

不同耐盐性花生品种对 NaCl 胁迫的 光合和抗逆生理响应特征

温赛群^{1,2}, 丁红¹, 徐扬¹, 张冠初¹, 张智猛¹, 戴良香^{1*}

(1 山东省花生研究所, 山东青岛 266100; 2 河北省农林科学院经济作物研究所, 石家庄 050051)

摘 要:以较耐盐花生品种‘花育 25’、‘鲁花 12’和盐敏感品种‘海花 1’、‘花育 20’为材料, 采用盆栽试验, 设置 0、1.0、2.0、3.0 g/kg 土壤 NaCl 胁迫浓度梯度, 测定其净光合速率、表观量子效率、气孔导度等光合特性, 以及抗氧化酶活性和渗透调节物质含量等指标, 明确 NaCl 胁迫条件下不同耐盐性花生品种光合和生理生化特性的适应特征。结果表明: (1) NaCl 胁迫明显抑制各品种花生叶片光合作用, 净光合速率随盐胁迫浓度的升高呈明显降低的趋势。 (2) 各品种花生叶片净光合速率均先随光照强度的增强而升高, 当光强达到一定数值时趋于平稳; 光补偿点和光饱和点因品种和盐胁迫浓度差异较大, 较高的盐胁迫浓度使叶片光补偿点升高, 盐敏感品种的光饱和点降低。 (3) 盐胁迫条件下, 各品种叶片表观量子效率和最大净光合速率均随盐胁迫强度的增加呈显著降低趋势, 盐敏感品种利用弱光的能力在低盐胁迫下强于耐盐品种, 其最大净光合速率在较高盐胁迫浓度 (3.0 g/kg) 下明显低于耐盐品种, 但两类品种的叶片表观量子效率降幅相近 (78.65%~88.00%)。 (4) 在 NaCl 胁迫下, 耐盐品种叶片自由水含量显著高于盐敏感品种; 在 2.0~3.0 g/kg NaCl 胁迫下, 耐盐品种叶片 SOD、CAT、POD 活性和 MDA 含量的升降幅度均低于盐敏感品种; 耐盐品种在 NaCl 浓度低于 2.0 g/kg 时的抗氧化能力明显高于盐敏感品种。研究发现, 盐胁迫下花生品种抗盐耐逆的主要生理响应特征是提高光补偿点和最大净光合速率, 增强叶片持水能力和物质代谢能力, 以及提升抗氧化和渗透调节能力。

关键词:花生品种; 盐胁迫; 光合作用; 抗氧化酶活性; 渗透调节物质

中图分类号: Q945.79; S565.2 **文献标志码:** A

Physiological Response Characteristics of Peanut Varieties with Different Salt Resistance under NaCl Stress

WEN Saiqun^{1,2}, DING Hong¹, XU Yang¹, ZHANG Guanchu¹,
ZHANG Zhimeng¹, DAI Liangxiang^{1*}

(1 Shandong Peanut Research Institute, Qingdao, Shandong 266100, China; 2 Institute of Cash Crops, Hebei Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Shijiazhuang 050051, China)

Abstract: In order to clear the salt-adaptive mechanisms of photosynthesis and physio-biochemistry of different peanut varieties in salt stress, we conducted pot experiment by setting 0, 1.0, 2.0, 3.0 g/kg NaCl concentration gradient, and tested the physiological index of salt-tolerant peanut varieties (HY25, LH12) and salt-sensitive varieties (HH1, HY20), including photosynthetic traits (photosynthetic rate, apparent

收稿日期: 2021-05-17; 修改稿收到日期: 2021-08-31

基金项目:国家自然科学基金(31971856); 山东省现代农业产业技术体系创新团队(花生)项目(SDAIT-04-06); 山东省农业科学院创新工程(CXGC2018B05)

作者简介:温赛群(1996—), 女, 助理研究员, 主要从事植物营养生理与生态学研究。E-mail: wensaiqun@126.com

* 通信作者: 戴良香, 研究员, 主要从事植物营养生理与生态研究。E-mail: liangxiangd@163.com

quantum efficiency and stomatal conductance), antioxidant enzyme activities and contents of osmotic regulatory substances. The results showed as follows. (1) The NaCl stress significantly inhibited photosynthesis of peanut leaves. The net photosynthetic rate decreased obviously with the increase of salt stress concentration. (2) The net photosynthetic rate of peanut leaves increased with the increase of light intensity, but it would level off when the light intensity reached a certain value. The difference of light compensation point and light saturation point was great among different peanut varieties or salt concentrations. The high salt stress concentration increased the light compensation point of leaves, but decreased the light saturation point of salt-sensitive cultivars. (3) The apparent quantum efficiency and maximum net photosynthetic rate decreased significantly with the increase of salt stress intensity. The ability of using weak light in salt-sensitive varieties were stronger than that in salt-tolerant varieties under low salt stress. In the stress of 3.0 g/kg NaCl concentration, the maximum net photosynthetic rates of salt-sensitive varieties were significantly lower than that of salt-tolerant varieties, while the apparent quantum efficiency of the two species leaves had similar drop among 78.65%—88.00%. (4) The free water content of salt-tolerant variety leaves was significantly higher than that of salt-sensitive variety leaves in salt stress. In 2.0—3.0 g/kg NaCl stress, the fluctuation of SOD, CAT, POD activities and MDA content in salt-tolerant varieties were lower than that in salt-sensitive varieties. The antioxidant capacity of salt-tolerant varieties was significantly higher than that of salt-sensitive varieties when NaCl concentration was less than 2.0 g/kg. The study found the major reasons that plants could tolerant salt stress were the increase of light compensation point, maximum net photosynthetic rate, leaves preserve water ability, metabolism, antioxidant and osmotic regulation ability under salt stress.

Key words: peanut variety; salt stress; photosynthesis; antioxidant enzyme activity; osmotic regulation substances

土地盐碱化是世界范围内面临的重要环境问题,近 50% 的灌溉土地存在不同程度的次生盐碱化^[1]。中国是世界上土地盐碱化面积最大的国家之一,可利用的盐碱地面积达 6.7×10^6 hm²,其中中轻度盐碱地面积占 30.1%,中重度盐渍化威胁的低产田占总耕地的 22%,且有 9.2×10^7 hm² 的耕地正面临着盐渍化的影响。中国人口众多,人均耕地面积不足 0.1 hm²,如何改良利用盐渍地区的土地资源是提高粮食和食用植物油自给率重大而艰巨的课题,筛选及培育耐盐能力强的作物品种、研究植物耐盐性及其生理机制成为热点问题之一。

花生是中国重要的油料作物和经济作物,含油率高达 50% 以上,在保障中国食用油安全领域具有明显的产业优势。同时,花生抗逆性较强,除具有抗旱、耐瘠薄和培肥地力特性外,还具有较强的耐盐碱能力,可耐受 0.30%—0.45% 的盐浓度^[2],在盐碱土区种植业结构调整中是最适宜的替代作物。花生种植效益明显,发展盐渍土区花生产业,对提高其农业种植结构抗风险能力、提高食用植物油供给和改良利用盐碱地资源具有重要作用。以往研究表明,花生耐盐性筛选的适宜浓度因生育时期、栽培手段不同而异,芽期耐盐性室内鉴定以 0.58%—1.0% NaCl 为选择标准^[3-5],室内土培法筛选耐盐花生品

种的适宜浓度为 0.30%—0.45%^[6]。盐胁迫下花生叶片叶绿素含量、净光合速率和叶面积指数降低^[7-8],SOD、POD、CAT 活性下降,MDA 含量增加,抗氧化酶保护系统和细胞膜遭到破坏^[9],对氮、磷、钾、镁等营养元素的吸收与转运受阻^[10-11]。而植物的耐盐性是一个复杂的数量性状,涉及多种耐盐机制的协调作用,但目前对于不同花生耐盐品种耐盐机理的研究还相对较少。因此,本试验选用已鉴定出的不同耐盐性花生品种,采用 NaCl 温室内盆栽试验模拟田间盐胁迫,研究其在不同盐胁迫强度下的光合特性、抗氧化能力和相对含水量等生理响应特征,旨在明确不同耐盐性花生品种耐盐生理机制,为盐碱地花生高产高效生产提供理论与技术支撑。

1 材料和方法

1.1 供试材料

选择耐盐型花生品种‘花育 25’(HY25)和‘鲁花 12’(LH12),以及盐敏感型花生品种‘海花 1 号’(HH1)和‘花育 20’(HY20)为试验材料,分别随机选取各品种种子 50 粒称重(重复 4 次),获得其百仁重分别为 87.35 g(‘花育 25’)、83.52 g(‘海花 1 号’)、76.45 g(‘鲁花 12’)和 74.75 g(‘花育 20’)

1.2 试验方法

试验于 2018 年 3—10 月在山东省花生研究所日光温室中进行,光照周期为 12 h/12 h,有效光量子密度为 $110\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,昼/夜温度为 $23\sim 25\text{ }^{\circ}\text{C}/18\sim 20\text{ }^{\circ}\text{C}$,光暗相对湿度为 $(65\%\pm 5\%)$ 。供试土壤采自山东省花生研究所莱西试验站 0~20 cm 表层土,其基本理化性质为土壤有机质含量 $13.42\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,全磷(P_2O_5) $0.79\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,全钾(K_2O) $11.36\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,全氮 $1.34\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,水解氮(N) $109.37\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,速效磷(P_2O_5) $14.01\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,速效钾(K_2O) $113.22\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,土壤 pH7.25。风干、过筛(3 mm)后备用。依据《土壤农业化学分析》盐碱土分级标准^[12]和耐盐品种鉴定评价标准^[2],将土壤含盐量(W/W=NaCl 质量/烘干土壤质量)设定在中度含盐量($2.0\sim 4.0\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)以下。

选用高 10.5 cm、内径 12.5 cm 的塑料盆,每盆装土 0.75 kg,以分析纯 NaCl 施入处理组盆栽土壤中,使土壤含盐量分别达到 0(CK)、1.0、2.0、3.0、4.0 g/kg。依据田间持水量采用重量法控制培养生长期间每盆的浇水量,控制初始土壤含水量达到田间持水量的 90%,于人工气候室内自然蒸发至土壤含水量为田间持水量 60%~70%时进行播种。每盆播种 4 粒,6 次重复。并保持每粒种子的播种深度均为 3 cm,间距控制在 1 cm。出苗后重量法控制补水量保持土壤含水量在田间持水量 50%~60%。由于 3.0 g/kg 处理出苗延迟 7~17 d,4.0 g/kg 处理出苗困难,未能对植株相关性状进行调查测定。

1.3 测定指标及方法

不同盐胁迫浓度下,均选择在花生幼苗长至 5 展叶时,利用 Li-6400XT 便携式光合仪,于上午 10:00~12:00 选取每株倒 2~3 展开叶,测定净光合速率($P_n,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、蒸腾速率($T_r,\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$)和气孔导度($G_s,\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。同时,测定植株光合-光响应曲线。每处理随机选取 5 株,共 3 个重复。设定诱导光强约为 $2\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,诱导时间约 15~30 min。光响应曲线测定时,设置叶室温度为 $25\text{ }^{\circ}\text{C}$,采用开放式气路,设置 CO_2 浓度条件为 $400\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,相对湿度为 60%~75%,设置光强由高到低为 2 000、1 800、1 600、1 400、1 200、800、600、400、200 和 $0\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

采用 SPAD 502 叶绿素仪(柯尼卡美能达公司,日本)测定叶绿素含量相对值(SPAD)。被测部位选择叶片中上部,且避开叶脉,各处理 5 次重复。之后,选取植株长势较均匀的 3 盆,采取其所有展开叶

片置于 $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 超低温冰箱中保存,以备相关生理生化指标测定。其中,叶片相对含水量采用烘干称重法测定;脯氨酸含量采用茚三酮法测定,可溶性糖含量采用蒽酮法测定,并用氮蓝四唑(NBT)法测定 SOD 活性,愈创木酚法测定过氧化物酶(POD)活性,紫外吸收法测定 CAT 活性,硫代巴比妥酸(TBA)法测定 MDA 含量^[13]。

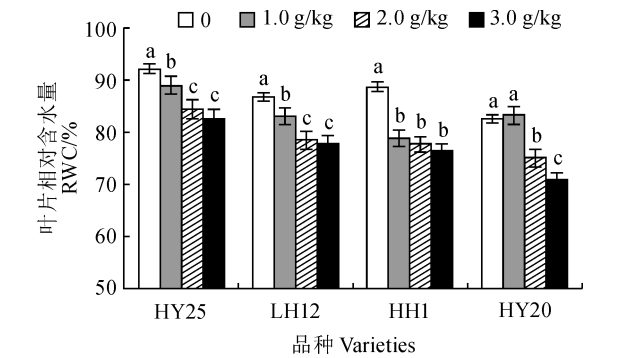
1.4 数据处理

采用 SPSS 17.0 对数据进行统计分析,用 Excel 2017 制图。

2 结果与分析

2.1 NaCl 胁迫对不同花生品种叶片相对含水量的影响

各花生品种叶片相对含水量(RWC)均表现出随盐胁迫浓度升高而显著降低的趋势,但品种间降幅存在差异(图 1)。其中,在 1.0 g/kg NaCl 胁迫处理下,HY20 品种 RWC 稍高于对照,其余品种 RWC 均显著低于对照。在 2.0 和 3.0 g/kg NaCl 胁迫浓度下,HY25、LH12 和 HY20 品种 RWC 均显著低于 1.0 g/kg 胁迫浓度处理,但 HY25、LH12 在两胁迫浓度间无显著差异,而 HY20 品种表现为 3.0 g/kg 显著低于 2.0 g/kg 浓度;HH1 品种 RWC 在 2.0 和 3.0 g/kg NaCl 胁迫浓度下与 1.0 g/kg 盐胁迫浓度间均无显著差异。在 3.0 g/kg NaCl 胁迫浓度下,HY25、LH12、HH1 和 HY20 叶片 RWC 分别比对照显著降低 10.3%、10.5%、13.9% 和 14.3%。可见,在 NaCl 胁迫条件下,耐盐花生品种叶



相同品种不同小写字母表示处理间在 0.05 水平存在显著性差异;下同

图 1 NaCl 胁迫下不同花生品种叶片相对含水量的变化

The different normal letters indicate significant difference among treatments at 0.05 level. The same as below

Fig. 1 The relative water content (RWC) in leaves of different peanut varieties under NaCl stress

片自由水含量明显高于盐敏感品种,其保持了对水分的吸收能力,缓解了渗透胁迫对植株生长的影响,较强的保水能力是品种抗盐耐逆的主要原因之一。

2.2 NaCl 胁迫对不同花生品种叶片 SPAD 值的影响

各类型花生品种叶片 SPAD 值均随着 NaCl 胁迫浓度的增加表现出逐渐降低的趋势,但降低幅度在各品种间存在明显差异(图 2)。其中,耐盐品种 HY25 和 LH12 叶片 SPAD 值在低于 2.0 g/kg NaCl 胁迫下与对照相比均无显著变化,仅在 3.0 g/kg NaCl 胁迫浓度下显著降低;而盐敏感品种 HY20 叶片 SPAD 值在 1.0 g/kg NaCl 胁迫下也无显著变化,但在 2.0~3.0 g/kg NaCl 胁迫下均显著降低;盐敏感品种 HH1 叶片 SPAD 值在 1.0~3.0 g/kg NaCl 胁迫下均比对照显著降低,且各盐胁迫处理间也均差异显著。在 3.0 g/kg NaCl 胁迫下,花生品种 HY25、LH12、HH1 和 HY20 叶片 SPAD 值分别较其 CK 显著降低 13.4%、17.0%、22.3%和 18.8%。可见,低于 2.0 g/kg NaCl 胁迫下,耐盐花生品种叶绿素含量不受盐胁迫的显著影响,在较高浓度 NaCl 胁迫处理下,耐盐品种叶片叶绿素含量降幅较盐敏感品种低,受盐胁迫抑制程度较小。

2.3 NaCl 胁迫对不同花生品种叶片光合生理特征的影响

2.3.1 光合-光响应曲线特征 图 3 显示,在 NaCl 胁迫条件下,各品种光合-光响应特征曲线的变化趋势相同,净光合速率均随光照强度的增强逐渐升高,当光强达到一定数值时趋于平稳,且均随 NaCl 胁迫浓度的升高呈明显降低的变化趋势;在不同浓度 NaCl 胁迫下,各品种光补偿点和光饱点差异较大。其中,在 0~2.0 g/kg NaCl 胁迫条件下,耐盐品种 HY25 和 LH12 的光补偿点近于零,而盐敏感品种

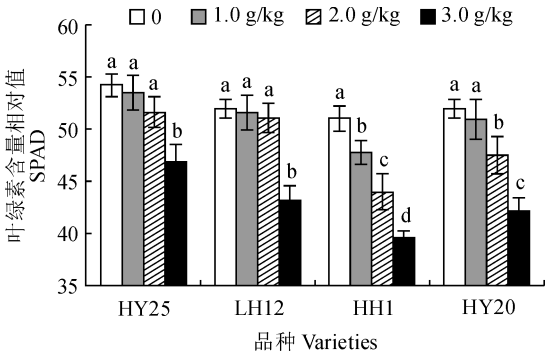


图 2 NaCl 胁迫下各花生品种叶片 SPAD 值的变化
Fig. 2 The SPAD in leaves of different peanut varieties under NaCl stress

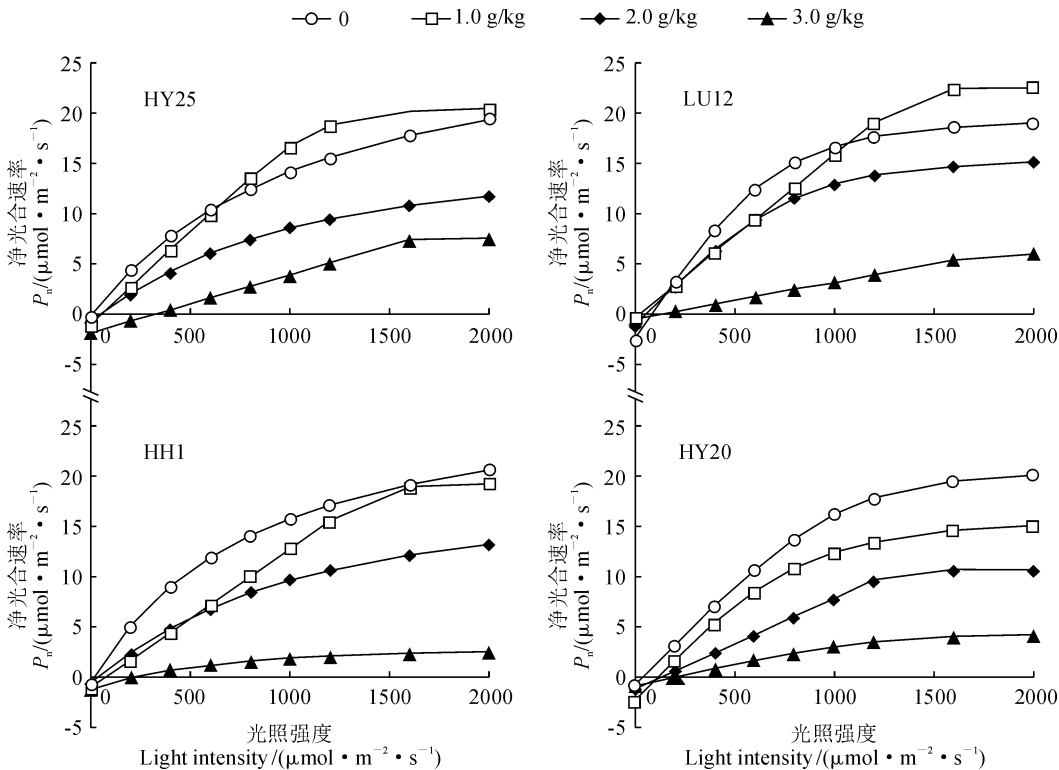


图 3 NaCl 胁迫下不同花生品种叶片光响应曲线
Fig. 3 Photosynthetic light response curves of different peanut varieties under NaCl stress

HY20 和 HH1 则在 $100\sim200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间;在 $3.0\ \text{g/kg}$ 胁迫条件下,各品种光补偿点均在 $200\sim300\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间,尤以耐盐品种 HY25 较高为 $400\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

同时,两类型花生品种的光饱和点和净光合速率因 NaCl 胁迫浓度而出现分异,耐盐品种 (HY25 和 LH12) 和盐敏感品种 (HY20 和 HH1) 的光饱和点分别出现在 $1\ 600\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右和 $1\ 200\sim1\ 300\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,且较高浓度 NaCl ($3.0\ \text{g/kg}$) 胁迫下,两类品种的最大净光合速率分别为对照的 25.0% 和 12.5% 左右;在 $2.0\ \text{g/kg}$ 盐胁迫下,当光照强度高于 $1\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时,耐盐品种 HY25 和 LH12 的净光合速率均高于相应 CK,但盐敏感品种 HY20 和 HH1 则依 NaCl 胁迫浓度的增加而依次降低。可见,各品种花生叶片的光合作用在 NaCl 胁迫下均受到明显抑制,较高浓度的 NaCl 胁迫使花生叶片的光补偿点升高,并使盐敏感品种的光饱和点降低。

2.3.2 叶片最大净光合速率和表观量子效率 首先,各花生品种叶片最大净光合速率 ($P_{n\max}$) 受到盐胁迫的显著抑制,并均有随盐胁迫强度的增加而显著降低的趋势 (图 4, A)。其中,除 HH1 品种的 $P_{n\max}$ 在 1.0 和 $2.0\ \text{g/kg}$ NaCl 胁迫浓度间无显著差异外,其余品种的 $P_{n\max}$ 在各处理浓度间差异均达显著水平;在 $3.0\ \text{g/kg}$ NaCl 胁迫下,盐敏感品种 HH1 和 HY20 的 $P_{n\max}$ 明显低于耐盐品种 HY25 和 LH12, HH1 和 HY20 分别较其对照显著降低 83.3% 、 77.7% , HY25 和 LH12 分别较其对照显著降低 71.0% 、 69.6% ,尤以盐敏感品种 HH1 降低幅度最大。

其次,NaCl 胁迫也显著抑制各花生品种叶片的

表观量子效率 (YQ),并随胁迫浓度升高抑制效应有明显增强的趋势 (图 4, B)。其中,除 HY20 的 YQ 在 $1.0\ \text{g/kg}$ NaCl 胁迫下与其 CK 间差异不显著外,其余品种各 NaCl 胁迫浓度间差异均达显著水平,且各品种盐胁迫处理均显著低于相应 CK; HY25、LH12、HH1 和 HY20 各品种 YQ 在 $2.0\ \text{g/kg}$ NaCl 胁迫下分别较相应对照显著降低 18.28% 、 32.67% 、 53.68% 和 55.67% ,在 $3.0\ \text{g/kg}$ NaCl 胁迫下则分别大幅降低 78.65% 、 88.00% 、 78.55% 和 78.81% 。表明低 NaCl 胁迫下盐敏感品种吸收和转换光能的色素蛋白复合体较多,利用弱光的能力强于耐盐品种,但较高浓度 NaCl 胁迫下耐盐品种利用弱光的能力强于盐敏感品种。

2.3.3 叶片气孔导度和蒸腾速率 HY25、LH12、HH1 和 HY20 各品种的气孔导度 (G_s) 和蒸腾速率 (T_r) 在 NaCl 胁迫下均比 CK 不同程度降低,且有随着盐胁迫浓度升高而逐渐降低的趋势;除耐盐品种 HY25、LH12 的 $1.0\ \text{g/kg}$ NaCl 处理与 CK 差异不显著外,各品种内 G_s 和 T_r 在 NaCl 胁迫浓度间及其与 CK 间的差异均达显著水平 (图 5)。其中,在 $2.0\ \text{g/kg}$ NaCl 胁迫下,除耐盐品种 LH12 外的品种的 G_s 均降至对照 $1/2$ 以下;在 $3.0\ \text{g/kg}$ 盐胁迫浓度下,各品种的 G_s 已不足对照的 15% ,且耐盐品种的 G_s 与 T_r 的降幅均较盐敏感品种小。这表明耐盐品种的 G_s 在 $0\sim1\ \text{g/kg}$ NaCl 胁迫下没有受到显著影响,而此时盐敏感品种 G_s 显著降低则使其叶片光合速率明显下降;在 $0\sim2.0\ \text{g/kg}$ NaCl 胁迫下,耐盐花生品种 LH12 的光合速率降低是非气孔因素所致, $2.0\sim3.0\ \text{g/kg}$ NaCl 胁迫下,气孔因素是花生光合效率降低的重要原因。

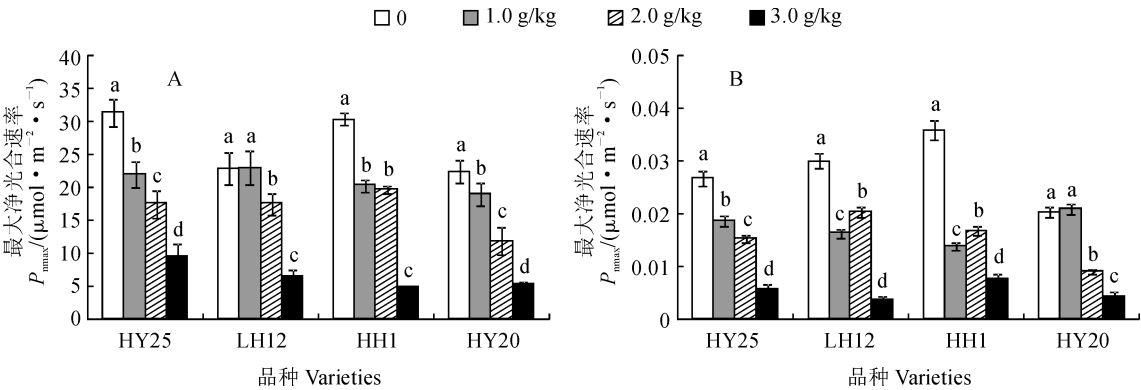


图 4 NaCl 胁迫下各品种叶片最大净光合速率和表观量子效率的变化

Fig. 4 Changes of maximum net photosynthetic rate ($P_{n\max}$) and apparent quantum efficiency (YQ) in leaves of different peanut varieties under NaCl stress

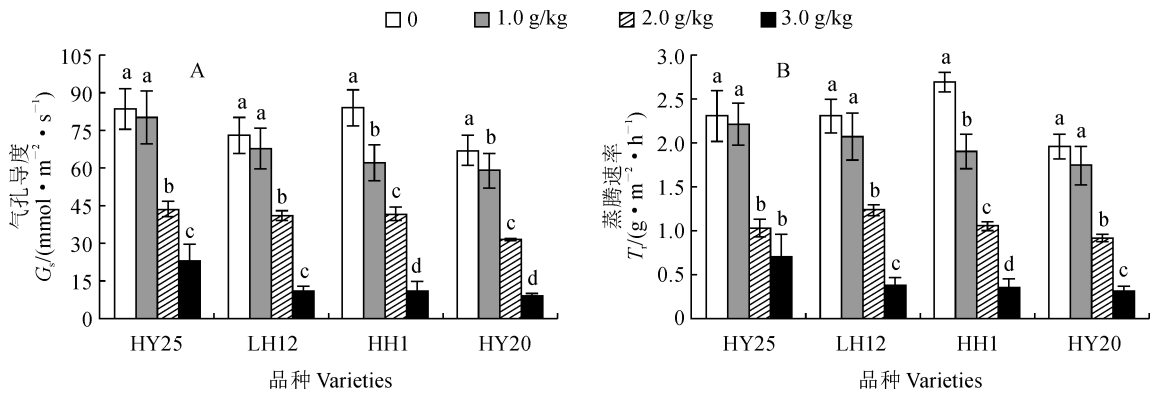


图 5 NaCl 胁迫下各花生品种气孔导度和蒸腾速率的变化

Fig. 5 Changes of stomatal conductance (G_s) and transpiration rate (T_r) in leaves of different peanut varieties under NaCl stress

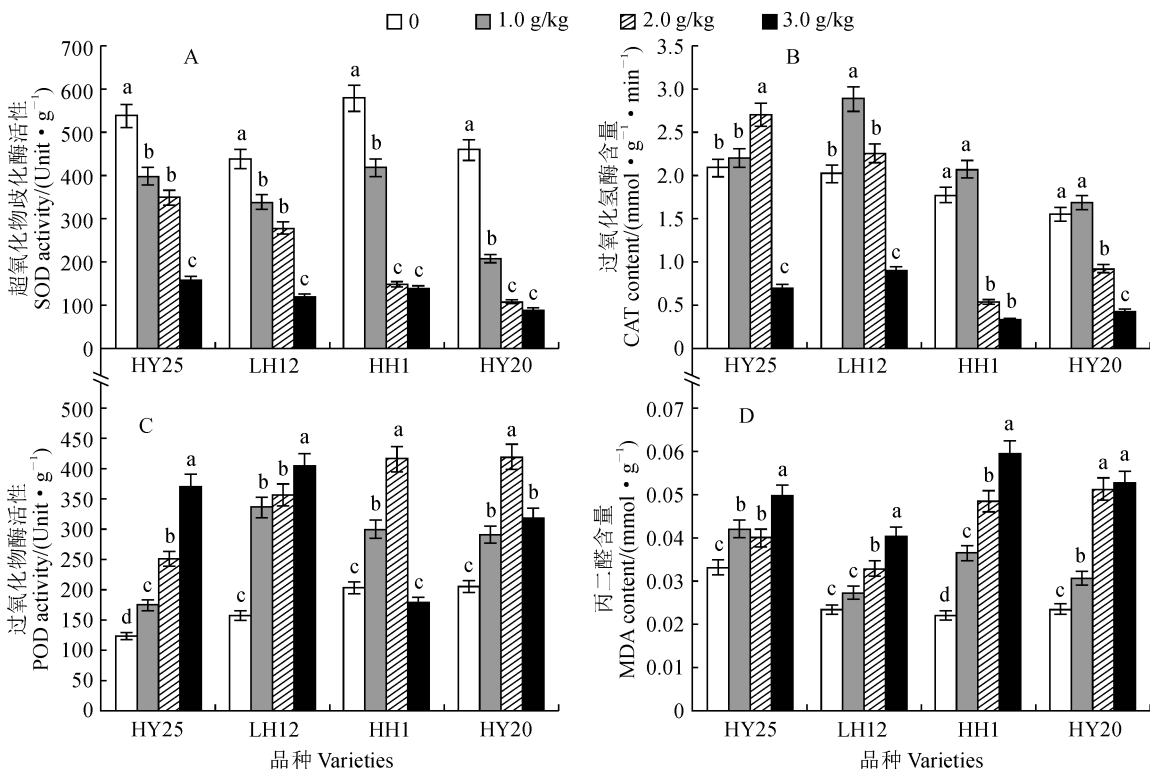


图 6 NaCl 胁迫下各品种抗氧化酶活性和丙二醛含量的变化

Fig. 6 Changes of antioxidant enzyme activities and MDA content of different varieties under NaCl stress

2.4 NaCl 胁迫对不同类型花生品种叶片主要抗氧化酶活性和丙二醛含量的影响

首先,各花生品种叶片 SOD 活性随 NaCl 胁迫程度增强均有逐渐降低的趋势,并均显著低于相应 CK,而 NaCl 胁迫处理间差异显著性因品种不同而表现不同。其中,耐盐品种 HY25 和 LH12 的 SOD 活性除在 1.0 与 2.0 g/kg 处理间无显著差异外,其余盐胁迫浓度间均差异显著;盐敏感品种 HH1 和 HY20 的 SOD 活性除在 2.0 与 3.0 g/kg 处理间无显著差异外,其余盐胁迫浓度间均差异显著;

HY25、LH12、HH1 和 HY20 各品种在 2.0 g/kg NaCl 胁迫处理下分别较其对照显著降低 35.19%、36.36%、74.14%和 76.09%,在 3.0 g/kg NaCl 胁迫下分别显著降低 70.37%、72.73%、75.86%和 80.43%(图 6, A)。这说明耐盐品种的抗氧化能力明显高于盐敏感品种,且当 NaCl 浓度低于 2.0 g/kg 时耐盐品种 SOD 活性不受影响。

其次,各花生品种叶片 CAT 活性大小受到 NaCl 胁迫强度和品种耐盐性的影响,表现有较大差异。其中,在 1.0 g/kg NaCl 胁迫下,各品种叶片 CAT

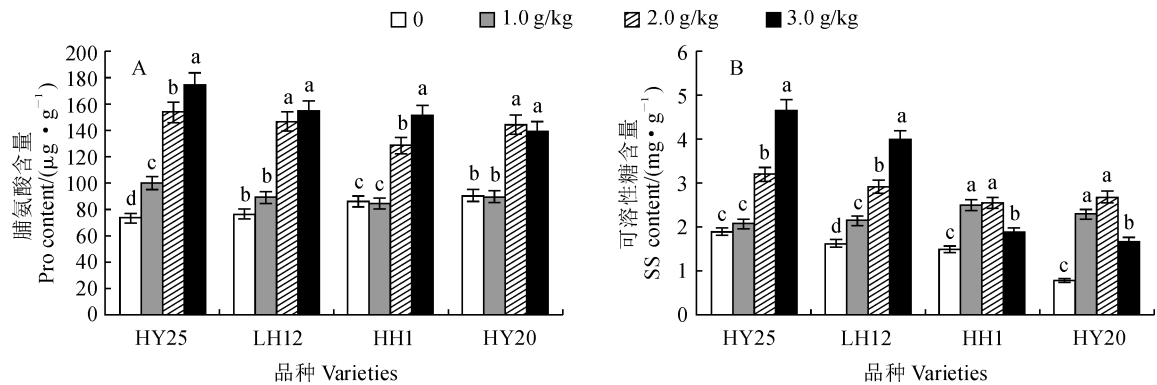


图 7 NaCl 胁迫下各品种脯氨酸和可溶性糖含量的变化

Fig. 7 Changes of proline and soluble sugar contents of different varieties under NaCl stress

活性均不同程度地高于 CK,但仅耐盐品种 LH12 的增幅达到显著水平;在 2.0 g/kg NaCl 胁迫下,耐盐品种 HY25 叶片 CAT 活性显著高于 CK,耐盐品种 LH12 稍高于 CK,盐敏感品种叶片 CAT 活性均比 CK 大幅度显著降低;在 3.0 g/kg NaCl 胁迫下,各品种叶片 CAT 活性均显著低于 CK,显著各品种较其 CK 分别降低 66.40%、55.37%、81.13% 和 72.04% (图 6, B)。说明 NaCl 胁迫下耐盐品种 CAT 活性的升高是其耐盐抗逆的重要原因之一。

再次,耐盐品种 HY25 和 LH12 的 POD 活性均随 NaCl 胁迫强度的升高而逐渐显著升高,且均与 CK 存在显著差异,且 3.0 g/kg 胁迫处理均显著高于其他处理。盐敏感品种 HH1 和 HY20 的 POD 活性则有先升后降的趋势,均于 2.0 g/kg 胁迫浓度下达最大值,并显著高于 CK 和其他盐胁迫处理;但除 HH1 品种 3.0 g/kg 胁迫处理外,其余品种盐胁迫处理的 POD 活性仍均显著高于 CK (图 6, C)。

另外,各花生品种叶片 MDA 含量随盐胁迫程度的增强均呈逐渐升高的趋势,且除 LH12 品种 1.0 g/kg NaCl 胁迫处理外,其余品种各盐胁迫处理的增幅均达到显著水平 (图 6, D)。其中,在 3.0 g/kg NaCl 胁迫处理下, HY25、LH12、HH1 和 HY20 各品种分别显著高于其对照 49.55%、72.14%、167.86% 和 124.05%。

可见,在较低浓度盐 (1.0 g/kg NaCl) 胁迫条件下,各花生品种叶片 SOD 活性均降低,而 CAT 活性和 MDA 含量增加;当 NaCl 胁迫浓度超过 2.0 g/kg 时,耐盐品种 HY25 和 LH12 叶片的 SOD 和 CAT 活性的降幅以及 MDA 含量的增幅均低于盐敏感品种 HH1 和 HY20;花生品种中抗氧化酶 CAT 和 POD 在抵御盐胁迫逆境过程中的作用强于 SOD。

2.5 NaCl 胁迫对不同类型花生品种叶片脯氨酸和可溶性糖含量的影响

在 NaCl 胁迫条件下,各花生品种叶片脯氨酸

含量随 NaCl 胁迫浓度的增加而逐渐升高;与对照相比,耐盐品种 HY25 的脯氨酸含量增幅在 1.0 g/kg NaCl 胁迫下就达到显著水平,而其余品种均在 2.0 g/kg NaCl 胁迫下才开始显著升高;在 3.0 g/kg NaCl 胁迫浓度下, HY25、LH12、HH1 和 HY20 各品种叶片脯氨酸含量较其 CK 分别显著升高 136.87%、102.36%、76.29% 和 54.25% (图 7, A)。说明盐胁迫下耐盐花生品种叶片脯氨酸含量升幅明显高于盐敏感品种。

同时,各品种叶片可溶性糖含量随 NaCl 胁迫强度的增加表现出不同的变化趋势,耐盐品种 HY25 和 LH12 表现显著升高趋势,并在 3.0 g/kg 盐胁迫浓度下显著高于其他处理;而盐敏感品种 HH1 和 HY20 在 2.0 g/kg NaCl 胁迫浓度下叶片可溶性糖含量达最大值,且与 1.0 g/kg NaCl 胁迫浓度间均无显著差异。其中, HY25、LH12、HH1 和 HY20 各品种叶片可溶性糖含量在 3.0 g/kg NaCl 浓度下较相应 CK 分别高出 146.64%、146.57%、28.06% 和 115.09% (图 7, B)。可见,在 NaCl 胁迫条件下,花生叶片通过积累较多的脯氨酸和可溶性糖来抵御盐胁迫危害,耐盐型品种脯氨酸和可溶性糖含量升幅大于盐敏感品种,脯氨酸对盐胁迫逆境的调节作用大于可溶性糖。

3 讨论

作物种间及同一种作物基因型间对盐胁迫的耐受性在自然变异中存在明显差异^[14-15],栽培种植作物耐盐基因型是最经济可行及高效的措施^[16]。花生属中等耐盐作物,其耐盐能力与盐分类型、基因型、不同生长阶段等因素有关^[17-18]。盐胁迫环境下,花生一方面通过自身生长习性与结构方面等生物特性的调节适应盐胁迫逆境,也可通过渗透调节

物质合成与积累、膜脂过氧化物清除系统和气孔关闭等一系列生理生化调节机制来适应或抵抗盐胁迫等非生物胁迫。研究表明,不同花生基因型间、不同生育阶段其耐盐性差异较大,花生芽期和幼苗期对盐胁迫最敏感,萌发至幼苗期可作为鉴定高度耐盐种质的重要生育阶段^[16-17]。200 个花生品种(系)在 0.30%~0.45% 盐胁迫浓度下的苗期耐盐性鉴定结果认为,花生品种(系)耐盐性可分成高度耐盐型、耐盐型、盐敏感型和高度盐敏感型 4 类。红鳞蒲桃苗木在 2 g/kg 低盐浓度且水分充足时,抗氧化酶活性未受到显著影响,并促进了其地径的生长^[19]。在水培条件下,甜高粱在低盐(50 mmol/L)胁迫下的 MDA、脯氨酸、可溶性糖含量与对照间差异不显著,抗氧化酶活性显著高于对照。说明耐盐作物生长在较低浓度的盐胁迫条件下受到一定的促进作用^[20-21]。在本试验条件下,4 个花生品种叶片的光合和抗氧化酶系统各指标在 0~1.0 g/kg NaCl 胁迫浓度下均未受到盐胁迫的显著影响,甚至在低盐胁迫下耐盐品种还有所升高,亦证明了上述结果。

植物复杂的耐盐机制涉及到诸如光合作用、呼吸作用、水利用效率等的主要生理变化过程。以往研究表明,盐胁迫条件下野生大豆光合速率的降低是由于叶片气孔关闭胞间 CO_2 浓度降低所致^[22-23],而 Yang 等^[23]认为耐盐型野生大豆在盐胁迫下光合速率下降的主要原因是气孔限制,而盐敏感型野生大豆光合速率下降的主要原因则是非气孔限制。本试验结果表明,盐胁迫下花生光合作用受抑的原因因品种和 NaCl 胁迫浓度的不同而异,在 0~1.0 g/kg NaCl 胁迫浓度下,耐盐品种 HY25 和 LH12 叶片气孔导度、最大净光合速率、表观量子效率等光合作用及效率指标和抗氧化酶活性及渗透调节物质等生理机能均不受影响,而盐敏感品种则与对照间均表现出显著的差异;在 2.0~3.0 g/kg NaCl 胁迫浓度下,各花生品种光合作用和生理机能指标均显著降低,但耐盐品种 HY25 和 LH12 的降幅较小,受盐胁迫抑制作用较小。在较低 NaCl 胁迫(0~2.0 g/kg)下,耐盐花生品种光合速率的降低是非气孔因素所致,在 2.0~3.0 g/kg NaCl 胁迫下气孔因素是导致其光合速率降低的重要原因。

为适应不同盐胁迫环境,不同植物已经在长期的进化过程中形成了一系列相应保护机制,其中植物活性氧清除能力的提高是维持植物在盐渍条件下正常生长的重要手段之一^[24-26]。但这种保护能力并不是无限制的,当盐胁迫浓度超出一定范围时,保

护酶活性和渗透调节物质积累便会下降,对植物的保护能力也随之大大降低^[27-28]。盐胁迫下不同抗盐能力的土豆抗氧化能力的增强利于提高抗盐品种的抗盐能力,并且非酶系统比酶系统起的作用更为重要^[29]。本试验结果也证明此观点,在较低盐胁迫条件(1.0 g/kg NaCl)下,各花生品种叶片 SOD 活性降低,而 CAT 活性和 MDA 含量增加;当 NaCl 胁迫强度超过 2.0 g/kg 时,耐盐品种 HY25 和 LH12 叶片的 SOD 和 CAT 活性的降幅以及 MDA 含量的增幅均低于盐敏感品种 HH1 和 HY20,同时抗氧化酶 CAT 和 POD 对盐胁迫逆境的抵御作用强于 SOD。另外,在 NaCl 胁迫条件下,本研究中花生叶片还能通过积累较多的脯氨酸和可溶性糖抵御盐胁迫危害,耐盐型品种脯氨酸和可溶性糖含量升幅大于盐敏感品种,且脯氨酸对盐胁迫逆境的调节作用大于可溶性糖。

植物耐盐机制主要生理过程的复杂化使得耐盐品种或盐敏感品种间的耐盐性表现存在差异。本研究中 HY25 和 LH12 虽同样鉴定确定为耐盐品种,但其 CAT 活性等相关指标随 NaCl 胁迫浓度的变化不同。其中,HY25 叶片 CAT 活性在 2.0 g/kg 胁迫处理下显著高于其他胁迫浓度,而 LH12 则以 1.0 g/kg 处理较高;LH12 叶片脯氨酸含量在 2.0 g/kg 胁迫处理下显著高于其他胁迫浓度处理,HY25 品种则于 3.0 g/kg 处理下较高。说明 LH12 叶片抗氧化酶系统在低盐胁迫浓度下即表现出响应,而 HY25 对中盐胁迫可快速启动抗氧化酶系统给予调节适应;在脯氨酸积累方面,LH12 对于中盐胁迫能快速启动调节机制,大量增加脯氨酸含量,维持细胞质膜稳定性,减少膜脂过氧化伤害。

综上所述,花生光合作用受 NaCl 胁迫的明显抑制,表观量子效率和最大净光合速率随其胁迫浓度的升高明显降低,光补偿点和光饱和点因品种耐盐性和盐胁迫浓度的不同其差异较大,光补偿点有随盐胁迫浓度的提高而升高的趋势,但盐敏感品种的光饱和点降低。盐敏感品种利用弱光的能力在低于 2.0 g/kg NaCl 胁迫下强于耐盐品种,在较高的盐胁迫浓度(3.0 g/kg)胁迫下其最大净光合速率明显低于耐盐品种。可见,在盐胁迫条件下,耐盐花生品种叶片光补偿点和最大净光合速率提高,叶片持水能力、物质代谢能力增强,以及抗氧化和渗透调节能力升高是其抗盐耐逆的主要原因之一。

近年来,对植物盐胁迫应答和抗盐生理机制的研究取得了较大进展,涉及到增强植物耐盐性的相

关基因挖掘、克隆、转录,但从基因组学、蛋白组学和代谢组学等研究植物耐盐胁迫分子机理仍存在许多严峻挑战^[30]。目前,虽然对植物种子萌发与幼苗阶段等耐盐性的研究比较深入,但从植物不同生长阶段以及整个生命过程入手,比较各项指标间的差异研究较少。在明确花生对盐胁迫适应机制的基础上,通过栽培调控手段提升其抗盐能力有待继续在

实际生产中运用验证。今后,随着分子生物学、基因组学和新一代高通量 DNA 测序技术的快速发展,利用基因工程等新技术,培育耐盐能力增强的品种,从分子和细胞基础领域深入探究植物对盐胁迫耐受机制,开发利用耐盐植物资源,增强植物对盐害的耐受性等方面具有重要意义。

参考文献:

[1] 王 燕,赵哈林,赵学勇,等. 荒漠绿洲农田盐渍化过程中的水盐动态[J]. 水土保持学报,2013, **27**(1): 186-280.
WANG Y, ZHAO H L, ZHAO X Y, *et al.* Water and salt dynamics in farmland salinization in arid oasis[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2013, **27**(1): 186-280.

[2] 张智猛,慈敦伟,丁 红,等. 花生品种耐盐性指标筛选与综合评价[J]. 应用生态学报,2013, **24**(12): 3 487-3 494.
ZHANG Z M, CI D W, DING H, *et al.* Indices selection and comprehensive evaluation of salinity tolerance for peanut varieties[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2013, **24**(12): 3 487-3 494.

[3] 李 瀚,杨吉顺,张冠初,等. 花生品种萌发期耐盐性比较鉴定[J]. 花生学报,2015, **44**(4): 48-52.
LI H, YANG J S, ZHANG G C, *et al.* Identification of salt tolerance in germination period of peanut varieties[J]. *Journal of Peanut Science*, 2015, **44**(4): 48-52.

[4] 胡晓辉,孙令强,苗华荣,等. 不同盐浓度对花生品种耐盐性鉴定指标的影响[J]. 山东农业科学,2011, **43**(11): 35-37.
HU X H, SUN L Q, MIAO H R, *et al.* Effects of different NaCl concentrations on indicators for evaluating salt tolerance of peanut varieties [J]. *Shandong Agricultural Sciences*, 2011, **43**(11): 35-37.

[5] 闫彩霞,王 娟,赵小波,等. 全生育期鉴定筛选耐盐碱花生品种[J]. 作物学报,2021, **47**(3): 556-565.
YAN C X, WANG J, ZHAO X B, *et al.* Identification and screening of saline-alkali tolerant peanut cultivars during whole growth stage[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2021, **47**(3): 556-565.

[6] 慈敦伟,杨吉顺,丁 红,等. 盐胁迫对花生植株形态建成及物质积累的影响[J]. 花生学报,2018, **47**(1): 11-18.
CI D W, YANG J S, DING H, *et al.* Effects of salt stress on plant morphogenesis and matter accumulation of peanut[J]. *Journal of Peanut Science*, 2018, **47**(1): 11-18.

[7] 张冠初,史晓龙,慈敦伟,等. 干旱和盐胁迫对花生干物质积累及光合特性的影响[J]. 核农学报,2019, **33**(5): 999-1 005.
ZHANG G C, SHI X L, CI D W, *et al.* Effect of drought and salt stress on accumulation of plant dry weight and photosynthetic characteristics[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2019, **33**(5): 999-1 005.

[8] 田家明,张智猛,戴良香,等. 外源钙对盐碱土与非盐碱土花生生长发育与光合特性的影响[J]. 华北农学报,2018, **33**(6): 130-136.
TIAN J M, ZHANG Z M, DAI L X, *et al.* Effects of exogenous calcium on the development and photosynthetic characteristics of peanut in saline-alkali soil and normal soil[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2018, **33**(6): 130-136.

[9] 梁晓艳,顾寅钰,李 萌,等. 盐胁迫下不同耐盐性花生品种形态及生理差异研究[J]. 花生学报,2018, **47**(1): 19-26.
LIANG X Y, GU Y Y, LI M, *et al.* Study on the morphological and physiological differences of different salt tolerant peanut varieties under salt stress[J]. *Journal of Peanut Science*, 2018, **47**(1): 19-26.

[10] AZEVEDO A D, TABOSA J N. nutritional efficiency for N, P, K on corn seedlings under salt stress[J]. *Journal of Ecosystema*, 2000, 25: 194-198.

[11] 史晓龙,张智猛,戴良香,等. 外源施钙对盐胁迫下花生营养元素吸收与分配的影响[J]. 应用生态学报,2018, **29**(10): 3 302-3 310.
SHI X L, ZHANG Z M, DAI L X, *et al.* Effects of calcium fertilizer application on absorption and distribution of nutrients in peanut under salt stress[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, **29**(10): 3 302-3 310.

[12] 鲍士旦. 土壤农业化学分析(第三版)[M]. 北京:中国农业出版社,2010.

[13] 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.

[14] 张振华,刘 强,宋海星,等. 水稻生长、根系生理特性和ABA含量的基因型差异与耐盐性的关系[J]. 植物营养与肥料学报,2011, **17**(5): 1 035-1 043.
ZHANG Z H, LIU Q, SONG H X, *et al.* Responses of different rice genotypes to salt stress and its relation to plant growth, root physiological characteristics and ABA content [J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2011, **17**(5): 1 035-1 043.

[15] 戴海芳,武 辉,阿曼古丽·买买提阿力,等. 不同基因型棉花苗期耐盐性分析及其鉴定指标筛选[J]. 中国农业科学,

2014, **47**(7): 1 290-1 300.

DAI H F, WU H, AMANGUL M, *et al.* Analysis of salt-tolerance and determination of salt-tolerant evaluation indicators in cotton seedlings of different genotypes[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2014, **47**(7): 1 290-1 300.

[16] EL-AKHAL M R, RINCÓN A, COBA DE LA PEÑA T, *et al.* Effects of salt stress and rhizobial inoculation on growth and nitrogen fixation of three peanut cultivars[J]. *Plant Biology*, 2013, **15**(2): 415-421.

[17] 吴兰荣, 陈 静, 许婷婷, 等. 花生全生育期耐盐鉴定研究[J]. 花生学报, 2005, **34**(1): 20-24.

WU L R, CHEN J, XU T T, *et al.* Identification of salt tolerance in peanut growth duration[J]. *Journal of Peanut Science*, 2005, **34**(1): 20-24.

[18] 慈敦伟, 戴良香, 宋文武, 等. 花生萌发至苗期耐盐胁迫的基因型差异[J]. 植物生态学报, 2013, **37**(11): 1 018-1 027.

C I D W, DAI L X, SONG W W, *et al.* Genotypic differences in salt tolerance from germination to seedling stage in peanut [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2013, **37**(11): 1 018-1 027.

[19] 招礼军, 霍丽娜, 欧阳妮, 等. 红鳞蒲桃苗木生长和生理生化特征对不同盐分和干旱胁迫的响应[J]. 西南林业大学学报(自然科学), 2020, **40**(2): 12-17.

ZHAO L J, HUO L N, OUYANG N, *et al.* Growth and physio-biochemical responses of *Syzygium hancei* seedlings to varying drought and salt conditions[J]. *Journal of Southwest Forestry University* (Natural Sciences), 2020, **40**(2): 12-17.

[20] 刘海波, 魏玉清, 周维松, 等. NaCl 胁迫对萌发期甜高粱和春小麦生理生化特性的影响[J]. 江苏农业科学, 2016, **44**(8): 106-111.

LIU H B, WEI Y Q, ZHOU W S, *et al.* Effect of NaCl Stress on the physiological and biochemical characteristics of sweet sorghum and spring wheat at germination stage[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2016, **44**(8): 106-111.

[21] 王 鑫, 李志强, 谷卫彬, 等. 盐胁迫下高粱新生叶片结构和光合特性的系统调控[J]. 作物学报, 2010, **36**(11): 1 941-1 949.

WANG X, LI Z Q, GU W B, *et al.* Systemic regulation of anatomic structure and photosynthetic characteristics of developing leaves in *Sorghum* seedlings under salt stress[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2010, **36**(11): 1 941-1 949.

[22] 姜超强, 李 杰, 刘兆普, 等. 盐胁迫对转 AtNHX1 基因杨树光合特性与叶绿体超微结构的影响[J]. 西北植物学报, 2010, **30**(2): 301-308.

JIANG C Q, LI J, LIU Z P, *et al.* Photosynthetic characteristics and chloroplast ultrastructure of transgenic poplar under NaCl stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2010, **30**(2): 301-308.

[23] YANG Y, JIANG D A, XU H X, *et al.* Cyclic electron flow around photosystem 1 is required for adaptation to salt stress in wild soybean species *Glycine cyrtoloba* ACC547[J]. *Biologia Plantarum*, 2006, **50**(4): 586-590.

[24] KAO W Y, TSAI T T, TSAI H C, *et al.* Response of three *Glycine* species to salt stress[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2006, **56**(1): 120-125.

[25] MELONI D A, OLIVA M A, MARTINEZ C A, *et al.* Photosynthesis and activity of superoxide dismutase, peroxidase and glutathione reductase in cotton under salt stress[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2003, **49**(1): 69-76.

[26] MORADI F, ISMAIK A M. Responses of photosynthesis, chlorophyll fluorescence and ROS-scavenging systems to salt stress during seedling and reproductive stages in RiceMoradi and ismail—responses of rice to SalinityMoradi and ismail—responses of rice to salinity[J]. *Annals of Botany*, 2007, **99**(6): 1 161-1 173.

[27] SECKIN B, TURKAN, SEKMEN A H, *et al.* The role of antioxidant defense systems at differential salt tolerance of *Hordeum marinum* Huds. (sea barleygrass) and *Hordeum vulgare* L. (cultivated barley)[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2010, **69**(1): 76-85.

[28] 齐 琪, 马书荣, 徐维东. 盐胁迫对植物生长的影响及耐盐生理机制研究进展[J]. 分子植物育种, 2020, **18**(8): 2 741-2 746.

QI Q, MA S R, XU W D. Advances in the effects of salt stress on plant growth and physiological mechanisms of salt tolerance[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2020, **18**(8): 2 741-2 746.

[29] DANESHMAND F, ARVIN M J, KALANTARI K M. Physiological responses to NaCl stress in three wild species of potato *in vitro*[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2009, **32**(1): 91-101.

[30] 陈晓晶, 刘景辉, 杨彦明, 等. 盐胁迫对燕麦叶片生理指标和差异蛋白组学的影响[J]. 作物学报, 2019, **45**(9): 1 431-1 439.

CHEN X J, LIU J H, YANG Y M, *et al.* Effects of salt stress on physiological indexes and differential proteomics of oat leaf[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2019, **45**(9): 1 431-1 439.

(编辑:裴阿卫)