

嫁接对复合盐碱胁迫下青椒幼苗生长、抗氧化能力及渗透调节能力的影响

仪泽会, 毛丽萍*, 赵婧

山西农业大学园艺学院, 太原030031

摘要: 以‘皇冠’青椒为接穗, 以‘优壮’‘卡特188’和‘哈博’线椒为砧木, 采用盆栽法, 用等物质的量NaCl、Na₂SO₄、NaHCO₃和Na₂CO₃配制的复合盐碱溶液进行胁迫, 研究了嫁接对不同浓度复合盐碱胁迫下青椒幼苗生长、活性氧代谢和渗透调节物质积累的影响。结果表明, 复合盐碱胁迫显著抑制青椒幼苗生长($P<0.05$)。随着复合盐碱浓度的升高, 青椒幼苗株高、根长、叶绿素含量和根系活力均逐渐降低, 根冠比、盐害指数、丙二醛(MDA)含量、相对电导率(REC)、超氧阴离子自由基(O₂⁻)产生速率、过氧化氢(H₂O₂)、氧化型抗坏血酸(DHA)、氧化型谷胱甘肽(GSSG)和脯氨酸(pro)含量均逐渐升高, 而超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、谷胱甘肽还原酶(GR)和脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)活性, 以及还原型抗坏血酸(AsA)、还原型谷胱甘肽(GSH)、AsA/DHA、GSH/GSSG、可溶性糖(SS)和可溶性蛋白(SP)含量则先升高后降低。与自根苗相比, 嫁接可显著提升复合盐碱胁迫下青椒幼苗根系活力、叶绿素含量和根冠比; 显著提高青椒幼苗叶片渗透调节物质含量、抗氧化酶活性和AsA-GSH循环效率, 降低活性氧积累水平, 减轻膜脂过氧化, 从而缓解盐碱胁迫对青椒幼苗造成的损伤, 以‘优壮’砧木效果最佳。

关键词: 嫁接; 青椒; 抗氧化能力; 渗透调节能力; 盐碱胁迫

盐碱胁迫严重影响植物生长发育, 主要表现为植株生长放缓、叶片萎蔫脱落、光合效率降低、生理代谢紊乱和植株早衰等, 是导致作物减产甚至绝收的主要非生物逆境之一, 其损伤机理主要包括渗透胁迫、高pH胁迫、生理干旱、离子毒害、营养失衡及氧化损伤等(Zohreh等2019)。如何合理开发、利用盐碱地进行农业生产已成为亟待解决的关键问题之一。

现今, 利用盐碱地开展农业生产主要有两条途径: 一是改良土壤, 降低盐分含量, 如灌溉洗盐、节水控盐和化学改良剂等(田冬等2018); 二是通过育种或栽培手段提高植物耐盐性, 如耐盐育种、引入根际促生菌、喷施抗性诱导物质及嫁接栽培等, 其中, 嫁接栽培方法较为简便、环保、经济和有效(王康君等2018)。根系是遭受盐碱胁迫的最直接部位, 其构型及生长发育状况与耐盐碱性密切相关。嫁接栽培通过将栽培品种与耐盐性较强的砧木进行换根嫁接, 从而提高栽培品种耐盐性, 已成功应用于葡萄(袁军伟等2019)、梅花(杨佳鑫等2018)、番茄(刘德兴等2017)和黄瓜(白晶芝等2017)等作物。目前, NaCl仍是人们研究嫁接提高作物耐盐机理的主要盐分, 作用机理主要

包括: 首先, 耐盐砧木通过提高脯氨酸等渗透调节物质含量来降低水势, 从而促进根系对水分和养分吸收, 缓解渗透胁迫和养分缺失, 促进叶片气体交换、提高光合效率, 促进嫁接株生长(袁军伟等2019; Catherine等2018); 其次, 耐盐砧木根系通过质膜Na⁺/H⁺逆向转运蛋白、液泡膜Na⁺(K⁺)/H⁺逆向转运蛋白和高亲和性K⁺转运蛋白等通道进行离子区隔化和选择性吸收, 减少盐离子转移, 维持Na⁺/K⁺平衡, 缓解离子毒害(Abdulaziz等2017; Fan等2011; Penella等2015; 吴运荣等2014); 第三, 耐盐砧木根系具有较强的抗氧化能力, 不仅可减轻根系氧化损伤, 而且有助于提高地上部的抗氧化能力, 缓解叶绿体等器官膜脂过氧化, 维持正常的生理代谢活动(杨佳鑫等2018; Garg和Manchanda 2008; 袁祖华和蔡雁平2007)。

盐碱胁迫除了Na⁺、Cl⁻胁迫外, 还包括高pH胁迫, 往往对植物危害更大(Zuo等2014)。我国盐碱地大多为复合型盐碱土, 以复合盐碱进行胁迫

收稿 2019-12-24 修定 2020-07-20

资助 山西省重点研发计划(201703D211006)和山西省农业科学院农业科技创新研究课题(YCX2020YQ07)。

* 通讯作者(lipingm@126.com)。

对植物耐盐碱研究更具有现实意义。然而,目前关于嫁接对植物耐盐碱能力的影响研究尚不多见,作用机制尚待深入研究。

因此,本研究以山西省应县露地青椒主栽品种‘皇冠’为实验材料,采用不同砧木进行嫁接,分析不同砧木对辣椒耐盐碱能力及抗氧化系统和渗透调节系统的影响,初步阐明嫁接提高青椒耐盐碱性的生理机制,以期为青椒耐盐碱砧木选择提供一定参考,为盐碱地开发利用提供一定的科学依据和技术借鉴。

1 材料与方法

1.1 实验材料

实验于2018年3月19日在应县和顺育苗厂连栋温室内开始实施。以青椒(*Capsicum annuum* L. var. *grossum* L. Sendt.)品种‘皇冠’为接穗,购自山西农伯尔种业有限公司;以线椒(*C. annuum* L. var. *dactylus* M.) ‘优壮’ ‘卡特188’和‘哈博’为砧木,分别购自山东省寿光市春秋种业有限公司、山东寿光盛隆种苗有限公司和北京育正泰种子有限公司。选取籽粒饱满、大小一致的种子进行播种,播前采用10%次氯酸钠溶液浸泡杀菌;采用穴盘进行育苗,穴盘规格为105穴,育苗基质按 $V_{椰糠}:V_{草炭}:V_{蛭石}:V_{珍珠岩}=2:1:1:1$ 比例配制。

1.2 实验设计

实验采用盐碱浓度和砧木2因素完全组合,随机区组设计。2018年3月19日播种砧木,3月26日播种接穗,接穗和每个砧木分别播种48和12盘。四叶一心期,采用斜接法进行嫁接,分别组合成‘优壮-皇冠’(T₁)、‘卡特188-皇冠’(T₂)和‘哈博-皇冠’(T₃)3种嫁接苗,以‘皇冠’自根苗(T₀)为对照,每个处理12盘,共计48盘。单盘嫁接完成后,及时覆盖薄膜和遮阳网,3 d后逐渐开始通风、透光。待伤口完全愈合后,选取大小、长势一致的嫁接苗进行移栽,塑料盆钵规格为6 cm×6 cm,每盆栽植1株。缓苗结束后,采用NaCl、Na₂SO₄、NaHCO₃和Na₂CO₃等物质的量配制的混合溶液进行复合盐碱胁迫,设置4个浓度,即无胁迫(0 mmol·L⁻¹ Na⁺, S₀)、轻度胁迫(50 mmol·L⁻¹ Na⁺, S₁)、中度胁迫(100 mmol·L⁻¹ Na⁺, S₂)和重度胁迫(200 mmol·L⁻¹

Na⁺, S₃)。具体处理方法为采用不同浓度的复合盐碱溶液进行浇灌;为了避免盐害冲击,浇灌分3次进行,每次浇灌40 mL、间隔2 d;为了减少盐分流失,盆钵下方放置托盘,及时将渗出的溶液返还到盆钵中。整个实验设S₀T₀、S₀T₁、S₀T₂、S₀T₃、S₁T₀、S₁T₁、S₁T₂、S₁T₃、S₂T₀、S₂T₁、S₂T₂、S₂T₃、S₃T₀、S₃T₁、S₃T₂和S₃T₃共16个处理,每个处理10盆,3次重复,总计480盆,随机区组。整个实验期间,给予各处理同等管理。复合盐碱溶液添加完成后第20天,测定青椒生长及生理生化指标。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 生物量及盐害指数测定

采用直尺测量基质表面到植株生长点的高度,即株高。小心将植株从盆钵中取出,用去离子水冲洗干净,采用直尺测量根茎结合位置到主根根尖的长度,即根长。分离植株地上部和地下部并放入烘箱烘干至恒重,称量地上和地下部干重,计算根冠比。参照张云起等(2003)方法对青椒盐害症状进行分级,0级:叶色正常,无盐害症状;1级:少量叶片的叶缘或叶尖轻度失水萎蔫;2级:半数以下的叶片萎蔫或焦枯、脱落;3级:半数以上的叶片萎蔫或焦枯、脱落,甚至倒伏;4级:植株完全死亡。盐害指数(%)= $\sum(\text{代表级数} \times \text{株数}) \times 100\% / (\text{总株数} \times \text{最高级数})$ 。

1.3.2 生理生化指标测定

等量取相同部位的鲜叶进行生理生化指标测定。叶绿素含量、根系活力、丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量和相对电导率(relative conductivity, REC)分别采用丙酮-乙醇混合浸提法、TTC (triphenyltetrazolium chloride)法、硫代巴比妥酸比色法和浸泡法测定(李合生2000)。超氧阴离子(O₂⁻)产生速率和过氧化氢(H₂O₂)含量分别采用羟胺氧化法和硫酸钛-硫酸法测定(乔永旭等2015)。超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(peroxidase, POD)和过氧化氢酶(catalase, CAT)活性测定分别采用氮蓝四唑光还原法、愈创木酚法和紫外吸光度法(李合生2000)。AsA-GSH (ascorbic acid-glutathione)循环中的抗坏血酸过氧化物酶(ascorbic acid peroxidase, APX)、谷胱甘肽还原酶(glutathione reductase, GR)和脱氢抗坏血酸

还原酶(dehydroascorbic acid reductase, DHAR)活性及还原型抗坏血酸(ascorbic acid, AsA)、氧化型抗坏血酸(oxidized ascorbic acid, DHA)、还原型谷胱甘肽(glutathione, GSH)和氧化型谷胱甘肽(oxidized glutathione, GSSG)含量参照叶真道(2015)方法测定;可溶性糖、可溶性蛋白及脯氨酸含量测定分别采用蒽酮比色法、考马斯亮蓝法和茚三酮比色法(李合生2000)。

1.4 数据处理及分析

采用Excel 2010软件对实验数据进行整理、计算及作图;采用SPSS 18.0软件进行差异显著性检验。

2 实验结果

2.1 嫁接对复合盐碱胁迫下青椒幼苗生长及盐害指数的影响

由表1可知,复合盐碱胁迫显著抑制青椒幼苗生长,且抑制程度随盐碱浓度的提高而逐渐加重。与S₀T₀相比,中度盐碱胁迫(S₂T₀)处理的‘皇冠’幼苗盐害指数达到60.00%,株高和根长分别降低22.89%和12.92%,根冠比提高142.55%,均达到显

著差异水平($P<0.05$)。3种砧木嫁接对青椒轻、中及重度盐碱胁迫均具有一定的缓解效应,其中,‘优壮’缓解效果最佳,其次为‘卡特188’和‘哈博’。与S₂T₀相比,‘优壮-皇冠’(S₂T₁)的幼苗株高、根长和根冠比分别显著提高19.50%、13.45%和54.30%,盐害指数显著降低28.47% ($P<0.05$),缓解效果明显优于‘卡特188-皇冠’和‘哈博-皇冠’。

2.2 嫁接对复合盐碱胁迫下青椒幼苗叶片叶绿素含量及根系活力的影响

由图1可知,复合盐碱胁迫显著降低青椒幼苗的叶绿素含量和根系活力,且盐碱浓度越高降低幅度越大。100 mmol·L⁻¹ Na⁺胁迫下,‘皇冠’幼苗叶绿素a、叶绿素b及总叶绿素含量和根系活力分别较0 mmol·L⁻¹ Na⁺处理显著降低64.73%、26.21%、51.62%和62.56% ($P<0.05$)。嫁接可明显提升盐碱胁迫下青椒幼苗的叶绿素含量和根系活力,缓解效果以‘优壮’最佳。100 mmol·L⁻¹ Na⁺胁迫下,‘优壮-皇冠’幼苗叶绿素a、叶绿素b及总叶绿素含量和根系活力分别较‘皇冠’自根苗提高90.18%、36.58%、62.35%和114.48%,均达到显著差异水平($P<0.05$),提升幅度明显高于‘卡特188-皇冠’和‘哈博-皇冠’。

表1 嫁接对复合盐碱胁迫下青椒幼苗生长及盐害指数的影响
Table 1 Effects of grafting on growth and salt-injury index in green pepper seedlings under mixed salt-alkali stress

处理	Na ⁺ 浓度/mmol·L ⁻¹	不同砧木	株高/cm	根长/cm	根冠比	盐害指数/%
S ₀ T ₀	0	‘皇冠’	34.46±0.51 ^{Aa}	14.94±0.18 ^{Aa}	0.470±0.025 ^{Db}	0 ^{Da}
S ₀ T ₁		‘优壮-皇冠’	35.35±0.29 ^{Aa}	15.46±0.15 ^{Aa}	0.605±0.033 ^{Da}	0 ^{Da}
S ₀ T ₂		‘卡特188-皇冠’	34.08±0.35 ^{Aa}	15.18±0.26 ^{Aa}	0.584±0.019 ^{Da}	0 ^{Da}
S ₀ T ₃		‘哈博-皇冠’	34.14±0.55 ^{Aa}	15.06±0.18 ^{Aa}	0.539±0.023 ^{Dab}	0 ^{Da}
S ₁ T ₀	50	‘皇冠’	30.57±0.65 ^{Bc}	14.03±0.29 ^{Bb}	0.669±0.016 ^{Cc}	45.42±0.32 ^{Ca}
S ₁ T ₁		‘优壮-皇冠’	35.26±0.42 ^{Aa}	15.30±0.22 ^{ABa}	0.847±0.025 ^{Ca}	22.50±0.21 ^{Cc}
S ₁ T ₂		‘卡特188-皇冠’	33.78±0.55 ^{Ab}	14.98±0.26 ^{ABa}	0.802±0.035 ^{Cab}	29.17±0.25 ^{Cbc}
S ₁ T ₃		‘哈博-皇冠’	32.58±0.23 ^{Bb}	14.88±0.31 ^{Aa}	0.756±0.013 ^{Cb}	35.00±0.18 ^{Cb}
S ₂ T ₀	100	‘皇冠’	26.57±0.36 ^{Cc}	13.01±0.38 ^{Cb}	1.140±0.028 ^{Bd}	60.00±0.32 ^{Ba}
S ₂ T ₁		‘优壮-皇冠’	31.75±0.55 ^{Ba}	14.76±0.41 ^{Ba}	1.759±0.031 ^{Ba}	42.92±0.26 ^{Bc}
S ₂ T ₂		‘卡特188-皇冠’	29.96±0.55 ^{Bb}	14.45±0.22 ^{Ba}	1.565±0.019 ^{Bb}	46.67±0.22 ^{Bbc}
S ₂ T ₃		‘哈博-皇冠’	28.96±0.73 ^{Cb}	14.30±0.32 ^{Ba}	1.354±0.026 ^{Bc}	53.33±0.31 ^{Bb}
S ₃ T ₀	200	‘皇冠’	21.30±0.52 ^{Dc}	12.01±0.22 ^{Dc}	2.113±0.041 ^{Ad}	89.58±0.33 ^{Aa}
S ₃ T ₁		‘优壮-皇冠’	26.33±0.28 ^{Ca}	13.94±0.13 ^{Ca}	3.082±0.036 ^{Aa}	62.92±0.19 ^{Ac}
S ₃ T ₂		‘卡特188-皇冠’	25.14±0.44 ^{Cab}	13.26±0.26 ^{Cb}	2.862±0.033 ^{Ab}	70.42±0.35 ^{Abc}
S ₃ T ₃		‘哈博-皇冠’	24.09±0.36 ^{Db}	12.83±0.18 ^{Cb}	2.564±0.042 ^{Ac}	76.67±0.25 ^{Ab}

表中同列不同大写字母表示同一砧木在不同复合盐碱浓度下差异显著,不同小写字母表示不同砧木在同一复合盐碱浓度下差异显著($P<0.05$),下同。

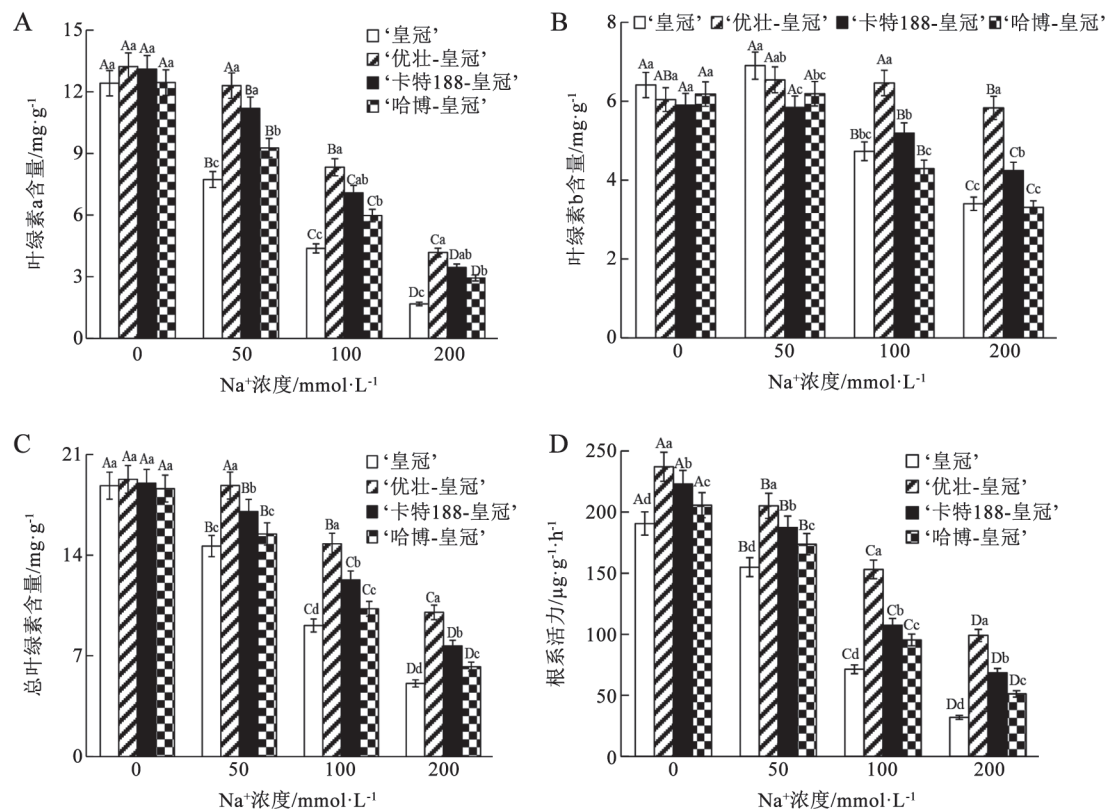


图1 嫁接对复合盐碱胁迫下青椒幼苗叶绿素含量及根系活力的影响

Fig.1 Effects of grafting on chlorophyll contents and root activity in green pepper seedlings under mixed salt-alkali stress

图中不同大写字母表示同一砧木在不同复合盐碱浓度下差异显著, 不同小写字母表示不同砧木在同一复合盐碱浓度下差异显著 ($P < 0.05$), 下同。

2.3 嫁接对复合盐碱胁迫下青椒幼苗ROS含量及膜脂过氧化水平的影响

由图2可知, 复合盐碱胁迫显著提升了青椒幼苗的活性氧含量, 加剧膜脂过氧化。100 mmol·L⁻¹ Na⁺胁迫下, ‘皇冠’幼苗O₂⁻产生速率和H₂O₂含量分别较0 mmol·L⁻¹ Na⁺处理提高1.92和1.20倍, 导致质膜透性加大, MDA含量和相对电导率分别提高1.57和1.64倍 ($P < 0.05$)。嫁接可明显降低盐碱胁迫下青椒幼苗的活性氧含量, 缓解膜脂过氧化, 以‘优壮’效果最佳。100 mmol·L⁻¹ Na⁺胁迫下, ‘优壮-皇冠’幼苗O₂⁻产生速率、H₂O₂含量、MDA含量和相对电导率分别较‘皇冠’自根苗显著降低47.19%、41.54%、47.13%和48.61%, 缓解效果显著优于‘卡特188’和‘哈博’ ($P < 0.05$)。

2.4 嫁接对复合盐碱胁迫下青椒幼苗抗氧化酶及AsA-GSH循环相关酶活性的影响

随着复合盐碱浓度的升高, 青椒幼苗的抗氧化酶及AsA-GSH循环相关酶活性变化趋势为先升高后降低(图3)。Na⁺浓度为100 mmol·L⁻¹时, ‘皇冠’幼苗的抗氧化酶和AsA-GSH循环相关酶活性均达到最大, SOD、POD、CAT、APX、GR及DHAR活性分别较0 mmol·L⁻¹ Na⁺处理显著提高60.40%、67.44%、100.08%、61.82%、58.04%和124.69% ($P < 0.05$)。嫁接可明显提高盐碱胁迫下青椒幼苗的抗氧化酶和AsA-GSH循环相关酶活性, 以‘优壮’提升幅度最大, 其次为‘卡特188’和‘哈博’。100 mmol·L⁻¹ Na⁺胁迫下, ‘优壮-皇冠’幼苗SOD、POD、CAT、APX、GR及DHAR活性分别较‘皇冠’

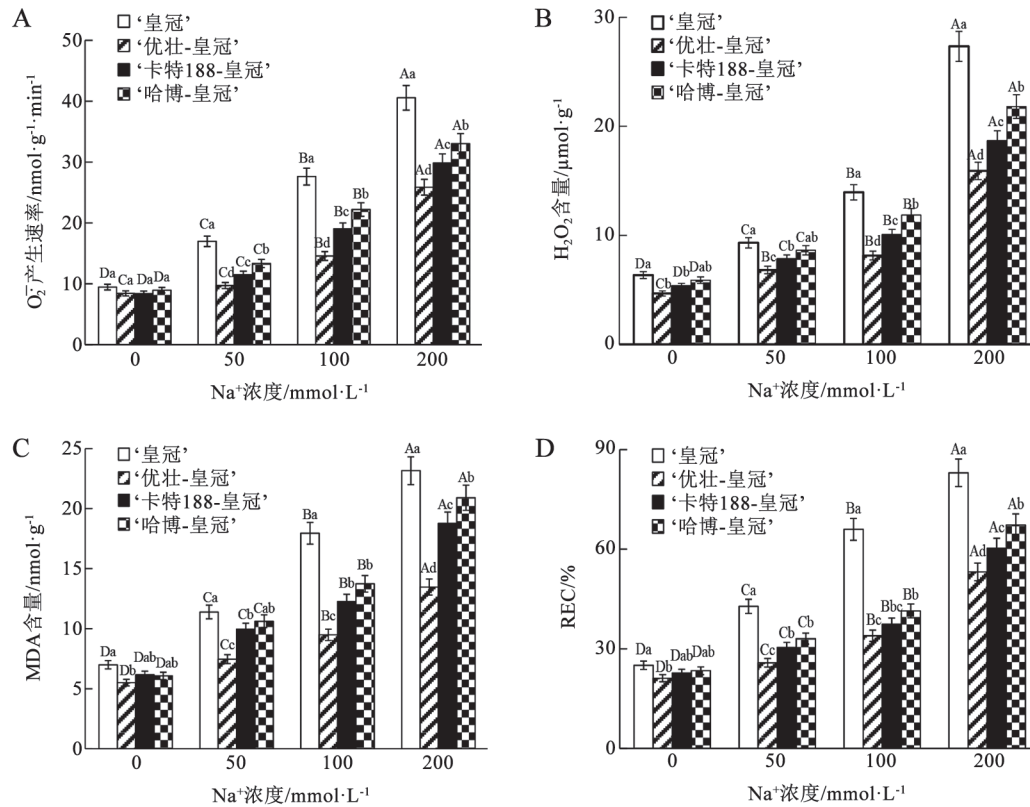


图2 嫁接对复合盐碱胁迫下青椒幼苗O₂⁻产生速率、H₂O₂含量、MDA含量和相对电导率的影响
Fig.2 Effects of grafting on O₂⁻ production rate, H₂O₂ content, MDA content and relative conductivity in green pepper seedlings under mixed salt-alkali stress

自根苗提高44.51%、50.93%、49.98%、31.07%、58.82%和92.86%，均达到显著差异水平($P<0.05$)，活性氧清除能力显著增强。

2.5 嫁接对复合盐碱胁迫下青椒幼苗抗氧化剂含量的影响

随着复合盐碱浓度的升高，青椒幼苗的ASA和GSH含量、ASA/DHA和GSH/GSSG比值均呈现先升高后降低趋势，而DHA和GSSG含量变化趋势则表现为逐渐升高(图4)。100 mmol·L⁻¹ Na⁺胁迫下，‘皇冠’幼苗ASA、DHA、ASA/DHA、GSH、GSSG和GSH/GSSG分别较0 mmol·L⁻¹ Na⁺处理显著提高121.21%、61.93%、36.36%、49.24%、20.63%和24.36% ($P<0.05$)。嫁接可进一步提升复合盐碱胁迫下青椒幼苗的抗氧化剂含量，其中，‘优壮’提升幅度显著高于‘卡特188’和‘哈博’。100

mmol·L⁻¹ Na⁺胁迫下，‘优壮-皇冠’幼苗ASA、ASA/DHA、GSH和GSH/GSSG分别较‘皇冠’自根苗显著提高66.13%、84.76%、65.65%和58.76% ($P<0.05$)，DHA含量则显著降低9.70% ($P<0.05$)，而GSSG含量则无明显变化。

2.6 嫁接对复合盐碱胁迫下青椒幼苗渗透调节物质含量的影响

由表2可知，随着复合盐碱浓度的升高，青椒幼苗的可溶性糖和可溶性蛋白含量均表现为先升高后降低的规律，而脯氨酸含量变化趋势为逐渐升高。与S₀T₀相比，S₂T₀处理的青椒幼苗可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸含量分别提高123.61%、176.18%和104.76%，均达到显著差异水平($P<0.05$)。嫁接可明显提升青椒幼苗的渗透调节能力，以‘优壮’效果最佳，其次为‘卡特188’和‘哈博’。与S₂T₀相

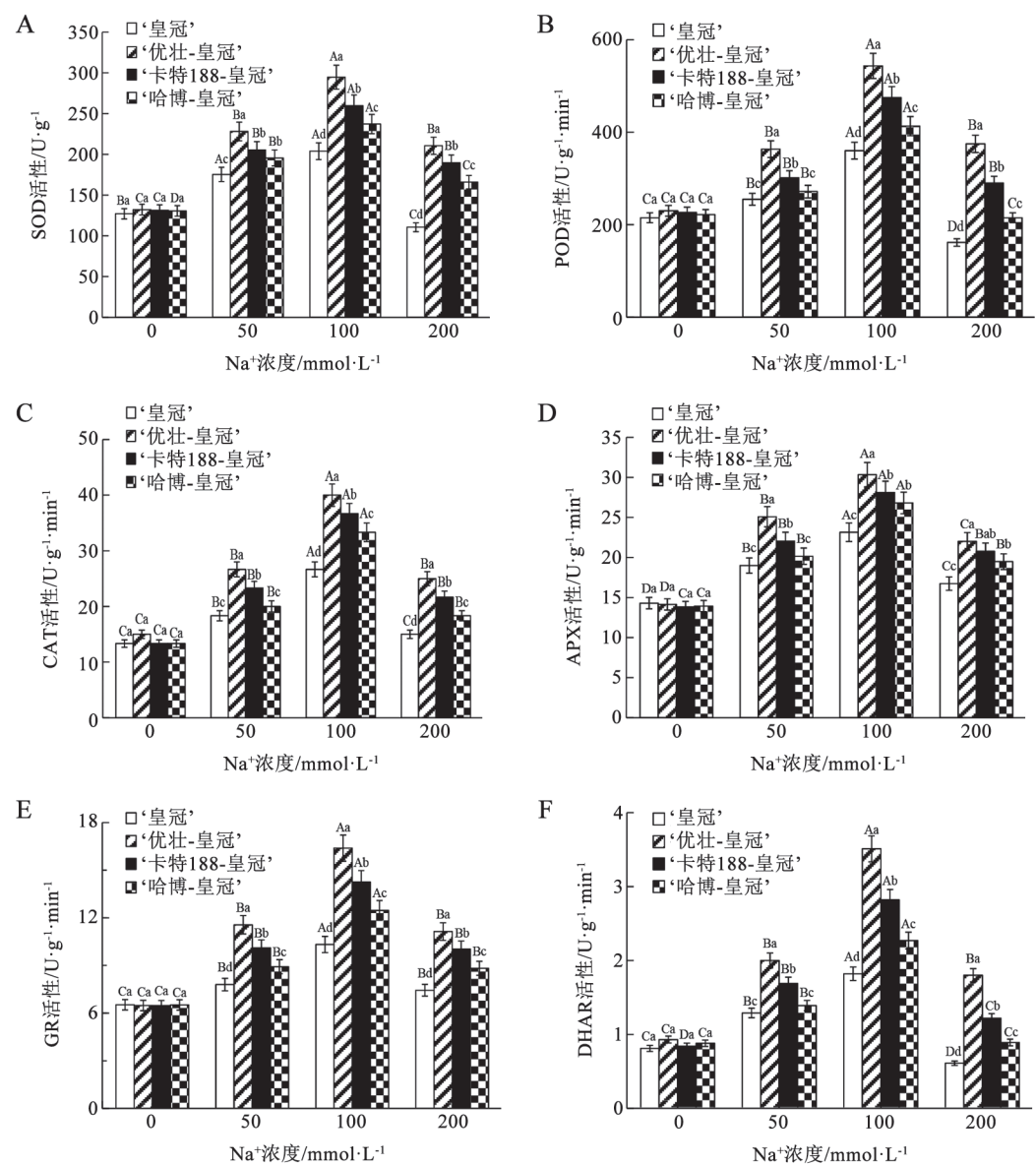


图3 嫁接对复合盐碱胁迫下青椒幼苗抗氧化酶及AsA-GSH循环相关酶活性的影响
Fig.3 Effects of grafting on antioxidant enzyme and AsA-GSH cycle related enzyme activities in green pepper seedlings under mixed salt-alkali stress

比, ‘优壮-皇冠’ (S₂T₁)处理的幼苗可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸含量分别提高55.71%、70.83%和130.23%, 均达到显著差异水平($P < 0.05$)。

3 讨论

土壤高盐分严重影响植物生长发育, 为了适应盐碱环境, 植物常通过调整外部形态、生理代

谢和生物量配置模式来维持生存(Zohreh等2019; Niramaya等2016)。本研究发现, 盐碱胁迫显著抑制青椒生长, 随着复合盐碱浓度的升高, 株高、根长和干重均逐渐降低, 而盐害指数和根冠比则逐渐升高; 嫁接对青椒盐碱胁迫具有明显缓解效果, 显著降低嫁接苗盐害指数, 提高株高、根长、干重和根冠比。本结果与海岛棉(严青青等2019)、

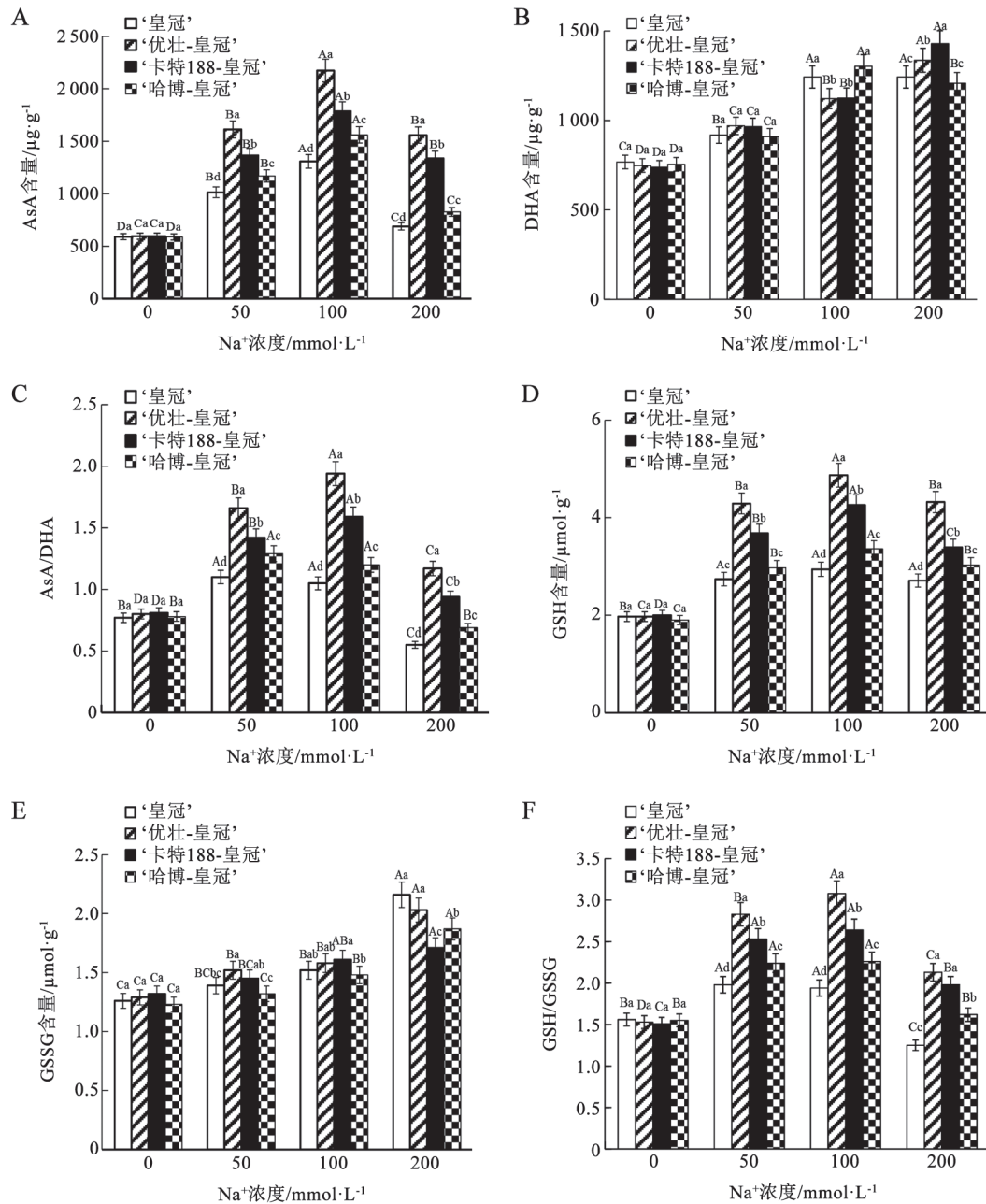


图4 嫁接对复合盐碱胁迫下青椒幼苗抗氧化剂含量的影响

Fig.4 Effects of grafting on antioxidants content in green pepper seedlings under mixed salt-alkali stress

西瓜(朱士农等2011)和葡萄(袁军伟等2019)研究结果一致,说明嫁接可提高植物根冠比,对植物生长具有促进意义,有助于保持盐碱胁迫下根系对水分和养分的吸收能力,从而缓解盐碱胁迫对植株生长的抑制。

叶绿素是植物进行光合作用的重要色素,含

量高低与光合效率密切相关。根系是植物活跃的吸收器官和合成器官,也是盐碱胁迫的最直接损伤部位,直接影响植物地上部生长和发育,其中,根系活力是衡量根系功能的重要指标(严青青等2019)。本研究发现,随着复合盐碱浓度的升高,青椒幼苗的叶绿素含量和根系活力逐渐降低,且叶

表2 嫁接对复合盐碱胁迫下青椒幼苗渗透调节物质含量的影响

Table 2 Effects of grafting on osmotic adjustment substances content in green pepper seedlings under mixed salt-alkali stress					
处理	Na ⁺ 浓度/mmol·L ⁻¹	不同砧木	可溶性糖含量/mg·g ⁻¹	可溶性蛋白含量/mg·g ⁻¹	脯氨酸含量/mg·g ⁻¹
S ₀ T ₀	0	‘皇冠’	10.42±0.28 ^{Ca}	3.19±0.09 ^{Da}	0.021±0.005 ^{Ca}
S ₀ T ₁		‘优壮-皇冠’	10.59±0.43 ^{Ca}	3.23±0.06 ^{Da}	0.024±0.002 ^{Da}
S ₀ T ₂		‘卡特188-皇冠’	10.56±0.41 ^{Ca}	3.12±0.11 ^{Da}	0.023±0.004 ^{Da}
S ₀ T ₃		‘哈博-皇冠’	10.55±0.53 ^{Ca}	3.26±0.03 ^{Da}	0.023±0.003 ^{Da}
S ₁ T ₀	50	‘皇冠’	17.21±0.42 ^{Bc}	5.68±0.15 ^{Cd}	0.030±0.031 ^{Bc}
S ₁ T ₁		‘优壮-皇冠’	26.72±0.53 ^{Ba}	9.40±0.28 ^{Ca}	0.060±0.061 ^{Ca}
S ₁ T ₂		‘卡特188-皇冠’	24.62±0.39 ^{Ba}	7.86±0.06 ^{Cb}	0.052±0.056 ^{Cb}
S ₁ T ₃		‘哈博-皇冠’	21.20±0.42 ^{Bb}	6.84±0.11 ^{Cc}	0.048±0.063 ^{Cb}
S ₂ T ₀	100	‘皇冠’	23.30±0.36 ^{Ad}	8.81±0.25 ^{Ac}	0.043±0.045 ^{Ad}
S ₂ T ₁		‘优壮-皇冠’	36.28±0.52 ^{Aa}	15.05±0.22 ^{Aa}	0.099±0.035 ^{Ba}
S ₂ T ₂		‘卡特188-皇冠’	29.30±0.35 ^{Ab}	13.93±0.26 ^{Aa}	0.080±0.058 ^{Bb}
S ₂ T ₃		‘哈博-皇冠’	26.52±0.52 ^{Ac}	11.86±0.15 ^{Ab}	0.069±0.043 ^{Bc}
S ₃ T ₀	200	‘皇冠’	18.21±0.22 ^{Bc}	7.33±0.13 ^{Bc}	0.047±0.062 ^{Ad}
S ₃ T ₁		‘优壮-皇冠’	27.67±0.45 ^{Ba}	13.02±0.25 ^{Ba}	0.133±0.046 ^{Aa}
S ₃ T ₂		‘卡特188-皇冠’	25.44±0.26 ^{Bb}	9.02±0.08 ^{Bb}	0.115±0.052 ^{Ab}
S ₃ T ₃		‘哈博-皇冠’	21.64±0.31 ^{Bb}	8.28±0.22 ^{Bb}	0.102±0.045 ^{Ac}

叶绿素a降低幅度明显大于叶绿素b, 说明盐碱胁迫对青椒光能传递的影响更大; 嫁接对盐碱胁迫下青椒幼苗的叶绿素含量和根系活力具有明显的提升, 以‘优壮’砧木提升幅度最大。本结果与番茄(刘德兴等2017)和葡萄(袁军伟等2019)研究结果一致, 其原因主要包括: 一方面, 砧木较高的根系活力有助于提升植物对水分和养分的吸收能力, 缓解了因矿质元素不足而导致叶绿素合成受阻; 另一方面, 嫁接提高了植物叶片的活性氧清除能力, 减少了因ROS积累而导致的叶绿素降解。

氧化损伤是盐碱胁迫抑制植物生长发育的重要因素之一。正常条件下, 植物体内活性氧自由基产生与清除处于动态平衡; 植物遭遇盐碱胁迫时, 动态平衡容易被打破, 造成O₂⁻和H₂O₂大量积累, 从而启动膜脂过氧化, 导致细胞膜功能完整性和选择透性丧失; 其中, MDA含量和相对电导率是衡量膜脂过氧化程度的重要指标(厉书豪等2019)。本研究中, 随着复合盐碱浓度的升高, 青椒幼苗H₂O₂含量、O₂⁻产生速率、MDA含量和相对电导率均逐渐提高, 说明复合盐碱胁迫显著诱导了青椒幼苗ROS积累, 造成膜脂过氧化, Seckin等(2009)在小麦和聂文婧等(2018)在黄瓜上也得出类似结论。嫁接可显著缓解复合盐碱胁迫导致的青椒幼苗

ROS积累, 降低MDA含量和相对电导率, 显著减轻膜脂过氧化, 以‘优壮’砧木缓解效果最佳。本结果与葡萄(袁军伟等2019)、西瓜(朱世农等2011)和黄瓜(袁祖华和蔡雁平2007)研究结果一致, 这可能与砧木嫁接提高了植株的ROS清除能力有关。

植物在长期进化中形成了一套严密的活性氧清除系统, 从而修复因逆境胁迫而导致的ROS代谢失衡, 缓解或抵御逆境氧化损伤, 主要包括酶促和非酶促两条途径。SOD、POD和CAT是植物进行ROS代谢的重要酶类, 其中, SOD负责将O₂⁻歧化为H₂O₂和O₂, 而H₂O₂则进一步被POD、CAT和AsA-GSH循环还原成H₂O和O₂ (张永平等2017)。AsA-GSH循环是细胞清除ROS的非酶促途径, 其中, AsA和GSH是重要的抗氧化剂, 而APX、GR和DHAR则是循环中的重要酶, 主要通过参与AsA和GSH循环再生来清除活性氧; 较高比例的AsA/DHA和GSH/GSSG比值有助于提高AsA-GSH循环效率, 提升ROS清除能力(Li等2017)。本研究中, 随着复合盐碱浓度的升高, 青椒幼苗抗氧化酶及AsA-GSH循环相关酶活性均表现为先升高后降低趋势, 同时, AsA和GSH含量及AsA/DHA和GSH/GSSG比值也表现出相同规律, 而DHA和GSSG含量则持续升高。这说明, 低浓度复合盐碱可激活

青椒活性氧清除系统, 抗氧化酶活性和抗氧化剂含量显著提升; 随着复合盐碱浓度升高, 氧化损伤进一步加大以至超出青椒自身防御能力, 造成活性氧清除系统遭到破坏, 导致抗氧化酶活性及AsA-GSH循环效率降低。嫁接可提高逆境胁迫下植物体的抗氧化酶活性及AsA-GSH循环效率, 降低ROS含量, 缓解膜脂过氧化, 提高抗逆性(韩敏等2019)。本研究中, 嫁接不仅进一步提高了盐碱胁迫下青椒幼苗的抗氧化酶活性, 而且进一步提高了AsA-GSH循环的相关酶(APX、GR及DHAR)活性, 加速青椒幼苗AsA和GSH再生, 提高AsA、GSH含量及AsA/DHA、GSH/GSSG比值, 从而进一步降低ROS含量, 以‘优壮-皇冠’嫁接苗ROS清除能力最佳。本研究结果与盐胁迫下西瓜(朱世农2011)和葡萄(袁军伟等2019)及低温胁迫下番茄(韩敏等2019)的研究结果基本一致, 其原因可能包括: 一方面, 砧木可能对盐碱离子具有较强的区隔化和选择吸收能力, 减轻了嫁接苗地上部的离子毒害, 避免抗氧化系统遭到破坏; 另一方面, 砧木具有较强的耐盐碱能力, 可能通过信号传导(如 H_2S 、NO等)途径来对嫁接苗地上部进行抗性诱导, 从而提高活性氧清除能力, 还有待进一步证实。

渗透调节是植物适应逆境胁迫的重要生理机制, 通过主动大量积累渗透调节物质来降低细胞渗透势, 缓解植物酶类、细胞器和细胞膜等脱水损伤, 提高植物抗逆性, 其中, 可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸是三类重要的渗透调节物质(Patakas等2002; Rahdari等2012)。本研究中, 随着复合盐碱浓度的升高, 青椒幼苗可溶性糖和可溶性蛋白含量变化规律均为先升高后降低, 而脯氨酸含量则持续升高。这说明, 脯氨酸是复合盐碱胁迫下青椒的主要渗透调节物质, 作用明显强于可溶性糖和可溶性蛋白, 其原因可能是混合盐碱不仅诱导了脯氨酸合成, 同时也抑制了脯氨酸的降解酶活性所致(孙聪聪等2017); 高浓度盐碱胁迫造成的植物光合结构受损和光合速率降低可能是造成可溶性糖含量降低的主要因素; 而造成可溶性蛋白含量下降的原因可能是高盐碱浓度胁迫诱导了蛋白水解酶活性上升, 加速蛋白质水解所致。本研究发现, 嫁接进一步提高了盐碱胁迫下青椒幼苗

的渗透调节能力, 可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸含量显著提高, 有效缓解了青椒幼苗盐碱胁迫损伤。本结果与NaCl胁迫下黄瓜(杨立飞等2006)、低温胁迫下苦瓜(邹凯茜等2018)的研究结果一致, 这说明, 嫁接可通过提高渗透调节能力来缓解盐碱胁迫损伤, 提高嫁接苗对盐碱胁迫的耐受性。

参考文献(References)

- Abdulaziz AH, Ahmad H, Abdulrasoul AO (2017). Responses of grafted tomato (*Solanum lycopersicon* L.) to abiotic stresses in Saudi Arabia. *Saudi J Biol Sci*, 24: 1274–1280
- Bai JZ, Zhao Y, Wu FZ (2017). Effects of saline-alkali stress on structure and abundance of bacteria/fungi community in rhizosphere soil of grafted cucumber seedlings. *Chin J Eco-Agric*, 25 (11): 1626–1635 (in Chinese with English abstract) [白晶芝, 赵源, 吴凤芝(2017). 盐碱胁迫对黄瓜嫁接苗根际土壤细菌和真菌群落结构及丰度的影响. *中国生态农业学报*, 25 (11): 1626–1635]
- Catherine RS, Shad DN, Juan CM, et al (2015). Effects of salinity on physiological parameters of grafted and ungrafted citrus trees. *Sci Hortic-Amsterdam*, 197: 483–489
- Fan ML, Bie ZL, Krumbein A, et al (2011). Salinity stress in tomatoes can be alleviated by grafting and potassium depending on the rootstock and K-concentration employed. *Sci Hortic-Amsterdam*, 130: 615–623
- Han M, Cao BL, Liu SS, et al (2019). Effects of rootstock and scion interactions on ascorbate-glutathione cycle in tomato seedlings under low temperature stress. *Acta Hort Sin*, 46 (1): 65–73 (in Chinese with English abstract) [韩敏, 曹逼力, 刘树森等(2019). 低温胁迫下番茄幼苗根穗互作对其抗坏血酸-谷胱甘肽循环的影响. *园艺学报*, 46 (1): 65–73]
- Garg N, Manchanda G (2008). Salinity and its effects on the functional biology of legumes. *Acta Physiol Plant*, 30: 595–618
- Li HS (2000). *Principle and technology of Plant Physiological and Biochemical Experiments*. Beijing: Higher Education Press (in Chinese) [李合生(2000). *植物生理生化实验原理和技术*. 北京: 高等教育出版社]
- Li LJ, Lu XC, Ma HY, et al (2017). Jasmonic acid regulates the ascorbate-glutathione cycle in *Malus baccata* Borkh. roots under low root-zone temperature. *Acta Physiol Plant*, 39 (174): 1–11
- Li SH, Li M, Zhang WD, et al (2019). Effects of CO₂ enrichment on photosynthetic characteristics and reactive oxygen species metabolism in leaves of cucumber seedlings under salt stress. *Acta Eco Sin*, 39 (6): 2122–2130 (in

- Chinese with English abstract) [厉书豪, 李曼, 张文东等 (2019). CO₂加富对盐胁迫下黄瓜幼苗叶片光合特性及活性氧代谢的影响. 生态学报, 39 (6): 2122–2130]
- Liu DX, Jing X, Jiao J, et al (2017). Comprehensive evaluation of yield, quality and salt stress tolerance in grafting tomato. *Acta Hort Sin*, 44 (6): 1094–1104 (in Chinese with English abstract) [刘德兴, 荆鑫, 焦娟等(2017). 嫁接对番茄产量、品质及耐盐性影响的综合评价. 园艺学报, 44 (6): 1094–1104]
- Nie WJ, Wang SS, Jing X, et al (2018). Effects of exogenous 2,4-epibrassinolide on the growth and redox balance of cucumber seedlings under NaHCO₃ stress. *Chin J Appl Ecol*, 29 (3): 899–908 (in Chinese with English abstract) [聂文婧, 王硕硕, 荆鑫等(2018). 外源表油菜素内酯对NaHCO₃胁迫下黄瓜幼苗生长及氧化还原平衡的影响. 应用生态学报, 29 (3): 899–908]
- Niramaya SM, Ganesh CN, Nilima SR, et al (2016). Plant salt stress: adaptive responses, tolerance mechanism and bio-engineering for salt tolerance. *Bot Rev*, 82 (4): 371–406
- Patakas A, Nikolou N, Zioziou E, et al (2002). The role of organic solute and ion accumulation in osmotic adjustment in drought-stressed grapevines. *Plant Sci*, 163: 361–367
- Penella C, Nebauer SG, Bautista AS, et al (2015). Strategies to avoid salinity and hydric stress of pepper grafted plants. *Procedia Environ Sci*, 29: 211–212
- Qiao YX, Zhang YP, Gao LH (2015). Effect of root border cells on reactive oxygen metabolism and root activity of cucumber and figleaf gourd seedlings under cinnamic acid stress. *Sci Agric Sin*, 48 (8): 1579–1587 (in Chinese with English abstract) [乔永旭, 张永瓶, 高丽红(2015). 根系边缘细胞对肉桂酸胁迫下黄瓜和黑籽南瓜活性氧代谢与根系活力的影响. 中国农业科学, 48 (8): 1579–1587]
- Rahdari P, Tavakoli S, Hosseini SM (2012). Studying of salinity stress effect on germination, proline, sugar, protein, lipid and chlorophyll content in purslane (*Portulaca oleracea* L.) leaves. *J Stress Physiol Bioch*, 8 (1): 182–193
- Seckin B, Sekmen AH, Tukan I (2009). An enhancing effect of exogenous mannitol on the antioxidant enzyme activities in roots of wheat under salt stress. *Plant Growth Regul*, 28: 12–20
- Sun CC, Zhao HY, Zheng CX (2017). Effects of NaCl stress on osmolyte and proline metabolism in *Ginkgo biloba* seedling. *Plant Physiol J*, 53 (3): 470–476 (in Chinese with English abstract) [孙聪聪, 赵海燕, 郑彩霞(2017). NaCl胁迫对银杏幼树渗透调节物质及脯氨酸代谢的影响. 植物生理学报, 53 (3): 470–476]
- Tian D, Gui P, Li HS, et al (2018). Effect of different measures on improvement of seashore saline alkali land. *Southwest China J Agric Sci*, 31 (11): 2366–2372 (in Chinese with English abstract) [田冬, 桂丕, 李化山等(2018). 不同改良措施对滨海重度盐碱地的改良效果分析. 西南农业学报, 31 (11): 2366–2372]
- Wang KJ, Fan JW, Chen F, et al (2018). Research advances in response of plants to salt stress and regulation of salinity tolerance. *Acta Agric Jiangxi*, 30 (12): 31–40 (in Chinese with English abstract) [王康君, 樊继伟, 陈凤等(2018). 植物对盐胁迫的响应及耐盐调控的研究进展. 江西农业学报, 30 (12): 31–40]
- Wu YR, Lin HW, Mo XR (2014). Research progress in the mechanism of plant salt tolerance and genetic engineering of salt resistant crops. *Plant Physiol J*, 50 (11): 1621–1629 (in Chinese with English abstract) [吴运荣, 林宏伟, 莫肖蓉(2014). 植物抗盐分子机制及作物遗传改良耐盐性的研究进展. 植物生理学报, 50 (11): 1621–1629]
- Yan QQ, Zhang JS, Xu HJ, et al (2019). Effects of saline-alkali stress on biomass allocation and root morphology of sea island cotton seedlings. *Acta Eco Sin*, 39 (20): 7632–7640 (in Chinese with English abstract) [严青青, 张巨松, 徐海江等(2019). 盐碱胁迫对海岛棉幼苗生物量分配和根系形态的影响. 生态学报, 39 (20): 7632–7640]
- Yang JX, Ti YJ, Luo YJ, et al (2018). Effect of grafting on salt tolerance in prunus meme. *Acta Bot Boreali-Occident Sin*, 38 (4): 723–732 (in Chinese with English abstract) [杨佳鑫, 迺羽静, 罗燕杰等(2018). 嫁接对梅花耐盐性的影响. 西北植物学报, 38 (4): 723–732]
- Yang LF, Zhu YL, Hu CM, et al (2006). Effects of NaCl stress on the contents of the substances regulating membrane lipid oxidation and osmosis and photosynthetic characteristics of grafted cucumber. *Acta Bot Boreali-Occident Sin*, 26 (6): 1195–1200 (in Chinese with English abstract) [杨立飞, 朱月林, 胡春梅等(2006). NaCl胁迫对嫁接黄瓜膜脂过氧化、渗透调节物质含量及光合特性的影响. 西北植物学报, 26 (6): 1195–1200]
- Ye ZX (2015). The effect of gibberellin pretreatment on active oxygen metabolism, sugar metabolism and glyoxylate cycle of watermelon seed during germination. Lin'an: Zhejiang Agriculture & Forestry University (in Chinese with English abstract) [叶真道(2015). 赤霉素处理对西瓜种子萌发过程中活性氧和糖类代谢、乙醛酸循环的影响(学位论文). 临安: 浙江农林大学]
- Yuan JW, Li MM, Yin YG, et al (2019). Physiological responses of cabernet sauvign seedlings grafted on different salt-tolerance root stocks to NaCl stress. *J China Agric Univ*, 24 (8): 48–59 (in Chinese with English abstract) [袁军伟, 李敏敏, 尹勇刚等(2019). 不同砧木嫁接的赤霞珠葡萄对盐胁迫的生理响应. 中国农业大学学报, 24 (8): 48–59]
- Yuan ZH, Cai YP (2007). Content of organic osmorulatory

- substances and level of membrane lipid peroxidation level in grafted cucumber seedlings under salt stress. J Hunan Agric Univ (Nat Sci), 33 (2): 180–182, 216 (in Chinese with English abstract) [袁祖华, 蔡雁平(2007). 盐胁迫下嫁接黄瓜幼苗有机渗透调节物质含量及膜脂过氧化水平研究. 湖南农业大学学报(自然科学版), 33 (2): 180–182, 216]
- Zhang YP, Shuang XU, Yang SJ, et al (2017). Effect of exogenous spermidine on the growth and antioxidant system of melon seedlings under low temperature stress. Plant Physiol J, 53 (6): 1087–1096 (in Chinese with English abstract) [张永平, 许爽, 杨少军等(2017). 外源亚精胺对低温胁迫下甜瓜幼苗生长和抗氧化系统的影响. 植物生理学报, 53 (6): 1087–1096]
- Zhang YQ, Liu SQ, Yang FJ, et al (2003). Study on the screening of salt-tolerant watermelon stock and mechanism of salt-tolerance. Acta Bot Boreali-Occident Sin, 12 (4): 105–108 (in Chinese with English abstract) [张云起, 刘世琦, 杨凤娟等(2003). 耐盐西瓜砧木筛选及其耐盐机理的研究. 西北农业学报, 12 (4): 105–108]
- Zhu SN (2011). Study on the physiological responses of grafted watermelon seedlings under salt stress and mechanism of salt tolerance. Nanjing: Nanjing Agriculture University (in Chinese with English abstract) [朱士农(2011). 盐胁迫下西瓜嫁接苗的生理响应及耐盐机制研究(学位论文). 南京: 南京农业大学]
- Zohreh EB, Masoud H, Michelle D, et al (2019). Effect of salinity stress on the physiological characteristics, phenolic compounds and antioxidant activity of *Thymus vulgaris* L. and *Thymus daenensis* Celak. Ind Crops Products, 135: 311–320
- Zou KX, Shang S, Tian LB, et al (2018). Effects of low temperature stress on osmotic solutes of grafted bitter gourd seedlings. Chin J Trop Crop, 39 (8): 1533–1539 (in Chinese with English abstract) [邹凯茜, 商桑, 田丽波等(2018). 低温胁迫对嫁接苦瓜幼苗渗透调节物质的影响. 热带作物学报, 39 (8): 1533–1539]
- Zuo ZJ, Chen ZZ, Zhu YR, et al (2014). Effects of NaCl and Na₂CO₃ stresses on photosynthetic ability of *Chlamydomonas reinhardtii*. Biologia, 69 (10): 1314–1322

Effects of grafting on growth, antioxidant capacity and osmotic adjustment capacity of green pepper seedlings under mixed salt-alkali stress

YI Zehui, MAO Liping*, ZHAO Jing

College of Horticulture, Shanxi Agricultural University, Taiyuan 030031, China

Abstract: In this experiment, the ‘Huangguan’ green pepper (*Capsicum annuum* var. *grossum*) was used as scion and the ‘Youzhuang’, ‘Kate188’ and ‘Habo’ line pepper (*C. annuum* var. *dactylus*) were used as root stocks. With the solution configured with equimolar of NaCl, Na₂SO₄, NaHCO₃ and Na₂CO₃ as mixed salt-alkali solution, the effects of grafting on the growth, active oxygen metabolism and osmotic adjustment substance accumulation in green pepper seedlings under different concentrations of mixed salt-alkali stress were studied by pot-cultivated method. The results showed that the growth of green pepper was significantly inhibited under mixed salt-alkali stress. With the increase of the concentration of mixed salt-alkali solution, the plant height, root length, chlorophyll content and root activity were gradually decreased, and the root/shoot ratio, salt injury index, relative conductivity, MDA content, O₂⁻ production rate, H₂O₂ content, DHA content, GSSG content and Pro content were gradually increased, while the activities of SOD, POD, CAT, APX, GR and DHAR, the content of AsA, GSH, SS, SP, the ratio of AsA/DHA and GSH/GSSG were increased firstly and then decreased. Compared with the self-rooted seedlings, the grafting not only significantly increased the root activity, chlorophyll content and root/shoot ratio of green pepper seedlings, but also significantly improved the content of osmotic adjustment substances, the activity of antioxidant enzymes and AsA-GSH cycle efficiency in leaves of grafted green pepper seedlings, and then significantly decreased the accumulation of active oxygen and reduced membrane lipid peroxidation, consequently alleviated the injury of green pepper seedlings under mixed salt-alkali stress. Among the three rootstocks, ‘Youzhuang’ had the best alleviating effect.

Key words: grafting; green pepper (*Capsicum annuum* var. *grossum*); antioxidant capacity; osmotic adjustment ability; salt-alkali stress

Received 2019-12-24 Accepted 2020-07-20

This work was supported by the Key Research and Development Program of Shanxi Province (201703D211006) and Research Project of Agricultural Science and Technology Innovation of Shanxi Academy of Agricultural Sciences (YCX2020YQ07).

*Corresponding author (lipingm@126.com).