋等^[14]方法测定。

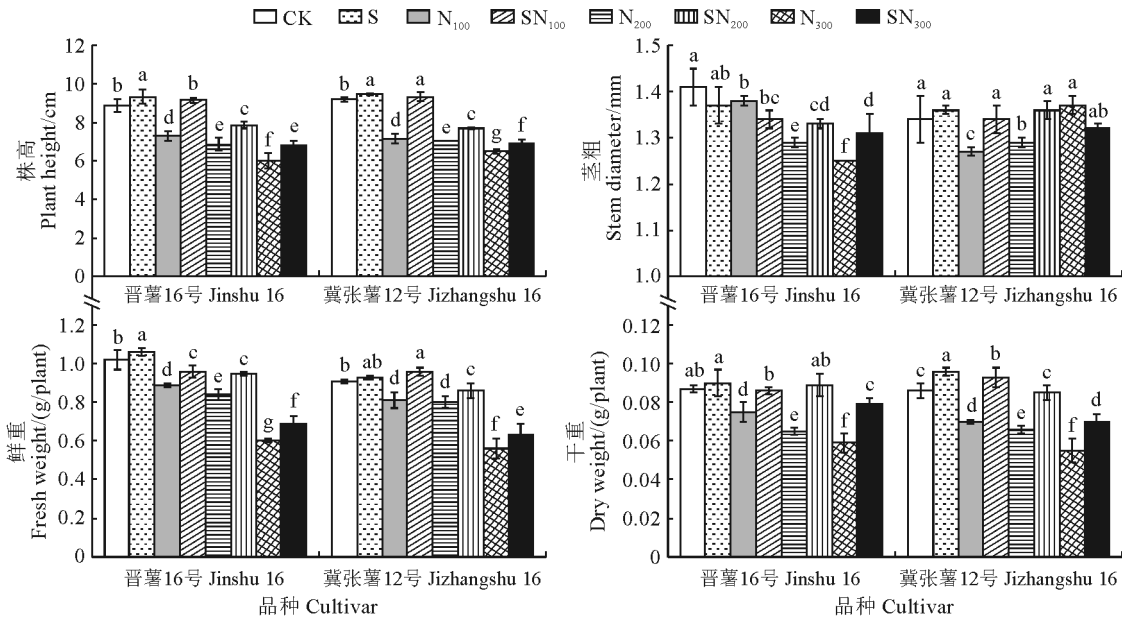
1.3 数据分析

数据处理使用 Excel 2010 软件,使用 SAS 8.1 软件进行方差分析和 Duncan 多重比较。

2 结果与分析

2.1 叶面喷施 Spd 对盐胁迫下马铃薯幼苗生长的影响

图 1 显示,与 CK 相比,单独 Spd 处理(S 处理)的“晋薯 16 号”、“冀张薯 12 号”植株株高、茎粗、鲜重、干重等生长指标均不同程度提高,其中株高、鲜重的增幅显著($P<0.05$)。



CK. 叶面喷施蒸馏水;S. 叶面喷施 0.9 mmol/L Spd 处理;N₁₀₀—N₃₀₀. 100,200,300 mmol/L NaCl 胁迫下叶面喷施蒸馏水处理;SN₁₀₀—SN₃₀₀. 100,200,300 mmol/L NaCl 胁迫下叶面喷施 0.9 mmol/L Spd 处理;
同一品种内不同小写字母表示处理间在 0.05 水平存在显著性差异($P<0.05$).下同。

图 1 外源亚精胺对盐胁迫下马铃薯幼苗生长的影响

CK. Spray distilled water on leaf surface; S. The leaf surface was sprayed with 0.9 mmol/L Spd; N₁₀₀—N₃₀₀. The leaves were treated with distilled water sprayed under 100, 200 and 300 mmol/L NaCl stress. SN₁₀₀—SN₃₀₀. Under 100, 200, 300 mmol/L NaCl stress, 0.9 mmol/L Spd was sprayed on the leaves. The different lowercase letters for same cultivar indicate significant difference among treatments at 0.05 level ($P<0.05$). The same below.

Fig.1 Effects of exogenous spermidine on the growth of potato seedlings under salt stress

各浓度单独盐胁迫处理(N_{100} 、 N_{200} 、 N_{300})的 2 个品种马铃薯幼苗生长指标均比 CK 显著降低,且降幅随着盐胁迫浓度的增加而增大。其中,在 N_{300} 处理下,幼苗株高、鲜重和干重在‘晋薯 16 号’中较 CK 分别显著降低 32.17%、41.18%、32.18%,在‘冀张薯 12 号’分别显著降低 25.38%、38.46%、36.05%。可见,在本试验条件下,外源 Spd 对马铃薯幼苗的生长有促进作用,而不同程度的盐胁迫均显著抑制了幼苗的生长,尤其是株高和鲜重表现得更为明显。同时,与单独盐胁迫相比,Spd 复合处理(SN_{100} 、 SN_{200} 、 SN_{300})均促使盐胁迫下两品种幼苗的生长指标显著增加(个别处理的茎粗除外),但其增幅在不同程度盐胁迫处理间存在差异。其中,‘晋薯 16 号’植株株高、茎粗、鲜重、干重的增幅分别在 SN_{100} 、 SN_{300} 、 SN_{300} 、 SN_{200} 处理时达到最大,分别较相应的单独盐胁迫处理显著增加 25.38%、4.80%、15.00%、36.92%;‘冀张薯 12 号’植株以上各指标增幅均在 SN_{100} 处理时达到最大,分别较相应单独盐胁迫处理显著增加 30.31%、5.51%、18.52%、32.86%。以上结果表明,外源 Spd 可缓解盐胁迫对马铃薯植株的生长抑制,但缓解作用在不同耐盐性品种间有差异。外源 Spd 对马铃薯植株盐害的缓解作用在 100 mmol/L 盐胁迫(N_{100})下表现为轻度耐盐品种‘冀张薯 12 号’优于中度耐盐品种‘晋薯

16 号’,在 200 mmol/L 盐胁迫(N_{200})下则表现相反。

2.2 叶面喷施 Spd 对盐胁迫下马铃薯幼苗叶绿素含量和根系活力的影响

2 个马铃薯品种幼苗叶绿素含量和根系活力在各处理下的变化特征与生长指标基本一致,即在单独 Spd 处理下得到不同程度促进,在不同程度单独盐胁迫下均受到显著抑制,在复合 Spd 处理下均得到不同程度恢复,恢复程度在品种间和盐胁迫程度间存在差异(图 2)。其中,S 处理对幼苗叶绿素含量和根系活力的促进作用除‘冀张薯 12 号’的叶绿素含量外均达到显著水平;各浓度盐胁迫(N_{100} 、 N_{200} 、 N_{300})植株叶绿素含量和根系活力的降幅均达到显著水平,且降幅随着盐胁迫程度增加而增大,‘晋薯 16 号’和‘冀张薯 12 号’在 N_{300} 处理下叶绿素含量分别比 CK 降低 70.04%、67.47%,根系活力分别比 CK 降低 50.31%、59.72%。复合 Spd 处理叶绿素含量和根系活力均高于相应单独盐胁迫处理,且大多差异显著;在 SN_{200} 处理下,Spd 对盐胁迫下‘晋薯 16 号’和‘冀张薯 12 号’叶绿素含量和根系活力的促进作用均较大,其叶绿素含量分别较 N_{200} 处理显著提高 40.88%、77.10%,根系活力则较 N_{200} 处理分别显著提高 40.85%、88.39%,即“冀张薯 12 号”的提升幅度均显著高于“晋薯 16 号”。

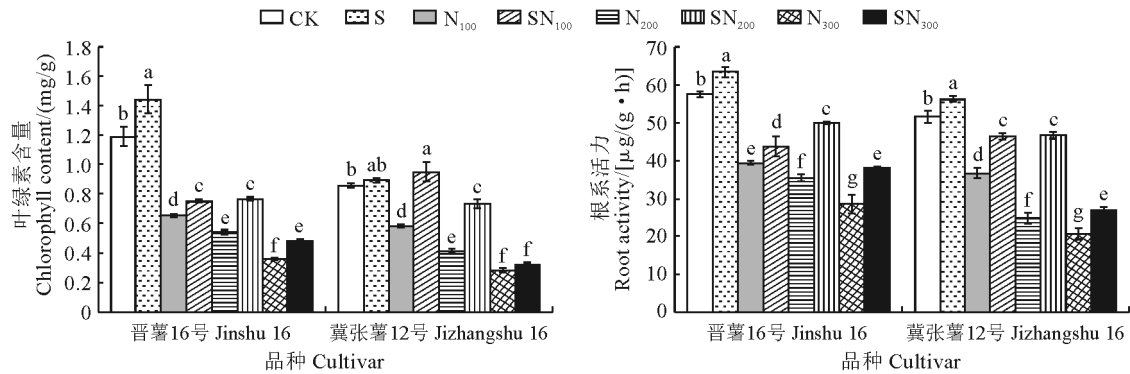


图 2 外源亚精胺对盐胁迫下马铃薯幼苗叶绿素含量和根系活力的影响

Fig. 2 Effects of exogenous spermidine on chlorophyll content and root activity of potato seedlings under salt stress

2.3 叶面喷施 Spd 对盐胁迫下马铃薯幼苗叶片抗氧化酶活性的影响

首先,与 CK 相比,2 个马铃薯品种幼苗叶片 SOD、POD、CAT、APX 活性在 S 处理下均不同程度增加,且 APX 和 SOD 活性增幅达到显著水平(图 3)。其次,与 CK 相比,各酶活性在低浓度盐胁迫下

大多表现出增强趋势,在高浓度胁迫下均表现出降低趋势。其中,‘晋薯 16 号’幼苗叶片 SOD、POD、CAT 活性在 N_{100} 、 N_{200} 处理下均显著高于 CK,在 N_{300} 处理下显著低于 CK,而其 APX 活性在 N_{100} 处理下稍高于 CK,在 N_{200} 和 N_{300} 处理下均大幅显著低于 CK。就‘冀张薯 12 号’幼苗而言, N_{100} 处理叶

片的 SOD、POD 和 CAT 活性均显著高于 CK,此时其 APX 活性稍高于 CK,并以 CAT 活性增幅最大(147.03%); N_{200} 处理叶片的 CAT 活性仍显著高于 CK 约 127.60%,SOD 活性稍高于 CK,其 POD 和 APX 活性均显著低于 CK; N_{300} 处理叶片的 SOD 活性与 CK 相近,其余酶活性均显著低于 CK。

另外,与单独盐胁迫处理相比,Spd 复合处理幼苗叶片 SOD、POD、CAT、APX 活性大多显著提高(仅‘晋薯 16 号’叶片 POD 活性在 SN_{100} 处理下受到显著抑制),但增加幅度在不同品种间和盐胁迫程度间存在差异。其中,‘晋薯 16 号’幼苗叶片 POD、CAT 和 APX 活性均在 SN_{200} 处理下达到最高,较相应的 N_{200} 分别显著提高 16.69%、37.36%和 137.08%,

而‘冀张薯 12 号’上述 3 种酶活性均在 SN_{100} 处理下达到峰值,较相应的 N_{100} 处理分别显著提高 15.19%、66.34%和 96.29%;‘晋薯 16 号’和‘冀张薯 12 号’幼苗的 SOD 活性则均在 SN_{100} 处理下达到峰值,较相应 N_{100} 处理分别显著提高 1.12 倍和 2.32 倍,且 Spd 对各浓度盐胁迫下‘冀张薯 12 号’SOD 活性促进程度均高于‘晋薯 16 号’。以上结果说明,马铃薯耐盐性与抗氧化酶活性强弱相关,中度耐盐品种‘晋薯 16 号’抗氧化酶活性高于轻度耐盐品种‘冀张薯 12 号’;外源 Spd 能通过提高 SOD、CAT、POD 和 APX 等抗氧化酶活性来减少活性氧产生,改善盐碱胁迫下马铃薯叶片的膜保护功能,提高马铃薯幼苗对盐胁迫的抗性。

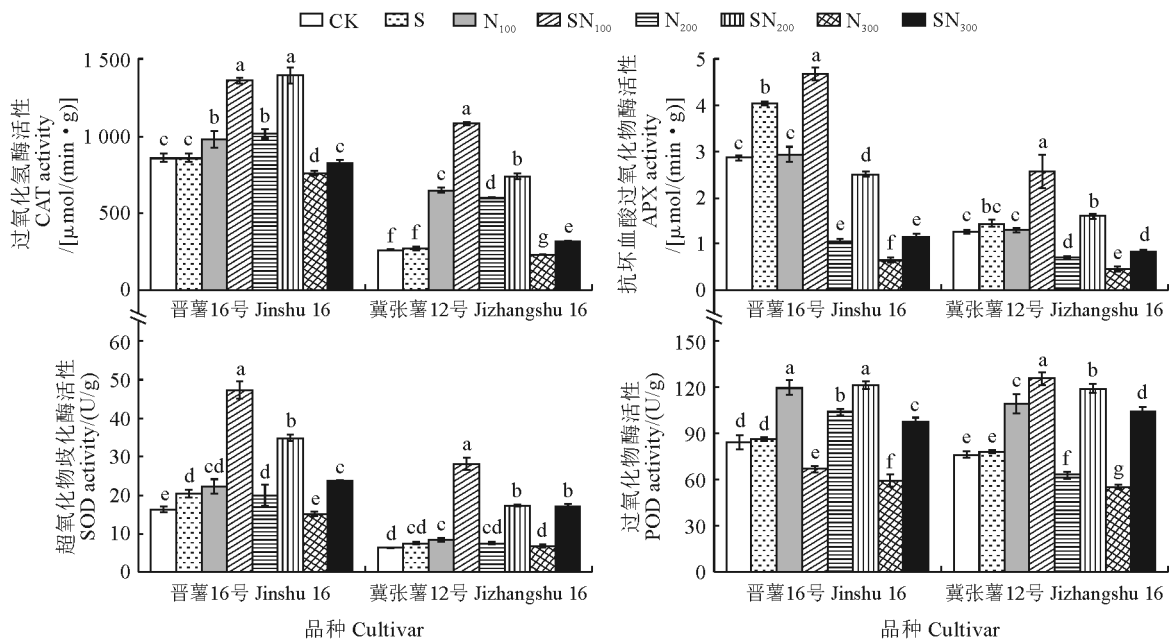


图 3 外源亚精胺对盐胁迫下马铃薯幼苗叶片抗氧化酶活性的影响

Fig. 3 Effects of exogenous spermidine on antioxidant enzyme activities in leaves of potato seedlings under salt stress

2.4 叶面喷施 Spd 对盐胁迫下马铃薯幼苗叶片抗氧化物质含量的影响

由图 4 可知,S 处理的‘晋薯 16 号’叶片 ASA 含量比 CK 显著增加,其 GSH 含量比 CK 显著降低,而 S 处理的‘冀张薯 12 号’叶片 ASA 和 GSH 含量均与 CK 无显著差异。各浓度盐胁迫处理(N_{100} 、 N_{200} 、 N_{300})的‘晋薯 16 号’、‘冀张薯 12 号’叶片 ASA 和 GSH 含量均较 CK 显著降低,且盐胁迫越严重降幅越大,在 N_{300} 处理下,两品种 ASA 含量降幅分别为 28.91%和 48.01%,GSH 含量降幅分

别为 50.87%和 51.44%。复合 Spd 处理叶片 ASA 含量均比相应浓度盐胁迫处理不同程度提高,且仅‘冀张薯 12 号’ SN_{300} 处理增幅未达显著水平;随盐胁迫程度增加,‘晋薯 16 号’叶片 ASA 含量逐渐显著增加,而‘冀张薯 12 号’ASA 含量逐渐显著降低。叶片 GSH 含量在各复合 Spd 处理下变化趋势完全不同,与相应单独盐胁迫相比, SN_{100} 处理下‘晋薯 16 号’显著降低,而‘冀张薯 12 号’显著升高 68.94%, SN_{200} 处理下两品种均稍有升高, SN_{300} 处理下两品种均显著降低。

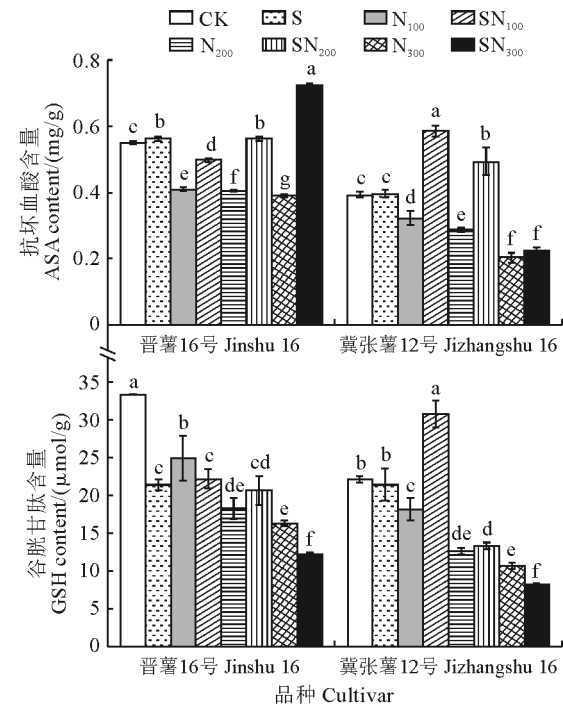


图 4 外源亚精胺对盐胁迫下马铃薯幼苗叶片抗氧化物质含量的影响

Fig. 4 Effects of exogenous spermidine on the antioxidant contents in leaves of potato seedlings under salt stress

2.5 叶面喷施 Spd 对盐胁迫下马铃薯幼苗叶片渗透调节物质含量的影响

植物体内较高的可溶性蛋白、可溶性糖、脯氨酸水平可使其维持更低的渗透势,从而增强抗逆性^[15]。由图 5 可知,单独 Spd 处理仅使‘晋薯 16 号’叶片的可溶性蛋白显著增加,而对两个品种叶片其他渗透调节物质含量均没有显著影响。在盐胁迫条件下,两品种叶片可溶性蛋白、脯氨酸、可溶性糖含量均比 CK 显著增加,且随盐胁迫程度增加大多呈现先增高后降低的趋势。复合 Spd 处理下两品种叶片脯氨酸和可溶性糖含量大多比相应盐胁迫处理显著升高,而其叶片游离氨基酸含量大多比相应盐胁迫处理显著降低,但各品种和盐浓度的升降幅度不同。其中,‘晋薯 16 号’、‘冀张薯 12 号’叶片脯氨酸和可溶性糖含量均在 SN₂₀₀ 处理达到峰值,与相应盐胁迫处理相比,它们脯氨酸含量增幅分别以 SN₃₀₀、SN₁₀₀ 处理增幅最大,分别达到 118.57% 和 132.29%,可溶性糖含量增幅均以 SN₁₀₀ 处理最高,分别到达 47.75% 和 85.29%,‘冀张薯 12 号’的增幅比‘晋薯 16 号’更大;‘晋薯 16 号’和‘冀张薯 12 号’叶片游离氨基酸含量分别在 SN₂₀₀ 和 SN₁₀₀ 处理下降至最低,分别较相应盐胁迫处理显著降低 74.50% 和 52.38%,‘晋薯 16 号’降幅更大。

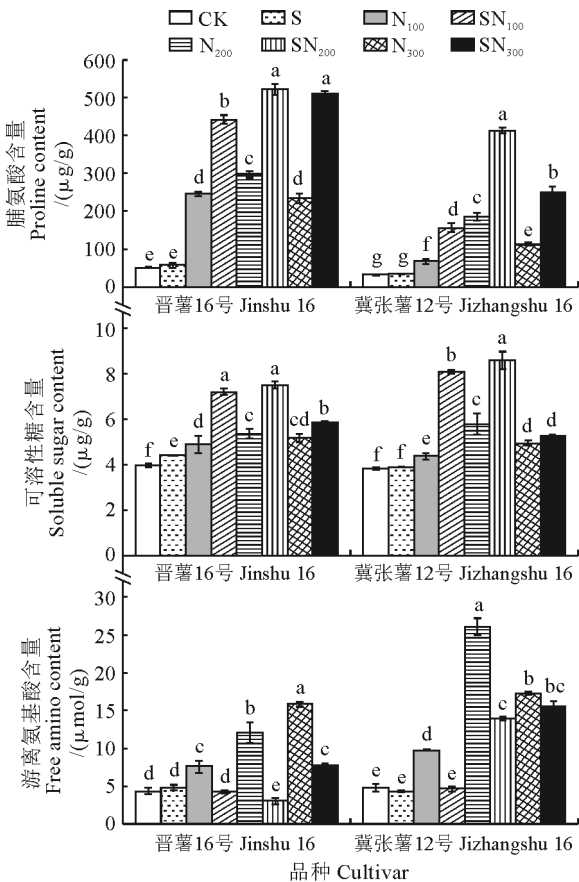


图 5 外源亚精胺对盐胁迫下马铃薯幼苗叶片渗透调节物质含量的影响

Fig. 5 Effects of exogenous spermidine on osmotic regulatory substance contents in leaves of potato seedlings under salt stress

以上结果说明外源 Spd 主要通过增加叶片渗透调节物质脯氨酸和可溶性糖含量来增强了马铃薯幼苗的耐盐性。

3 讨论

盐胁迫是影响植物生长发育及产量的主要非生物胁迫之一,近年来研究发现 Spd 通过调控生长发育、改变光合性能、清除活性氧、积累渗透调节物质等机制改善植株对盐胁迫的耐受性^[16-19]。然而关于外源 Spd 对不同盐胁迫程度和耐盐性马铃薯品种的表型、生理生化影响的相关研究鲜见报道。因此,本研究以中度耐盐品种‘晋薯 16 号’和轻度耐盐品种‘冀张薯 12 号’幼苗为材料,在不同盐浓度胁迫下考察叶面喷施 Spd 对其生长及抗逆生理指标的影响,探讨外源 Spd 增强马铃薯耐盐性的生理机制。

盐胁迫对植株茎生长的影响表现为株高降低、生物量减少,对其根系的影响表现在根系活力的降

低,根系数量减少,根系长度变短,对其叶片的影响表现在萎蔫、发黄等表观形态变化^[20-22]。有研究显示外源 Spd 可缓解盐胁迫对植株光系统结构和功能的损伤,促进光合作用,提高光合效率,从而改善植株生长,提高植株生物量、叶面积等生长指标^[23-26]。本研究结果表明,不同程度盐胁迫均抑制了马铃薯株高、干重、鲜重、根系活力、叶绿素含量;喷施 Spd 可提升马铃薯幼苗叶绿素含量,促进光合作用,增加干物质积累,该结果与上述研究一致。但不同耐盐性马铃薯品种间、盐胁迫程度间对 Spd 的响应存在差异,外源 Spd 对‘晋薯 16 号’、‘冀张薯 12 号’盐胁迫伤害的缓解效果分别在 200, 100 mmol/L NaCl 胁迫时最显著。

植物抗氧化系统分为酶促和非酶促两类。酶促类包括 POD、CAT、谷胱甘肽还原酶(GR)、SOD、单脱氢抗坏血酸还原酶(MDHAR)等;非酶促类包括类胡萝卜素(Car)、GSH、ASA 和甘露醇等。两类抗氧化系统共同维持植物体内活性氧代谢平衡,提高植物抗逆性^[27]。多胺可与抗氧化酶系统结合阻止脂质氧化以抵抗氧化胁迫^[28],缓解氧化胁迫对植物的伤害。前人研究表明,盐胁迫下 Spd 可提高甜高粱^[24]、大豆^[29]、葡萄^[17]等抗氧化酶活性,以修复植物细胞膜结构,保持细胞内环境稳定,减轻盐胁迫导致的氧化损伤。Spd 对盐胁迫下植物抗逆生理指标的影响与作物品种、盐分浓度有关。本研究结果表明,100, 200 mmol/L NaCl 胁迫下马铃薯植株叶片抗氧化酶 SOD、POD、CAT、APX 等活性显著提高,但 300 mmol/L NaCl 胁迫下各酶活性下降,表明当盐分胁迫大于植株自身防御能力的阈值时,会造成细胞结构和功能的损伤。同时,本研究中马铃薯植株叶片非酶促类抗氧化系统的 ASA、GSH 含量在受到盐胁迫后均显著下降,推测盐胁迫在抑制 ASA 合成速度的同时,ASA 作为抗氧化剂参与了自由基的淬灭而自身被氧化;而 GSH 作为胞内过氧化物的的重要清除剂,在 ROS 清除过程中损耗。外源 Spd 对正常生长条件下的马铃薯叶片 SOD、CAT、APX、POD 等活性均呈现出低浓度促进,高浓度抑制的趋势;在盐胁迫条件下,外源 Spd 处理‘晋薯 16 号’叶片 SOD、CAT、APX 活性以及‘冀张薯 12 号’叶片 SOD、CAT、APX、POD 等活性均较单纯盐胁迫显著提高,且叶片 ASA 含量也显著高于单纯盐分处理,这表明外源 Spd 可诱发和激活保护性反应,提

高盐胁迫下马铃薯幼苗活性氧清除能力,缓解氧化损伤,这与前人研究结果一致。

同时,在盐胁迫条件下,植株通过积累如脯氨酸、可溶性糖等渗透调节物质来维持体内渗透压的平衡,从而提升吸收外界水分,减少自身水分渗出的能力。有研究表明 Spd 作为信号分子,在盐胁迫下能通过信号转导诱导渗透调节相关基因的表达,促进脯氨酸、可溶性糖等渗透调节物质的合成,减轻了盐胁迫对番茄的损伤^[6,16];也有研究发现盐胁迫下,Spd 能够激活渗透调节物质合成途径中相关酶的活性,从而促进渗透调节物质的合成与积累,增强植株对盐胁迫的耐受性^[30];还有研究发现,盐胁迫下 Spd 通过增强渗透调节物质的代谢,如 Spd 促进碳水化合物代谢,提高盐胁迫下苜蓿可溶性糖的含量^[31]。本研究结果表明,马铃薯叶片脯氨酸、可溶性糖、游离氨基酸含量在盐胁迫条件下均显著增加。推测可能是在盐胁迫下植物细胞内大量积累脯氨酸,作为渗透溶质、酶和细胞结构的保护剂与活性氧清除剂共同起保护作用,增强植物的抗逆性^[32-34];在盐胁迫条件下,外源 Spd 处理可使马铃薯幼苗叶片脯氨酸、可溶性糖含量显著高于单纯盐胁迫处理,可能是 Spd 通过提高脯氨酸、可溶性糖、氨基酸含量来提高渗透调节能力,提升幼苗对盐胁迫的耐受性^[35-36],这一结果与辣椒^[37]、黄瓜^[33]、桑树^[19]、番茄^[38]、南瓜^[39]、青稞^[40]等植物上的研究结果一致。另外,在 100 mmol/L NaCl 胁迫条件下外源 Spd 对‘冀张薯 12 号’叶片脯氨酸、可溶性糖含量的促进增幅大于‘晋薯 16 号’。但在 300 mmol/L NaCl 胁迫条件下外源 Spd 对马铃薯植株各项生理指标变化趋势影响存在差异性,其作用机理还需做进一步研究。

4 结 论

盐胁迫降低了马铃薯幼苗生物量累积、叶绿素含量和根系活力,叶面喷施 Spd 可通过促进根系活力,提升叶片叶绿素含量和抗氧化系统活性,提高渗透调节物质含量,缓解盐胁迫逆境带来的伤害,但不同耐盐性品种间的响应有差异。外源 Spd 对轻度耐盐品种‘冀张薯 12 号’抗逆性的促进作用在 100 mmol/L NaCl 胁迫条件下高于中度耐盐品种‘晋薯 16 号’,而在 200 mmol/L NaCl 胁迫条件下低于中度耐盐品种‘晋薯 16 号’。

参考文献：

[1] AMMARI T G, TAHHAN R, ABUBAKER S, *et al.* Soil salinity changes in the Jordan valley potentially threaten sustainable irrigated agriculture[J]. *Pedosphere*, 2013, **23**(3): 376-384.

[2] BUTCHER K, WICK A F, DESUTTER T, *et al.* Soil salinity: A threat to global food security[J]. *Agronomy Journal*, 2016, **108**(6): 2 189.

[3] DONG JIN SHIN, SEOK-JUN MOON, SEYOUN HAN, *et al.* Expression of StMYB1R-1, a novel potato single MYB-like domain transcription factor, increases drought tolerance[J]. *Plant Physiology*, 2011, **155**(1): 421-432.

[4] ALCAZAR R, MARCO F, CUEVAS J C, *et al.* Involvement of polyamines in plant response to abiotic stress[J]. *Biotechnology Letters*, 2006, **28**(23): 1 867-1 876.

[5] GROPPA M D, BENAVIDES M P. Polyamines and abiotic stress: Recent advances [J]. *Amino Acids*, 2008, **34**(1): 35-45.

[6] 张毅, 石玉, 胡晓辉, 等. 外源 Spd 对盐碱胁迫下番茄幼苗氮代谢及主要矿质元素含量的影响[J]. *应用生态学报*, 2013, **24**(5): 1 401-1 408.

ZHANG Y, SHE Y, HU X H, *et al.* Effects of exogenous spermidine on the nitrogen metabolism and main mineral elements contents of tomato seedlings under saline-alkali stress [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2013, **24**(5): 1 401-1 408.

[7] 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.

[8] TANG S, ZHANG H X, LI L, *et al.* Exogenous spermidine enhances the photosynthetic and antioxidant capacity of rice under heat stress during early grain-filling period[J]. *Functional Plant Biology*, 2018, **45**(9): 911-921.

[9] 江应红, 邢斌德, 冯怀章, 等. 离体条件下不同马铃薯品种耐盐性鉴定及评价[J]. *农村科技*, 2021(1): 25-29.

JIANG Y H, XING B D, FENG H Z, *et al.* Identification and evaluation of salt tolerance of different potato varieties in vitro [J]. *Rural Science & Technology*, 2021(1): 25-29.

[10] 张志良, 瞿伟菁, 李小方. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2009.

[11] 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.

[12] 张宪政. 超氧化物歧化酶活性的测定[M]. 北京: 中国农业出版社, 1992.

[13] NAKANO Y, ASADA K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate specific peroxidase in spinach chloroplasts[J]. *Plant Cell Physiology*, 1981, **22**(5): 867-880.

[14] 陈建勋, 王晓峰. 植物生理学实验指导[M]. 广州: 华南理工大学出版社, 2002.

[15] 王蕊, 李新国, 李绍鹏, 等. 干旱胁迫下 2 种香蕉幼苗叶片和根的主要渗透调节物质的变化[J]. *基因组学与应用生物学*, 2010, **29**(3): 518-522.

WANG R, LI X G, LI S P, *et al.* Changes of drought stress on main osmotic adjustment substance in leaves and roots of two banana plantlets[J]. *Genomics and Applied Biology*, 2010, **29**(3): 518-522.

[16] 胡立盼. 盐碱胁迫下外源亚精胺对番茄叶片光抑制保护机理[D]. 陕西杨凌: 西北农林科技大学, 2016.

[17] 隋昌成. 外源亚精胺对葡萄幼苗盐碱胁迫的缓解效应[D]. 泰安: 山东农业大学, 2021.

[18] 李丽杰, 顾万荣, 孟瑶, 等. 干旱胁迫下亚精胺对玉米幼苗抗旱性影响的生理生化机制[J]. *应用生态学报*, 2018, **29**(2): 554-564.

LI L J, GU W R, MENG Y, *et al.* Physiological and biochemical mechanism of spermidine improving drought resistance in maize seedlings under drought stress [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, **29**(2): 554-564.

[19] 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]. *Science of Sericulture*, 2019, **45**(4): 484-493.

[20] 王素平, 郭世荣, 胡晓辉, 等. 盐胁迫对黄瓜幼苗叶片光合色素含量的影响[J]. *江西农业大学学报*, 2006, **28**(1): 32-38.

WANG S P, GUO S R, HU X H, *et al.* Effects of NaCl stress on the content of photosynthetic pigments in the leaves of cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings [J]. *Acta Agricuturae Universitatis Jiangxiensis*, 2006, **28**(1): 32-38.

[21] ROYCE T E, ROZOWSKY J S, GERSTEIN M B. Toward a universal microarray: Prediction of gene expression through nearest-neighbor probe sequence identification [J]. *Nucleic Acids Research*, 2007, **35**(15): 98-99.

[22] 于伟. 水杨酸和亚精胺缓解茄子幼苗盐胁迫的生理机制[D]. 南京: 南京农业大学, 2015.

[23] ZHANG R H, LI J, GUO S R, *et al.* Effects of exogenous putrescine on gas-exchange characteristics and chlorophyll fluorescence of NaCl stressed cucumber seedlings [J]. *Photosynthesis Research*, 2009, **100**(3): 155-162.

[24] 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): 554-564.

[25] 陈雄伟, 马艳萍, 徐呈祥, 等. 多胺及其代谢抑制剂对盐胁迫下枣树叶叶绿体离子稳态和类囊体膜 H⁺-ATP 酶活性的影响[J]. *中南林业科技大学学报*, 2012, **32**(10): 1-8.

CHEN X W, MA Y P, XU C X, *et al.* Effects of exogenous polyamines and polyamine metabolism inhibitors on and chloroplasts ionic homeostasis and thylakoid membrane conjugated H⁺-ATPase activity of *Ziziphus jujuba* Mill. under salt stress [J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2012, **32**(10): 1-8.

[26] 海霞, 米俊珍, 赵宝平, 等. 外源亚精胺对盐胁迫下燕麦幼苗生长及生理特性的影响[J]. *西北植物学报*, 2021, **41**

- (6): 1 003-1 011.
- HAI X, MI J Z, ZHAO B P, *et al.* Effects of exogenous spermidine on the growth and physiological characteristics in oat seedlings under salt stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, **41**(6): 1 003-1 011.
- [27] 陈 洁, 林栖凤. 植物耐盐生理及耐盐机理研究进展[J]. 海南大学学报, 2003, **21**(2): 177-182.
- CHEN J, LIN Q F. Progress on salt tolerance physiology and mechanism of plants[J]. *Natural Science Journal of Hainan University*, 2003, **21**(2): 177-182.
- [28] KRAMER G F, NORMAN H A, KRIZEK D T, *et al.* Influence of UV-B radiation on polyamines, lipid peroxidation and membrane lipids in cucumber [J]. *Phytochemistry*, 1991, **30**(7): 2 101-2 108.
- [29] 杜红阳, 胡春红, 刘怀攀. 外源亚精胺对盐胁迫下大豆幼苗叶片光合性能和抗氧化代谢的调控效应[J]. 大豆科学, 2016, **35**(1): 80-85.
- DU H Y, HU C H, LIU H P. Regulating effects of exogenous spermidine on photosynthetic character and antioxidant metabolism of soybean seedling leaves under salt stress[J]. *Soybean Science*, 2016, **35**(1): 80-85.
- [30] ZHU J K. Abiotic stress signaling and responses in plants [J]. *Cell*, 2016, **167**(2): 313-324.
- [31] 夏关雪莹, 王 冰, 屈琳俐, 等. 亚精胺浸种缓解盐碱胁迫对苜蓿生长抑制的研究[J]. 中国草地学报, 2019, **41**(5): 17-23.
- XIA-GUAN X Y, WANG B, QU L L, *et al.* Alfalfa seed soaking with spermidine to alleviates the inhibition of alfalfa growth under soil saline-alkaline stress[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2019, **41**(5): 17-23.
- [32] 赵 勇, 马雅琴, 翁跃进. 盐胁迫下小麦甜菜碱和脯氨酸含量变化[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2005, **31**(1): 103-106.
- ZHAO Y, MA Y Q, WENG Y J. Variation of betaine and proline contents in wheat seedlings under salt stress[J]. *Acta Photophysiological Sinica*, 2005, **31**(1): 103-106.
- [33] 段九菊, 郭世荣, 樊怀福, 等. 盐胁迫对黄瓜幼苗根系脯氨酸和多胺代谢的影响[J]. 西北植物学报, 2006, **26**(12): 2 486-2 492.
- DUAN J J, GUO S R, FAN H F, *et al.* Effects of salt stress on proline and polyamine metabolisms in the roots of cucumber seedlings[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2006, **26**(12): 2 486-2 492.
- [34] GRZESIAK M, FILEK M, BARBASZ A, *et al.* Relationships between polyamines, ethylene, osmoprotectants and antioxidant enzymes activities in wheat seedlings after short-term PEG- and NaCl-induced stresses [J]. *Plant Growth Regulation*, 2013, **69**(2): 177-189.
- [35] 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.
- [36] 闫 刚, 张春梅, 邹志荣. 外源亚精胺对干旱胁迫下番茄幼苗碳水化合物代谢及相关酶活性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2012, **30**(1): 143-148.
- YAN G, ZHANG C M, ZOU Z R. Effects of exogenous spermidine on metabolism of nonstructural carbohydrate and involved activity of enzymes of tomato seedlings under drought stress[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2012, **30**(1): 143-148.
- [37] 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.
- [38] 潘媛媛, 张 毅, 石 玉, 等. 外源亚精胺对等渗盐胁迫下番茄幼苗抗氧化系统的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2019, **47**(3): 57-66.
- PAN Y Y, ZHANG Y, SHI Y, *et al.* Effects of exogenous spermidine on antioxidant system of tomato seedlings under isotonic salt stress[J]. *Journal of Northwest A&F University* (Natural Science Edition), 2019, **47**(3): 57-66.
- [39] 吴旭红, 冯晶旻. 外源亚精胺对渗透胁迫下南瓜幼苗抗氧化酶活性等生理特性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2017, **35**(4): 255-262.
- WU X H, FENG J M. Effects of extraneous spermidine on antioxidant enzyme activities and other physiological characteristics of pumpkin seedlings under osmotic stress[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2017, **35**(4): 255-262.
- [40] 段辉国, 赵俊茗, 张轩波, 等. 亚精胺预处理对 NaCl 胁迫下青稞幼苗生理特性的影响[J]. 西北植物学报, 2009, **29**(6): 1 220-1 225.
- DUAN H G, ZHAO J M, ZHANG X B, *et al.* The effects of spermidine pretreatment on physiological characteristics of hulless barley seedlings under NaCl stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2009, **29**(6): 1 220-1 225.

(编辑:裴阿卫)