

包颖,王嘉欣,陈超,等. NaCl 和 NaHCO_3 胁迫对萱草金娃娃光合作用及叶绿素荧光特性的影响[J]. 江苏农业科学,2020,48(3):133-140.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2020.03.023

NaCl 和 NaHCO_3 胁迫对萱草金娃娃光合作用 及叶绿素荧光特性的影响

包颖,王嘉欣,陈超,于鑫森

(唐山师范学院,河北唐山 064000)

摘要:以萱草金娃娃为试验材料,研究不同浓度的中性盐(NaCl)和碱性盐(NaHCO_3)胁迫对萱草幼苗光合作用及叶绿素荧光特性的影响。结果显示,盐胁迫处理显著降低了萱草金娃娃的光合能力。在 NaCl 和 NaHCO_3 胁迫下,萱草幼苗光合特性和叶绿素荧光参数的变化趋势基本相同,但在不同盐种类和盐浓度胁迫处理下萱草幼苗的光合特性和叶绿素荧光参数值存在显著差异。随着盐胁迫天数的延长、盐浓度的增加,初始荧光产量(F_0)和非光化学淬灭系数(NPQ)升高;最大荧光产量(F_m)、最大光化学效率(F_v/F_m)、PS II 实际光合量子产量(Y)及表观量子效率(AQY)等都呈现下降的趋势;此外,随着盐胁迫天数的延长、盐浓度的增加,净光合速率(P_n)下降,胞间 CO_2 浓度(C_i)上升。由此推测,盐胁迫下,萱草金娃娃叶片的光合特性受到抑制:一方面是非气孔限制因素,即叶绿素含量降低,进而导致光合特性受到抑制;另一方面是叶肉细胞光合性能的下降导致萱草净光合速率降低。盐胁迫引起萱草光合特性和叶绿素荧光参数的变化与盐种类及盐浓度密切相关,高盐胁迫显著抑制萱草金娃娃的光合能力,且 NaHCO_3 对萱草幼苗影响明显大于 NaCl。

关键词:萱草金娃娃;盐胁迫;光合特性;叶绿素荧光

中图分类号:Q945.78 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2020)03-0133-08

在各种环境胁迫中,盐胁迫是对植物生长发育影响最严重的环境因子之一。关于植物对盐胁迫适应能力的研究已成为全球关注的热点。我国盐碱地面积大,分布广,加之工业污染、灌溉农业的发展和农业化肥使用不当等原因,导致次生盐碱土壤面积也不断扩大。土壤盐化已经成为制约我国农业可持续发展的一个持续加剧的问题。此外,我国大中型城市多位于滨海地区,随着经济的发展,盐碱地绿化和美化越来越受到人们的重视,但土壤较高的含盐量限制了园林绿化植物的应用^[1-2]。因此,评价和筛选适宜盐碱地区生长的园林植物,对于城市的绿化及生态环境改善具有重要的意义。

研究表明,盐胁迫至少可以通过 2 种方式影响植物的生长。一方面,盐胁迫可以直接影响植物的生长;另一方面,盐胁迫可以通过抑制植物的光合

特性,间接地影响植株的生长发育,并且盐浓度越高,胁迫时间越长,对植株的影响程度越显著^[3]。但是究竟是哪些主要因素导致植物净光合速率下降,至今还没有确切的定论。光合特性即植物将吸收的光能转化为化学能,主要是通过 2 个光系统(PS I 和 PS II)实现能量的转化。其中,PS II 对盐胁迫响应十分敏感,在植株对盐胁迫的响应过程中发挥着重要作用,而荧光参数能反应 PS II 的各项指标。光合作用是植物生长过程中十分重要的生命活动,因此研究其光合特性及叶绿素荧光参数具有重要意义。

萱草金娃娃为多年生宿根草本,其花形优美,花色丰富,适应性强,耐寒,华北地区可以露地越冬,被广泛用于地被、花境和盐碱地的改良,是非常优良的园林绿化植物^[4]。目前,针对萱草耐盐性的研究主要集中在中性盐(如 NaCl)胁迫的响应,并且主要集中在萱草耐盐品种筛选、抗性生理指标变化等方面的研究,而碱性盐胁迫研究相对较少,且缺少系统性的研究。而关于萱草的光合作用对盐胁迫的响应机理的研究更鲜有报道。

本研究从萱草的光合速率及叶绿素荧光特性

收稿日期:2019-01-19

基金项目:河北省高等学校科学技术研究项目(编号:BJ2017102);唐山师范学院博士基金(编号:2014A06)。

作者简介:包颖(1983—),女,河北三河人,博士,讲师,主要从事园林植物逆境生理与抗性育种研究。E-mail:baoying090924@126.com。

入手,探讨不同盐浓度和盐种类(NaCl 和 NaHCO_3)胁迫下萱草光合特性及叶绿素荧光参数的变化,旨在探明盐胁迫对萱草金娃娃光合作用的影响,同时为盐胁迫的人工调控和盐碱地栽培等一系列问题提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

本试验所用材料为人工气候室内生长状态一致、健康无病虫害的萱草金娃娃幼苗。人工气候室昼/夜温度为 $25\text{ }^{\circ}\text{C}/18\text{ }^{\circ}\text{C}$,光周期为 12 h/12 h,光照度为 $600\text{ }\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,相对湿度为 50%。

1.2 材料培养及处理

试验前预先将 NaCl 和 NaHCO_3 固体分别溶于 Hoagland 营养液,配制成浓度分别为 50、150、250 mmol/L 的中性盐和碱性盐溶液备用。

将萱草定植于塑料花盆中,草炭:珍珠岩按体积比 3:1 比例混合配制成营养土,定期浇水补充营养液,置于人工气候室培养 2 周,使材料生长状态基本保持一致。选取生长状态一致的萱草金娃娃材料,于 16:00 左右向基质中加入配制好的盐溶液,对萱草分别进行 7 种处理:(1)对照(CK);(2) 50 mmol/L NaCl ; (3) 150 mmol/L NaCl ; (4) 250 mmol/L NaCl ; (5) 50 mmol/L NaHCO_3 ; (6) 150 mmol/L NaHCO_3 ; (7) 250 mmol/L NaHCO_3 。每种处理设置 3 个重复。分别在处理 1、3、5、7、9 d 后进行数据测定。

1.3 试验方法

1.3.1 处理过程中栽培基质 pH 值的测定 将去离子水煮沸后冷却至 $50\text{ }^{\circ}\text{C}$ 待用,取 7 种处理土壤样品各 10 g,溶于 50 mL 去离子水中。用玻璃棒搅拌 3~5 min 混匀,须注意防止污染。静置 10 min,将 pH 计电极插入上层悬液中,读取读数。

1.3.2 光合参数的测定 于晴天上午采用便携式脉冲调制叶绿素荧光仪(PAM-2500, Walz)对植株的生长点下第 2~3 张功能叶进行慢速荧光动力学及快速光响应曲线测定。用 GFS-3000 便携式光合蒸腾仪测定净光合速率(P_n)与细胞间隙 CO_2 浓度(C_i)。测定时光照度为 $(1\ 000 \pm 50)\text{ }\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,温度为 $25\text{ }^{\circ}\text{C}$ 左右,重复 3 次。

1.3.3 荧光诱导曲线参数的测定 利用便携式叶绿素荧光仪测定植株荧光诱导曲线。测量时,提前对叶片进行 20 min 暗适应,打开测量光测定初始荧光

(F_0),再执行 1 个饱和脉冲光测定最大荧光(F_m),然后开启光化光[光照强度为 $270\text{ }\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]持续 5 min,并隔 20 s 执行 1 次饱和脉冲。PS II 最大光合量子产量(F_v/F_m)、PS II 的实际光合量子产量(Y)、通过 PS II 的电子传递速率(ETR)、非光化学淬灭系数(NPQ)等荧光参数通过 PAN-WIN 软件(Walz)获得。

1.3.4 光响应曲线的测定 光响应曲线参数的测定参考陈梅等的方法^[5]。光合有效辐射(PAR)梯度设定为 0、1、5、30、63、140、270、618、980 和 $1\ 385\text{ }\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$;每个光照强度持续时间为 10 s。测定完光诱导曲线后,将荧光仪调到光响应曲线测定模式通过 Eilers and Peeters 的公式进行光响应曲线的拟合,获得表观量子效率(AQY)、最大电子传递速率(ETR_{\max})参数。

1.3.5 叶绿素含量的测定 按沈娟等的方法^[6]。盐胁迫处理 9 d 后,取一定量新鲜植株叶片,擦净叶片表面污物,去除叶脉并剪碎。称取剪碎的新鲜样品 0.5 g 置于研钵中,加少量石英砂和碳酸钙进行充分研磨。加入 2~3 mL 的 95% 乙醇研磨成匀浆,再加 95% 乙醇 10 mL,继续研磨至组织变白。静置 3~5 min 后全部过滤到 25 mL 棕色容量瓶中,用 95% 乙醇定容。将 3 mL 左右的叶绿体色素提取液倒入光径 1 cm 的比色皿内,以 95% 乙醇为空白对照,分别测定吸光度 $D_{645\text{ nm}}$ 和 $D_{663\text{ nm}}$ 。按照 Arnon 公式计算叶绿素总含量,重复 3 次。

$$\rho_a = (12.7D_{663\text{ nm}} - 2.69D_{645\text{ nm}}) \times V/m; \rho_b = (22.9D_{645\text{ nm}} - 4.68D_{663\text{ nm}}) \times V/m; \text{叶绿素总含量} = \rho_a + \rho_b。$$

式中: $D_{663\text{ nm}}$ 为在波长 663 nm 处的吸光度; $D_{645\text{ nm}}$ 为在波长 645 nm 处的吸光度; V 为浸提液的最终体积(L); m 为叶片鲜质量(g); ρ_a 、 ρ_b 分别为叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量。

1.4 数据统计与分析

用 PAM-WIN 软件与 Microsoft Excel、SPSS 软件进行相关数据处理并进行分析。

2 结果与分析

2.1 不同浓度 NaCl 和 NaHCO_3 胁迫下基质 pH 值的测定

由表 1 可知,中性盐和碱性盐处理后的基质 pH 值总体随着盐浓度的增加而上升。但碱性盐处理后 pH 值上升的趋势更为显著。

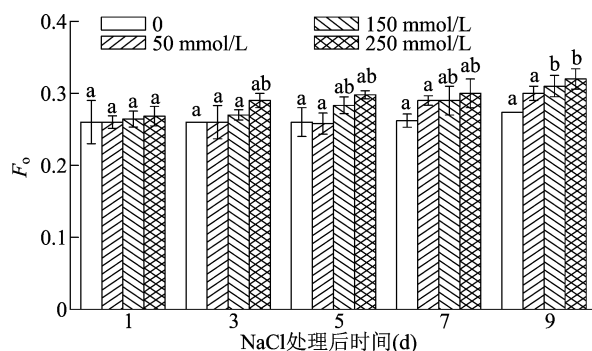
表 1 不同浓度 NaCl 和 NaHCO₃ 胁迫对栽培基质 pH 值的影响

盐浓度 (mmol/L)	NaCl 基质 pH 值	NaHCO ₃ 基质 pH 值
0	7.69 ± 0.06a	7.69 ± 0.06a
50	7.65 ± 0.02a	10.06 ± 0.09b
150	7.82 ± 0.02b	11.11 ± 0.03c
250	7.85 ± 0.01b	11.54 ± 0.01d

注:数据为平均值 ± 标准误,同列不同小写字母表示在 0.05 水平差异显著。

2.2 不同浓度 NaCl 和 NaHCO₃ 胁迫处理对萱草金娃娃叶片 F_o 、 F_m 的影响

2.2.1 不同浓度 NaCl 和 NaHCO₃ 胁迫处理对萱草

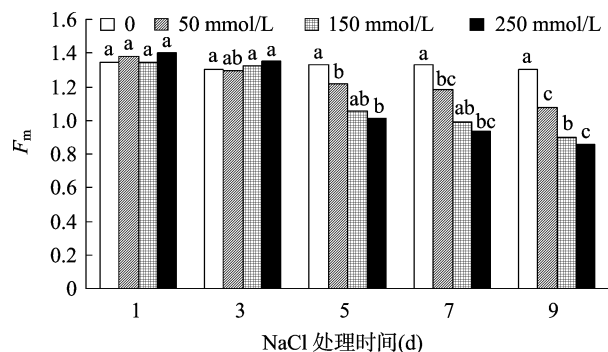


不同字母表示相同处理不同时期在 0.05 水平差异显著。下图同

图 1 不同浓度 NaCl 和 NaHCO₃ 胁迫对萱草金娃娃叶片 F_o 的影响

2.2.2 不同浓度 NaCl 和 NaHCO₃ 胁迫对萱草金娃娃叶片最大荧光产量 (F_m) 的影响

F_m 反映了通过 PS II 的电子传递情况及最大电子传递潜力。由图 2 可以看出,与对照相比,无论是在中性盐还是碱性盐的胁迫下,随着盐浓度的升高, F_m 呈递减趋势,且处理时间越长,降低幅度越大,表明萱草 PS II 的电子传递能力受到明显抑制。与对照 (CK) 相比,中性

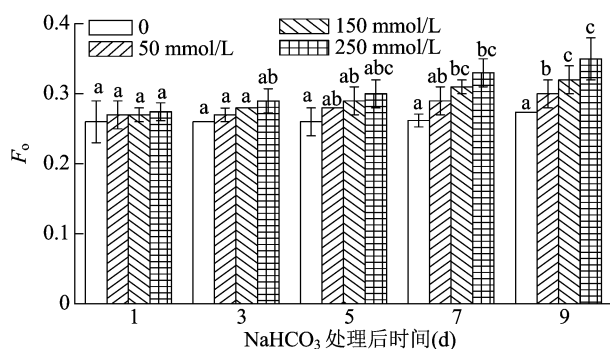
图 2 不同浓度 NaCl 和 NaHCO₃ 胁迫对萱草金娃娃叶片 F_m 的影响

2.3 不同浓度 NaCl 和 NaHCO₃ 胁迫对萱草金娃娃叶片 F_v/F_m 、Y 的影响

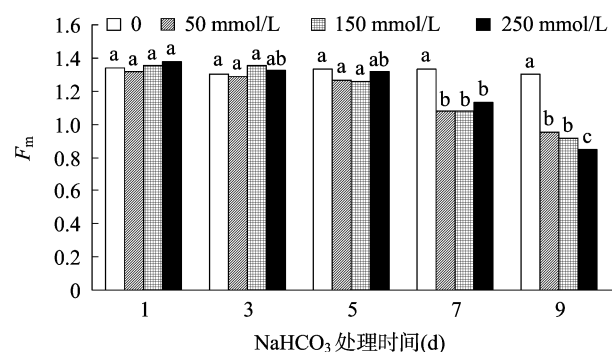
2.3.1 不同浓度 NaCl 和 NaHCO₃ 胁迫下萱草金娃娃叶片最大光化学效率 (F_v/F_m) 的影响

由图 3 可知,无论是在中性盐还是碱性盐的胁迫处理下,随

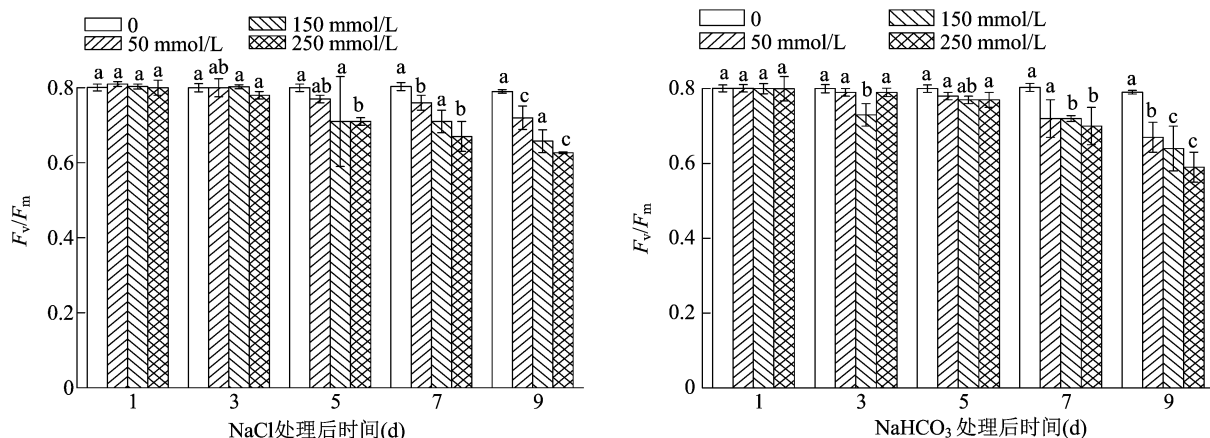
金娃娃叶片初始荧光产量 (F_o) 的影响 F_o 可以反映逆境胁迫对植物叶片 PS II 永久性伤害的程度。由图 1 可知,无论是在中性盐还是碱性盐的胁迫下,随着盐浓度的升高, F_o 都呈现上升趋势,且胁迫处理时间越长,升高幅度越大,即表明萱草叶片的 PS II 永久性伤害的程度越大。在盐胁迫处理 9 d 后,随着盐浓度的升高,中性盐处理的萱草植株 F_o 分别上升了 9.62%、13.28%、16.93%,碱性盐处理的植株 F_o 分别上升了 9.62%、16.93%、27.89%。2 种盐胁迫结果表明,碱性盐胁迫对萱草叶片 PS II 的永久伤害程度要明显大于中性盐胁迫。



盐在处理 5 d 后出现显著下降;碱性盐在处理 7 d 后开始出现显著的下降。在盐处理 9 d 后,随着盐浓度的升高,中性盐处理的萱草植株 F_m 分别下降了 17.65%、31.10%、34.50%,碱性盐处理的萱草植株 F_m 分别下降了 27.20%、29.88%、35.06%。2 种盐胁迫结果表明,碱性盐胁迫对 PS II 的最大电子传递潜力的抑制程度要明显大于中性盐胁迫。

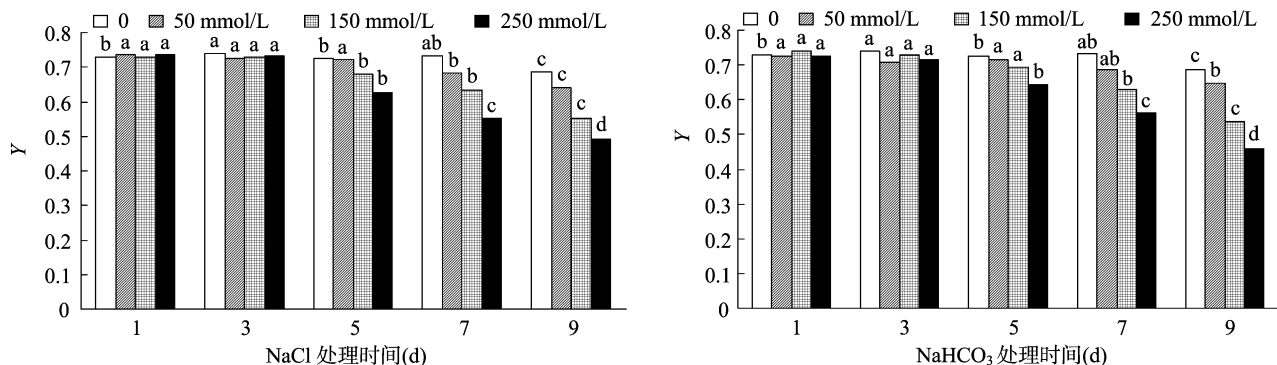


着盐浓度的升高, F_v/F_m 呈下降趋势,且胁迫处理时间越长,降低幅度越大。在盐胁迫处理 9 d 后,随着盐浓度的升高,中性盐处理的萱草植株 F_v/F_m 分别下降了 8.89%、16.81%、20.72%,碱性盐处理的萱草植株 F_v/F_m 分别下降了 15.22%、19.02%、25.34%。

图3 不同浓度 NaCl 和 NaHCO₃ 胁迫对萱草金娃娃叶片 F_v/F_m 的影响

2 种盐胁迫相比,碱性盐对萱草的胁迫伤害程度明显大于中性盐。

2.3.2 不同浓度 NaCl 和 NaHCO₃ 胁迫对萱草金娃娃叶片 PS II 实际光合量子产量 (Y) 的影响 由图 4 可知,无论中性盐还是碱性盐,与对照 (CK) 相比, Y 均有下降,且随处理时间的延长,降低幅度逐渐增

图4 不同浓度 NaCl 和 NaHCO₃ 胁迫对萱草金娃娃叶片 Y 的影响

2.4 不同浓度 NaCl 和 NaHCO₃ 胁迫对萱草金娃娃叶片非光化学淬灭 (NPQ) 的影响

由图 5 可知,与对照 (CK) 相比,中性盐胁迫处理后,从处理 7 d 后开始 NPQ 呈显著上升趋势,表明植株逐渐将光能转化为热能散失掉。在处理 9 d 后,随着盐浓度升高,中性盐处理的植株 NPQ 分别上升了 11.92%、29.02%、32.12%;与对照相比,50 mmol/L 碱性盐处理的植株 NPQ 下降了 38.46%,150 mmol/L 碱性盐处理的植株 NPQ 上升了 23.07%。2 种盐胁迫结果表明,碱性盐胁迫对萱草的 PS II 系统伤害更大,不易将光能转化为热能耗散出体外。

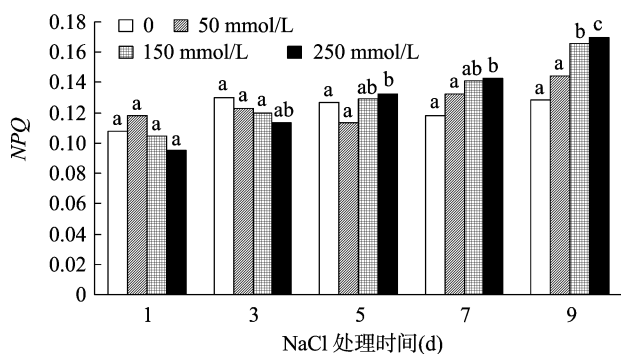
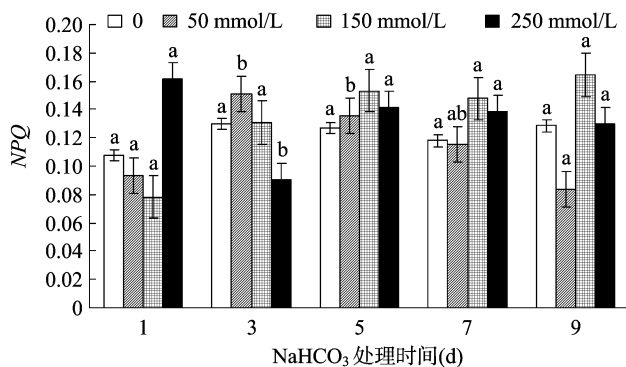
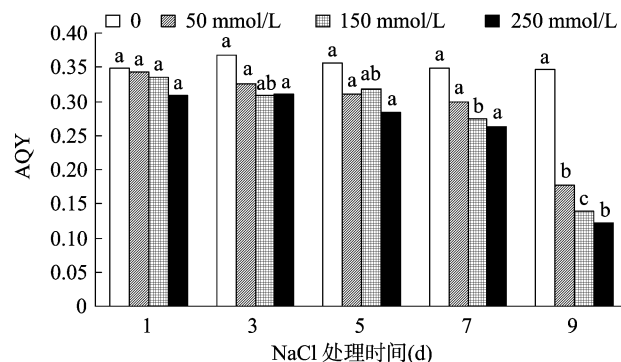
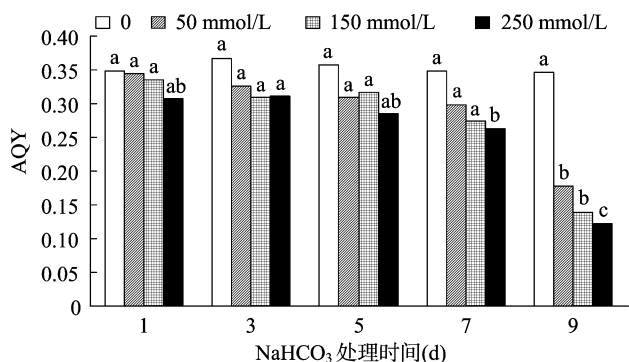
2.5 不同浓度 NaCl 和 NaHCO₃ 胁迫对萱草金娃娃叶片光响应曲线的影响

2.5.1 不同浓度 NaCl 和 NaHCO₃ 胁迫对萱草金娃

大;盐浓度越高,胁迫效果越显著。在处理 9 d 后,随着盐浓度的升高,中性盐处理的植株 Y 分别下降了 6.55%、19.71%、28.54%,碱性盐处理的植株 Y 分别下降了 5.68%、21.75%、33.01%。2 种盐胁迫结果表明,碱性盐对萱草金娃娃 PS II 反应中心产生的损伤更为明显。

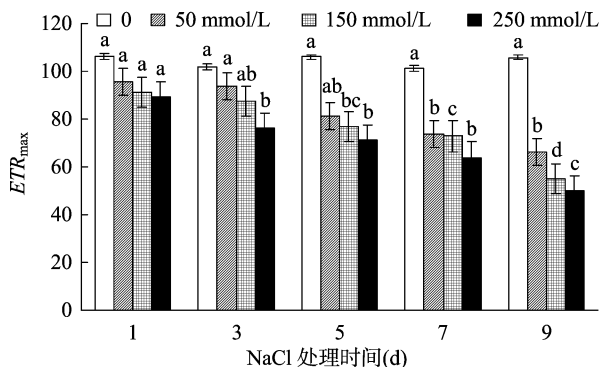
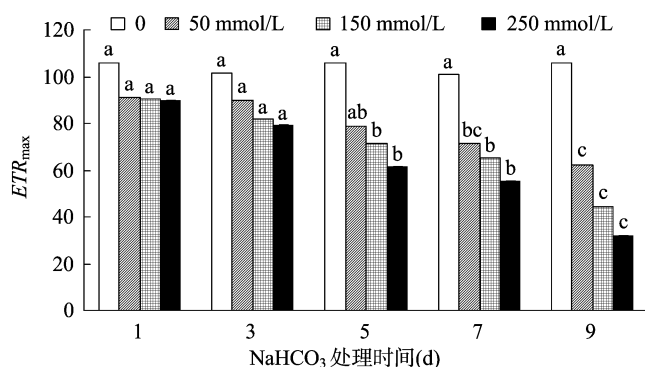
娃叶片表观量子效率 (AQY) 的影响 AQY 表示光响应曲线的初始斜率,反映了叶片对光能,特别是对弱光的利用效率。由图 6 可知,无论是在中性盐还是碱性盐的胁迫处理下,随着盐浓度的升高,表观量子效率呈下降趋势,且处理时间越长,降低幅度越大。在盐处理 9 d 后,随着盐浓度升高,中性盐处理的植株表观量子效率分别下降了 48.70%、59.75%、64.84%,碱性盐处理的植株表观量子效率分别下降了 60.04%、65.03%、68.49%。2 种盐胁迫处理结果表明,相较于中性盐,碱性盐处理显著削弱了植株对弱光的利用效率。

2.5.2 不同浓度 NaCl 和 NaHCO₃ 胁迫对萱草金娃娃叶片最大电子传递速率 (ETR_{max}) 的影响 ETR_{max} 是不存在光抑制时的最大光合速率,即潜在的最大相对电子传递速率,代表叶片光合特性所能达到的

图5 不同浓度 NaCl 和 NaHCO₃ 胁迫对萱草金娃娃叶片 NPQ 的影响图5 不同浓度 NaCl 和 NaHCO₃ 胁迫对萱草金娃娃叶片 NPQ 的影响图6 不同浓度 NaCl 和 NaHCO₃ 胁迫对萱草金娃娃叶片 AQY 的影响图6 不同浓度 NaCl 和 NaHCO₃ 胁迫对萱草金娃娃叶片 AQY 的影响

最大能力。由图 7 可知,无论是在中性盐还是碱性盐的胁迫处理下,随着盐浓度的升高,最大电子传递速率均呈下降趋势,并且盐处理时间越长,降低幅度越大。在盐胁迫处理 9 d 后,随着盐浓度升高,中性盐处理的植株最大电子传递速率分别下降了

37.51%、47.91%、52.91%,碱性盐处理的植株最大电子传递速率分别下降了 41.39%、58.02%、69.48%。2 种盐相比,碱性盐处理对植株最大光合效率抑制效果更明显。

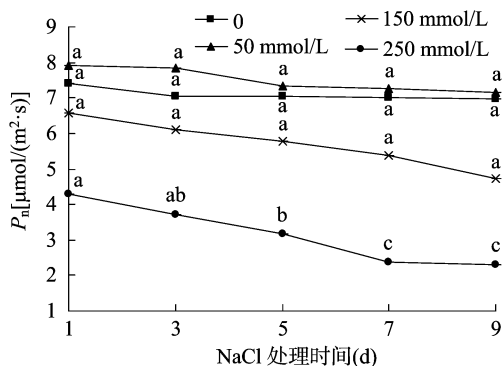
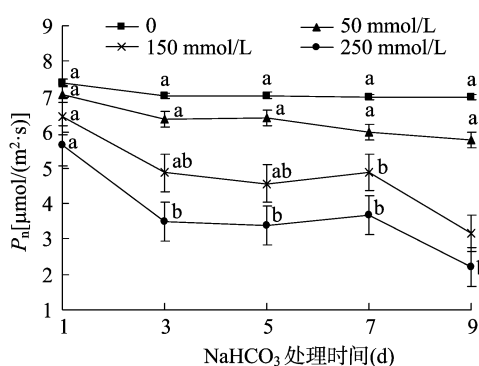
图7 不同浓度 NaCl 和 NaHCO₃ 胁迫对萱草金娃娃叶片 ETR_{max} 的影响

2.6 不同浓度 NaCl 和 NaHCO₃ 胁迫对萱草金娃娃叶片光合特性的影响

2.6.1 不同浓度 NaCl 和 NaHCO₃ 胁迫对萱草金娃娃叶片净光合速率(P_n)的影响

净光合速率可直接体现出植株光合系统功能,也是植株光合系统正常运作与否的衡量指标。由图 8 可知,与对照(CK)相比,碱性盐处理的植株的净光合速率随着盐处理浓度的增加、处理时间的延长而下降;中性盐

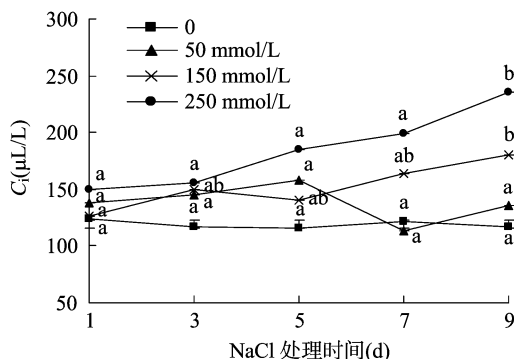
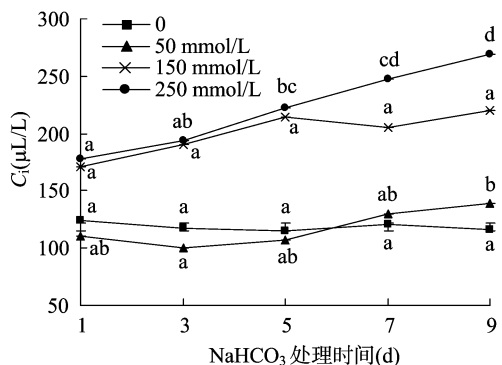
50 mmol/L 处理的净光合速率略高于对照,萱草植株净光合速率上升了 2.72%,150 mmol/L 和 250 mmol/L 处理的植株则明显低于对照处理。在盐处理 9 d 后,随着盐浓度升高,中性盐 150 mmol/L 和 250 mmol/L 处理的植株净光合速率分别下降了 42.91% 和 72.38%,碱性盐 50、150、250 mmol/L 处理的植株净光合速率分别下降了 29.99%、61.84%、73.35%。2 种盐胁迫结果表明,

图8 不同浓度 NaCl 和 NaHCO₃ 胁迫对萱草金娃娃叶片净光合速率(P_n)的影响

经碱性盐胁迫处理后的萱草叶片净光合速率受到的抑制程度明显大于中性盐胁迫处理。

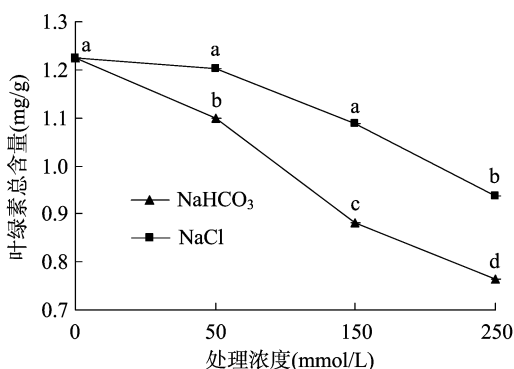
2.6.2 不同浓度 NaCl 和 NaHCO₃ 胁迫对萱草金娃娃叶片细胞间 CO₂ 浓度(C_i)的影响 植株叶片细胞间 CO₂ 浓度是影响植物光合特性的另一个重要因素,它为光合特性提供直接的碳合来源。由图 9 可知,随着处理时间的延长,叶片叶肉细胞间 CO₂ 浓度普遍呈现上升趋势。与对照(CK)相比,中性盐 250 mmol/L 处理的 C_i 之间存在显著性差异;碱性

盐处理后的植株 150 mmol/L 和 250 mmol/L 与对照(CK)间存在显著性差异。在盐处理 9 d 后,随着盐浓度升高,中性盐处理的植株叶片细胞间 CO₂ 浓度分别上升了 16.59%、54.38%、101.54%,碱性盐处理的植株叶片细胞间 CO₂ 浓度分别上升了 16.16%、88.47%、130.40%。2 种盐比较,经碱性盐处理后的植株叶片细胞间 CO₂ 浓度上升程度明显大于中性盐处理。

图9 不同浓度 NaCl 和 NaHCO₃ 胁迫对萱草金娃娃叶片细胞间 CO₂ 浓度(C_i)的影响

2.7 不同浓度 NaCl 和 NaHCO₃ 胁迫对萱草金娃娃叶片叶绿素总含量的影响

叶绿素总含量降低的多少反映了叶绿体的损伤程度,叶绿素含量越低,植物所受的胁迫伤害越严重。由图 10 可知,无论是中性盐还是碱性盐,萱草叶片叶绿素总含量均呈现出下降的趋势。与对照(CK)相比,盐浓度为 250 mmol/L 胁迫处理后,中性盐胁迫萱草叶片叶绿素总量下降了 23.39%,碱性盐胁迫下叶绿素总量下降了 37.66%。由 2 种盐胁迫结果可知,碱性盐对萱草的胁迫伤害更明显。

图10 不同浓度 NaCl 和 NaHCO₃ 胁迫对萱草金娃娃叶片叶绿素总含量的影响

3 讨论

盐胁迫严重影响了植物的生长和发育^[7]。植物叶片光合作用是植物生长发育的重要基础^[8]。而

叶绿素是植物光合作用光能捕获的物质基础,包括叶绿素 a 和叶绿素 b,植物叶片叶绿素含量可以作为衡量植物抗逆性强弱的生理指标。在盐胁迫处

理下,大多数植物的叶绿素含量降低,一方面可能是盐胁迫导致叶绿体色素合成酶活性的降低,叶绿素合成受阻;另一方面可能是盐胁迫引发植物叶绿体功能的紊乱,叶绿体形态结构受损,从而导致叶片内叶绿素含量下降^[9]。本研究中,随着盐处理浓度的增加,叶绿素总含量逐渐降低,说明盐胁迫导致萱草金娃娃叶片的色素组成发生了变化。无论是中性盐还是碱性盐胁迫,随着盐浓度的增加,萱草叶片叶绿素含量均显著下降,可能是高盐胁迫导致萱草叶片叶绿体结构受损引起的。该结果与前人有关高粱^[10]和棉花^[11]的研究结果一致。叶绿素含量降幅的不同表明不同种类盐胁迫引起光合作用受影响程度也存在差异。相比中性盐,碱性盐胁迫导致叶绿素总含量下降的幅度更明显,说明碱性盐胁迫使萱草金娃娃叶绿体结构受损程度更加严重,而叶绿素含量的降低可能直接影响萱草光合作用的正常进行。

高盐胁迫处理可以显著降低植物的光合作用^[12]。前人研究表明,植物光合作用受到伤害的最初部位是和 PS II 紧密相关的,盐胁迫会导致植物叶绿体光合结构的损坏,从而降低 PS II 原始光能转换效率,抑制 PS II 潜在活性^[13]。原初荧光产量(F_o)的提高是 PS II 反应中心可逆失活或不可逆的结果^[14],可以反映逆境胁迫对植物叶片 PS II 永久性伤害的程度。 F_v/F_m 可以反映出完整植物叶片潜在的最大光能转化效率,用于度量 PS II 原初光能的转化效率^[15-16]。许多研究结果显示,盐胁迫可以导致植物叶片 F_m 、 F_v/F_m 下降,同时引起 F_o 上升^[17-19],本试验也获得了相同的研究结果。盐胁迫对萱草金娃娃叶片光合作用的光化学特性,特别是对光系统 II 的活性,有明显抑制作用,并且这种抑制作用与盐浓度和盐种类紧密相关。随着盐浓度的增加, F_m 、 F_v/F_m 均下降,说明萱草叶片发生了光抑制,而同时 F_o 上升,表明 PS II 受到破坏,这在前人的研究中^[20-21]也得以证实。同时相比中性盐,碱性盐胁迫使萱草叶片发生的光抑制程度更剧烈。

非光化学淬灭系数(NPQ)代表 PS II 天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的部分^[22]。本研究中,萱草叶片 NPQ 均随盐胁迫浓度的提高和盐胁迫时间的延长而逐渐上升,表明盐胁迫削弱了光能利用率,叶片受到光抑制后通过热耗散扩散的能量也逐渐增大^[23];且碱性盐胁迫增长幅度显著高于中性盐,说明盐胁迫导致

萱草叶片 PS II 的激发能分配方式改变,通过提高热耗散来消耗过多激发能来适应盐胁迫环境。这与齐永志等的研究结论^[24]一致。

由植物光合作用光响应曲线可估算很多重要的光合生理参数。表观量子效率(AQY)反映植物叶片在弱光下具有的吸收、转换和利用光能的能力^[25-26],光合作用光抑制的一个显著特征就是表观量子效率的下降^[14]。本研究中,在盐处理 9 d 后,随着盐浓度升高,中性盐和碱性盐胁迫处理的植株表观量子效率都显著下降,相较于中性盐,碱性盐处理更明显地削弱了萱草叶片对弱光的利用效率。

净光合速率(P_n)可直接体现出植株光合系统功能,也是植株光合系统正常运作与否的衡量指标^[27]。植株叶片 C_i 浓度是影响植物光合特性的另一个重要因素,它为光合特性提供直接的碳合成来源。本研究中,无论是中性盐还是碱性盐胁迫,随着盐胁迫浓度的升高和胁迫时间的延长,萱草叶片的净光合速率均下降, C_i 上升且明显高于对照,这可能是因为高盐胁迫造成萱草细胞内大量盐离子的积累,从而破坏了叶绿体结构,导致叶片光合器官损伤,叶绿素含量下降,叶肉细胞光合活性降低,表明非气孔限制已经成为植物叶片光合速率降低的主要原因^[28-29]。

本研究中,高盐胁迫后,萱草叶片的 F_m 、 F_v/F_m 、 Y 、ETR 和 AQY 都大幅下降,而 F_o 和 NPQ 急剧升高,说明高盐胁迫导致了萱草叶片光合功能下降,PS II 反应中心失活,虽然也以非光化学淬灭的方式耗散掉部分过剩激发能(NPQ 显著升高),但由于盐浓度过高或胁迫时间延长,萱草叶片防御体系遭到破坏,从而导致光合机构受到严重伤害。这与前人研究结果^[30-31]相一致。

盐胁迫下,萱草金娃娃的生长明显受到了抑制,且 NaHCO_3 对萱草幼苗影响明显大于 NaCl 的影响,这与前人的研究结果^[32-33]一致。中性盐和碱性盐对植物伤害的共同特点是 Na^+ 的积累改变了植物叶片细胞中正常的离子平衡,不同的是碱性盐胁迫除了离子平衡被破坏,高 pH 值还会破坏植物叶片细胞微环境下的酸碱平衡,即碱性盐胁迫对植物叶肉细胞有更强的伤害作用^[34]。

本研究结果表明,盐胁迫下,萱草金娃娃叶片的光合特性受到抑制:一方面是非气孔限制因素,即叶绿素含量降低,进而导致光合特性受到抑制;另一方面是叶肉细胞光合性能的下降导致萱草净

光合速率的降低。盐胁迫引起萱草光合特性和叶绿素荧光参数的变化与盐种类及盐浓度密切相关,高盐胁迫显著抑制萱草金娃娃的光合能力,且 NaHCO_3 对萱草幼苗影响明显大于 NaCl 。

参考文献:

- [1] 朱会娟,王瑞刚,陈少良,等. NaCl 胁迫下胡杨 (*Populus euphratica*) 和群众杨 (*P. popularis*) 抗氧化能力及耐盐性[J]. 生态学报,2007,27(10):4113–4121.
- [2] 孟凡娟,王秋玉,王建中,等. 四倍体刺槐的抗盐性[J]. 植物生态学报,2008,32(3):654–663.
- [3] 葛江丽,石雷,谷卫彬,等. 盐胁迫条件下甜高粱幼苗的光合特性及光系统 II 功能调节[J]. 作物学报,2007,33(8):1272–1278.
- [4] 周盛茂,张立峰,王伟婧. 华北寒旱区金娃娃萱草的光合特性研究[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2014,42(11):75–80,86.
- [5] 陈梅,唐运来. 高温胁迫下莧菜的叶绿素荧光特性[J]. 生态学杂志,2013,32(7):1813–1818.
- [6] 沈娟,李谦盛,倪迪安. 两种大吴风草的耐荫特性研究[J]. 植物生理学报,2014,50(7):967–972.
- [7] Zhu J K. Plant salt tolerance[J]. Trends in Plant Science,2001,6(2):66–71.
- [8] Qiu Z Y, Wang L H, Zhou Q, et al. Effects of bisphenol A on growth, photosynthesis and chlorophyll fluorescence in above-ground organs of soybean seedlings[J]. Chemosphere,2013,90(3):1274–1280.
- [9] 罗子敬,孙宇涵,卢楠,等. 杨树耐盐机制及转基因研究进展[J]. 核农学报,2017,31(3):482–492.
- [10] 孙璐,周宇飞,李丰先,等. 盐胁迫对高粱幼苗光合作用和荧光特性的影响[J]. 中国农业科学,2012,45(16):3265–3272.
- [11] 杨淑萍,危常州,梁永超. 盐胁迫对不同基因型海岛棉光合作用及荧光特性的影响[J]. 中国农业科学,2010,43(8):1585–1593.
- [12] Chaves M M, Flexas J, Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell[J]. Annals of Botany,2009,103(4):551–560.
- [13] Lu C M, Zhang J H. Effects of water stress on photosystem II photochemistry and its thermostability in wheat plants[J]. Journal of Experimental Botany,1999,50(336):1199–1206.
- [14] 许大全. 光合作用效率[J]. 植物生理学通讯,1985(5):1–7.
- [15] 惠红霞,许兴,李守明. 盐胁迫抑制枸杞光合作用的可能机理[J]. 生态学杂志,2004,23(1):5–9.
- [16] 李学孚,倪智敏,吴月燕,等. 盐胁迫对‘鄞红’葡萄光合特性及叶片细胞结构的影响[J]. 生态学报,2015,35(13):4436–4444.
- [17] Li G, Wan S W, Zhou J, et al. Leaf chlorophyll fluorescence, hyperspectral reflectance, pigments content, malondialdehyde and proline accumulation responses of castor bean (*Ricinus communis* L.) seedlings to salt stress levels[J]. Industrial Crops and Products,2010,31(1):13–19.
- [18] Athar H, Zafar Z U, Ashraf M. Glycinebetaine improved photosynthesis in canola under salt stress; evaluation of chlorophyll fluorescence parameters as potential indicators[J]. Journal of Agronomy and Crop Science,2015,201(6):428–442.
- [19] 孙德智,韩晓日,彭靖,等. 外源水杨酸对 NaCl 胁迫下番茄幼苗 PS II 光化学效率及光能分配利用的影响[J]. 园艺学报,2016,43(8):1482–1492.
- [20] 秦红艳,艾军,许培磊,等. 盐胁迫对山葡萄叶绿素荧光参数及超微结构的影响[J]. 西北植物学报,2013,33(6):1159–1164.
- [21] 余汉基,李鹏飞,薛立,等. 3 种园林植物响应盐胁迫的荧光特性[J]. 中南林业科技大学学报,2017,37(8):54–59.
- [22] 王荣富,张云华,钱立生,等. 超级杂交稻两优培九及其亲本的光氧化特性[J]. 应用生态学报,2003,14(8):1309–1312.
- [23] 谢阳娇,于晓南. 氯化钠胁迫对 11 种园林新优树种光合特性及叶绿素荧光参数的影响[C]// 中国观赏园艺研究进展 2017. 北京:中国园艺学会,2017:435–440.
- [24] 齐永志,甄文超. 对羟基苯甲酸胁迫对不同草莓品种光合作用及叶绿素荧光特性的影响[J]. 园艺学报,2016,43(6):1157–1166.
- [25] 李合生. 现代植物生理学[M]. 北京:高等教育出版社,2002.
- [26] Xia J B, Zhang G C, Zhang S Y, et al. Photosynthetic and water use characteristics in three natural secondary shrubs on Shell Islands, Shandong, China[J]. Plant Biosystems,2014,148(1):109–117.
- [27] 杨建军,张国斌,郁继华,等. 盐胁迫下内源 NO 对黄瓜幼苗活性氧代谢和光合特性的影响[J]. 中国农业科学,2017,50(19):3778–3788.
- [28] 杨全勇,王秀峰,韩宇睿,等. 亚适温和硝酸盐胁迫对黄瓜幼苗生长及镁吸收的影响[J]. 应用生态学报,2015,26(5):1343–1350.
- [29] 郑州元,林海荣,崔辉梅. 外源硫化氢对盐胁迫下加工番茄幼苗光和参数及叶绿素荧光特性的影响[J]. 核农学报,2017,31(7):1426–1435.
- [30] 孙胜楠,王强,孙晨晨,等. 黄瓜幼苗光合作用对高温胁迫的响应与适应[J]. 应用生态学报,2017,28(5):1603–1610.
- [31] 乔梅梅,刘翔,罗龙,等. 黑果枸杞叶绿素荧光参数日变化研究[J]. 北方园艺,2017(12):167–173.
- [32] 张会慧,张秀丽,李鑫,等. NaCl 和 Na_2CO_3 胁迫对桑树幼苗生长和光合特性的影响[J]. 应用生态学报,2012,23(3):625–631.
- [33] 齐延巧,廖康,孙静芳,等. NaCl 和 Na_2CO_3 胁迫对枸杞幼苗生长和光合特性的影响[J]. 经济林研究,2017,35(3):70–78,84.
- [34] 王东明,贾媛,崔继哲. 盐胁迫对植物的影响及植物盐适应性研究进展[J]. 中国农学通报,2009,25(4):124–128.