

NaCl 胁迫对高丛越橘幼苗生长和 光合生理特性的影响

乌凤章

(大连大学 现代农业研究院, 辽宁大连 116622)

摘要:以 2 年生北高丛越橘‘蓝丰’幼苗为材料,采用温室盆栽法研究了不同浓度(0、50、100、150 和 200 mmol · L⁻¹)NaCl 胁迫处理 50 d 对其生长、光合作用和叶绿素荧光特性的影响,以鉴定高丛越橘的耐盐性,为盐碱地区的越橘引种、栽培提供理论依据。结果显示:(1)越橘幼苗地上部鲜质量和地下部鲜质量在 50 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下与对照无显著差异,当超过 100 mmol · L⁻¹ NaCl 时均显著降低;地上部干质量、地下部干质量、总干质量在低于 100 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下与对照无显著差异,当超过 150 mmol · L⁻¹ NaCl 时均显著降低;在不同浓度 NaCl 处理下,根冠比与对照均无明显差异。(2)越橘幼苗叶片 Chl a、Chl b 和总 Chl 含量在低于 100 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下与对照无显著差异,当超过 150 mmol · L⁻¹ NaCl 时均明显降低。(3)越橘叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)和气孔导度(G_s)在 50 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下与对照无显著差异,在超过 100 mmol · L⁻¹ NaCl 时均明显下降;在 200 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下胞间 CO₂ 浓度(C_i)、气孔限制值(L_s)明显下降;不同浓度 NaCl 处理下水分利用效率(WUE)无明显差异;(4)暗适应下最大荧光(F_m)、最大光化学效率(F_v/F_m)、潜在光化学效率(F_v/F_0)、PS II 光量子产量(Φ_{PSII})、光合电子传递速率(ETR)、光化学猝灭系数(q_p)在低于 150 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下与对照无显著差异,在 200 mmol · L⁻¹ NaCl 时均明显下降。研究表明,越橘幼苗具有一定的耐盐能力,能够忍受 100 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫,但在高 NaCl 浓度胁迫下,气孔限制因素是导致 P_n 下降的主要原因,此外叶片光合机构受损、叶绿素含量显著减少以及光合电子传递受阻而产生的光抑制,也会导致 P_n 的下降和生物量的降低。

关键词:越橘;NaCl 胁迫;生物量;光合生理;叶绿素荧光

中图分类号:Q945.79

文献标志码:A

Impacts of NaCl Stress on the Growth and Photosynthetic Physiological Characteristics of Highbush Blueberry Seedling

WU Fengzhang

(Modern Agriculture Research Academy of Dalian University, Dalian, Liaoning 116622, China)

Abstract: In order to clarify the effects of different concentrations of NaCl stress on the biomass, photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of blueberry seedling, this paper performed 50 d simulated NaCl stress pot experiment at the four salinity gradients of 50 mmol · L⁻¹, 100 mmol · L⁻¹, 150 mmol · L⁻¹ and 200 mmol · L⁻¹, using 2-year-old *Vaccinium corymbosum* L. ‘Bluecrop’ seedlings as the materials and using the seedlings without NaCl stress as the control(CK). The results showed that:(1)the aboveground fresh mass and belowground of blueberry seedling were no difference with the control when the NaCl concentration was 50 mmol · L⁻¹, but were significantly decreased when the NaCl concentration was greater than 100 mmol · L⁻¹; the aboveground biomass, belowground biomass and total biomass of

收稿日期: 2015-07-16; 修改稿收到日期: 2015-10-09

基金项目: 辽宁省教育厅科学技术研究项目(L2014497); 辽宁省科技攻关及成果产业化项目(2013204001)

作者简介: 乌凤章(1965—), 男, 博士, 副教授, 主要从事植物逆境生理生态研究。E-mail: wufz1965@126.com

blueberry seedling were no difference with the control when the NaCl concentration was below $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, but were significantly decreased when the NaCl concentration was greater than $150 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$; (2) When the NaCl concentration was greater than $150 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, the Chl a, Chl b and Chl contents in leaves of blueberry seedling were significantly reduced; (3) The net photosynthetic rates (P_n), transpiration rate (T_r), and stomatal conductance (G_s) in leaves of blueberry seedling were no difference with the control when the NaCl concentration was $50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, but were significantly decreased when the NaCl concentration was greater than $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$. The intercellular CO_2 concentration (C_i) and stomatal limiting value (L_s) were significantly decreased under NaCl stress at $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$; (4) Dark-adapted maximum fluorescence (F_m), maximum photochemical efficiency (F_v/F_m), potential photochemical efficiency (F_v/F_0), PS II quantum yield (Φ_{PSII}), photosynthetic electron transport rate (ET) and photochemical quenching coefficient (q_p) were no difference with the control when the NaCl concentration was below $150 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, but were significantly decreased when the NaCl concentration reached $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$. These results showed that blueberry seedling had a certain ability to adapt NaCl stress, which could withstand $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl concentration, while the decrease of P_n under high NaCl concentrations was due to both stomatal and non-stomatal factors. High concentration of NaCl treatments caused certain damage to photosynthetic systems. The contents of chlorophyll were significantly reduced. The reduction in electron transport flow induced photoinhibition, ultimately reducing the photosynthetic rate and the decline in biomass.

Key words: blueberry; NaCl stresses; biomass; photosynthetic physiology; chlorophyll fluorescence

合理改良和利用盐渍土种植经济植物是提高土地利用效率,增加经济效益,发展农村经济的重要途径^[1]。目前,中国盐渍土总面积约 $3\,600 \text{ 万 hm}^2$,占全国可利用土地面积的 4.88% ,其中耕地中盐渍化面积达到 920.9 万 hm^2 ,占全国耕地面积 6.62% ^[2]。主要分布在西北、华北、东北和沿海地区^[3]。由于全球气候变暖和环境恶化,以及人为的不合理耕作,盐碱地面积呈逐年扩大的趋势。随着工业发展、耕地面积缩小,盐碱土作为一个重要的土地后备资源而受到重视。因而探索盐胁迫对经济植物的影响,研究其耐盐机制,选育和开发耐盐经济植物,不仅可以提高经济植物产量,还能更加合理有效地利用受到盐胁迫影响的有限耕地,具有重要的研究意义和应用价值^[4]。

越橘又名蓝莓,为杜鹃花科(Ericaceae)越橘属(*Vaccinium*)植物,果实中的花色苷具有抗氧化、清除自由基、抗癌和改善视力等生物活性,具有巨大的保健功能。近年来,随着对其营养价值的认识加深,许多国家开始商业栽培,全球越橘产品市场消费量逐年提高。中国自 20 世纪 80 年代开始引种,到 2014 年底,累计种植越橘面积达 $26\,000 \text{ hm}^2$ 。发展越橘产业已成为中国许多地区调整农业结构、繁荣农村经济和增加农民收入的重要措施之一。近年来,国内外有关越橘抗旱、抗寒及对土壤 pH 适应性等开展了许多研究^[5],但有关越橘耐盐性的研究很少。据 Barrett^[6] 调查,高丛越橘具有一定的耐盐

性。Berkheimer 等^[7] 研究认为在美国密歇根州南部,施用道路除冰盐是引起路旁种植的高丛越橘树梢枯死,花芽死亡,产量减少的原因。Wright 等^[8] 研究表明,灌溉水中含有 100 mmol/L 氯化钠对兔眼越橘‘梯芙兰’地上部和根系干重有较大影响,对南高丛越橘‘夏普兰’的影响更大。总之,仅见少量盐胁迫对越橘幼苗生长发育影响的研究报道,有关盐胁迫对越橘光合生理特性的影响尚不清楚。因此,本研究以 2 年生越橘盆栽幼苗为试验材料,研究不同浓度 NaCl 对越橘幼苗生物量、叶绿素含量、光合作用与叶绿素荧光动力学的影响,初步鉴定高丛越橘的耐盐性,为盐碱地地区越橘引种、栽培提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料

试验材料来源于大连森茂现代农业有限公司越橘基地,2 年生北高丛越橘‘蓝丰’(*Vaccinium corymbosum* L. ‘Bluecrop’)扦插苗,苗平均高为 43.3 cm 。

1.2 方法

1.2.1 盐胁迫试验设计 试验在大连大学农业试验基地温室内进行。将越橘幼苗栽植于花盆(上口径 29.5 cm ,下口径 21.5 cm ,高 24.0 cm)中,每盆 1 株。栽培基质为草炭土:园土 = $1:1$,pH 5.5 。2014 年 7 月 12 日开始进行盐胁迫试验,设盐(NaCl)浓度分别为 0(CK,对照)、50、100、150 和

200 mmol · L⁻¹, 共 4 个处理, 每处理 15 株, 3 次重复。每隔 4~5 d 施相同浓度的 NaCl 溶液, 每盆 500 mL, 共施 10 次, 一共 5 L。试验期间在试验盆底放置托盘, 将渗出溶液回倒至土壤中, 以防止水分和盐分的流失。盐胁迫处理 50 d 后测定各生理指标, 取样, 测定地上和根系生物量。

1.2.2 测定项目和方法 生物量测定: 取样后将植株根、茎、叶分开, 于 105 °C 杀青 30 min, 之后在 75 °C 下烘至恒重, 称得干重, 并根据公式计算相对干质量和根冠比, 公式如下:

根冠比 = 根干重 / 地上部干重

叶绿素含量的测定: 叶绿素 (Chl) 含量采用丙酮比色法测定^[9], 用国产 TU-1901 双光束紫外可见分光光度计 (中国, 普析) 测定叶绿素 a (Chl a)、叶绿素 b (Chl b) 含量, 单位均为 mg · g⁻¹, 并计算总叶绿素含量 Chl = Chl a + Chl b 和 Chl a/Chl b 值。

叶片光合生理指标的测定: 用 Li-6400-XT 便携式光合测定系统 (Li-COR Lincoln, USA) 连体测定。测定时段为当天 9:00~11:00, 此时光量子通量密度 (PFD) 为 (1 000 ± 113) μmol · m⁻² · s⁻¹, 大气中 CO₂ 浓度 (C_a) 为 (400.3 ± 3.7) μmol · mol⁻¹, 大气温度 (t) 为 (26.0 ± 1.9) °C, 相对湿度 (RH) 为 (30.7 ± 6.0) %。测定指标包括叶片净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (T_r)、气孔导度 (G_s) 和胞间 CO₂ 浓度 (C_i) 等。叶片水分利用效率 (WUE) 和气孔限制值 (L_s) 的计算公式为:

$$WUE = P_n / T_r^{[10]}$$

$$L_s = 1 - C_i / C_a^{[11]}$$

测定时, 每个处理随机选取 3 株, 在每株苗木的中部随机选取 3 片健康叶片进行测量。

叶绿素荧光参数测定: 不同浓度盐处理的越橘幼苗经过一个夜晚暗适应后, 第 2 天早上 4:00 用 Li-6400-XT 光合测定系统仪 (带 LCF 荧光探头) 测

定最小初始荧光 F₀、最大荧光 F_m 和可变荧光 (F_v) 等, 光适应后的最小荧光 (F₀')、最大荧光 (F_m')、稳态荧光 (F') 和可变荧光 (F_v')。PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m)、电子传递效率 (ETR)、PS II 光量子产量 (Φ_{PSII})、光化学猝灭系数 (q_p) 等由仪器自动给出, 非光化学猝灭系数 (NPQ) 计算公式为: NPQ = F_m' / F_m' - 1^[12]。

1.3 数据处理方法

所有数据均采用 SPSS 22.0 软件进行数据方差分析、显著差异性检验及相关分析。

2 结果与分析

2.1 NaCl 胁迫对越橘幼苗生物量和根冠比的影响

由表 1 可知, 越橘幼苗地上部鲜质量、地下部鲜质量在 50 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下与对照无显著差异; 当 NaCl 浓度超过 100 mmol · L⁻¹ 时, 与对照有显著差异 (P < 0.05); 随着 NaCl 浓度增大, 下降幅度更大, 当 NaCl 浓度为 200 mmol · L⁻¹ 时, 分别比对照下降了 69.6% 和 66.0%。地上部干质量、地下部干质量和总干质量在 NaCl 浓度为 150 mmol · L⁻¹ 时, 分别比对照显著下降了 40.4%、57.6% 和 46.18%; 当 NaCl 浓度为 200 mmol · L⁻¹ 时, 分别比对照显著下降了 57.4%、67.6% 和 60.2%, 此外, 观察到此时植株叶片几乎全部脱落, 但植株未死亡。

根冠比反映了植物在逆境条件下的生物量分配策略。因为植物不同部位对盐分的敏感性不同, 而导致生物量分配的变化^[13]。从表 1 可以看出, 不同浓度 NaCl 处理下越橘的根冠比与对照无明显差异, 这说明 NaCl 胁迫对越橘幼苗地上部分和地下部分生物量的影响程度相近。

2.2 NaCl 胁迫对越橘幼苗叶片叶绿素含量的影响

由表 2 可以看出, 在 50 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下越橘幼苗叶片中叶绿素 a (Chl a) 含量明显高于对

表 1 不同浓度 NaCl 胁迫对越橘幼苗生长的影响

Table 1 Effects of salt stress on the growth of blueberry seedlings

NaCl 浓度 NaCl concentration (mmol · L ⁻¹)	单株地上部鲜质量 Aboveground fresh mass per plant/g	单株地上部干重 Aboveground dry mass per plant/g	单株地下部鲜质量 Underground fresh mass per plant/g	单株地下部干质量 Underground dry mass per plant/g	单株总干质量 Total dry mass per plant/g	根冠比 Root shoot ratio
CK	19.62 ± 1.17a	7.45 ± 0.69a	7.59 ± 0.86a	2.88 ± 0.43a	10.33 ± 0.84a	0.39 ± 0.07a
50	17.15 ± 1.11a	6.72 ± 0.55a	7.59 ± 0.80a	2.80 ± 0.42a	9.52 ± 0.70a	0.42 ± 0.07a
100	13.11 ± 1.08b	6.24 ± 0.51a	4.59 ± 0.38b	1.65 ± 0.14a	7.89 ± 0.52ab	0.27 ± 0.03a
150	8.43 ± 1.23c	4.44 ± 0.50b	2.67 ± 0.32c	1.12 ± 0.13b	5.56 ± 0.58bc	0.25 ± 0.03a
200	5.97 ± 0.70c	3.17 ± 0.32b	2.58 ± 0.25c	0.93 ± 0.09b	4.11 ± 0.38c	0.29 ± 0.03a

注: 同列不同字母表示处理间差异显著 (P < 0.05); 下表同。

Note: Different normal letters in each column mean significant difference at 0.05 level. The same as below.

照,在 150 和 200 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下分别比对照明显下降了 17.3%和 26.0%;叶绿素 b(Chl b)、总叶绿素(Chl)含量均随 NaCl 浓度的增大而明显下降,在 150 和 200 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下,Chl b 含量较对照分别下降了 25.5%、41.2%,Chl 含量分别比对照下降了 20.0%、30.3%。Chl a/Chl b 在不同浓度 NaCl 处理下均比对照明显升高,但在低于 100 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下明显高于超过 150 mmol · L⁻¹ NaCl 处理下的比值。相关性分析表明,越橘幼苗净光合速率与叶绿素含量呈极显著正相关,与 Chl b 呈显著正相关,这说明 Chl 和 Chl b 含量降低可能是导致净光合速率下降的原因之一。

2.3 NaCl 胁迫对越橘幼苗光合作用参数的影响

净光合速率(P_n)直接体现了光合系统的功能,也是判断植株光合系统正常与否的指标^[15]。从表 3 可以看出,除 50 mmol · L⁻¹ NaCl 处理外,其余处理的越橘幼苗净光合速率明显低于对照,而且不同处理间差异显著。

除 50 mmol · L⁻¹ NaCl 处理外,其余处理的越橘幼苗的气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)均明显低于对照,这与 P_n 的变化趋势一致,但不同处理间差别不大。其中在 200 和 150 mmol · L⁻¹ 的 NaCl 处理下 G_s 分别比对照下降了 82.6%和 73.9%, T_r 分别比对照下降了 78.4%和 66.2%(表 3)。

叶片细胞间隙 CO₂ 浓度(C_i)为光合作用提供直接的合成碳源^[14],也是影响植物光合作用的另一个

重要因素。从表 3 可以看出,除 50 mmol · L⁻¹ 处理的叶片叶肉细胞间 CO₂ 浓度比对照略高外,其余处理均随着 NaCl 处理浓度的增加而下降,但仅 200 mmol · L⁻¹ NaCl 处理与对照之间差异显著。

气孔限制值(L_s)表示气孔对光合作用的影响程度。从表 3 可以看出,随着 NaCl 浓度的增加, L_s 表现出增加的趋势,但仅 NaCl 浓度达到 200 mmol · L⁻¹ 时,与对照显著增加了 54.5%,其余各处理与对照之间差异均不显著。

植物水分利用效率(WUE)是光合和蒸腾特性的综合反应,WUE 高的植物叶片含水量高,持水强,用水节约,限制叶片水分散失,减轻对光合作用的抑制,提高植物抗逆性^[15]。不同浓度 NaCl 处理下,越橘幼苗叶片 WUE 表现为低盐浓度时先降低,然后升高,当 NaCl 浓度达到 200 mmol · L⁻¹ 时又降至对照水平(表 3)。但这种变化与对照相比不明显。

2.4 NaCl 胁迫对越橘幼苗叶片荧光参数的影响

2.4.1 NaCl 胁迫对越橘叶片叶绿素 a 荧光参数的影响 叶片初始荧光(F_0)的升高与 PS II 反应中心的 D1 蛋白的失活或降解有关,反映 PS II 反应中心的状况或者热能耗散的状况^[16]。从表 4 可以看出,随着 NaCl 浓度的升高, F_0 与对照相比略有升高,但差异不显著,表明 PS II 反应中心未受重大损伤。 F_m 为经过完全暗适应后所有 PS II 反应中心都关闭时的荧光强度,可反映经过 PS II 的电子传递情况。

表 2 不同浓度 NaCl 胁迫对越橘叶片叶绿素含量的影响
Table 2 Effects of salt stress on chlorophyll content in leaves of blueberry seedlings

NaCl 浓度 NaCl concentration /(mmol · L ⁻¹)	叶绿素 a Chl a/(mg · g ⁻¹)	叶绿素 b Chl b/(mg · g ⁻¹)	总叶绿素 Chl/(mg · g ⁻¹)	叶绿素 a/b Chl a/Chl b
CK	1.04±0.00b	0.51±0.01a	1.55±0.01a	2.04±0.02b
50	1.12±0.01a	0.40±0.01b	1.52±0.01b	2.79±0.04a
100	0.97±0.00b	0.35±0.00cd	1.32±0.01c	2.77±0.03a
150	0.86±0.01c	0.38±0.01bc	1.24±0.00d	2.23±0.04d
200	0.77±0.01d	0.30±0.01d	1.08±0.01e	2.53±0.04c

表 3 不同浓度 NaCl 胁迫对越橘叶片光合作用参数的影响
Table 3 Effects of salt stress on photosynthetic parameters in blueberry leaves

NaCl 浓度 NaCl concentration /(mmol · L ⁻¹)	净光合速率 P_n /($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	气孔导度 G_s /(mmol · m ⁻² · s ⁻¹)	胞间 CO ₂ 浓度 C_i /($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	蒸腾速率 T_r /(mmol · m ⁻² · s ⁻¹)	水分利用效率 WUE /($\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$)	气孔限制值 L_s /%
CK	10.62±0.91a	0.23±0.04a	311.99±6.46ab	2.19±0.29a	4.91±0.40a	0.22±0.03bc
50	8.89±0.43a	0.22±0.06a	319.59±14.95a	1.96±0.43a	4.53±1.22a	0.20±0.06c
100	5.40±0.69b	0.08±0.01b	277.09±13.56abc	0.90±0.09b	6.00±0.85a	0.31±0.06ab
150	4.85±0.45c	0.06±0.01b	275.14±20.97bc	0.74±0.15b	6.65±1.84a	0.31±0.09ab
200	3.16±0.76d	0.04±0.01b	264.23±7.06c	0.63±0.17b	5.01±0.72a	0.34±0.03a

表 4 不同浓度 NaCl 胁迫对越橘叶片 F_0 、 F_m 、 F_v/F_m 和 F_v/F_0 的影响
Table 4 Effect of salt stress on F_0 , F_m , F_v/F_m and F_v/F_0 in leaves of blueberry

NaCl 浓度 NaCl concentration/(mmol · L ⁻¹)	F_0	F_m	F_v/F_m	F_v/F_0
CK	215±6a	1 010±40a	0.79±0.01a	3.69±0.22a
50	222±27a	1 006±123a	0.78±0.01a	3.53±0.17a
100	235±7a	1 090±78a	0.78±0.01a	3.51±0.25a
150	243±6a	1 056±38a	0.77±0.00a	3.34±0.05a
200	221±16a	673±107b	0.67±0.03b	1.99±0.27b

表 5 不同浓度 NaCl 胁迫对越橘叶片 Φ_{PSII} 、 q_p 、 NPQ 和 ETR 的影响
Table 5 Effect of salt stress on Φ_{PSII} , q_p , NPQ and ETR in leaves of blueberry

NaCl 浓度 NaCl concentration (mmol · L ⁻¹)	Φ_{PSII}	q_p	NPQ	ETR
CK	0.093 1±0.027 1a	0.256 5±0.049 9ab	3.663 0±0.487 2a	61.075 8±17.756 0a
50	0.096 1±0.011 9a	0.291 7±0.024 6a	4.143 0±0.519 1a	62.484 0±7.801 7a
100	0.097 6±0.015 7a	0.294 3±0.030 5a	3.806 0±0.087 0a	63.940 7±10.260 5a
150	0.057 0±0.007 5ab	0.175 0±0.027 1bc	4.273 0±0.325 9a	37.590 0±4.906 7ab
200	0.039 0±0.005 8b	0.124 0±0.013 9c	2.309 3±0.874 7b	25.645 0±3.871 1b

当盐浓度低于 150 mmol · L⁻¹ 时,植株叶片 F_m 变化不大,表明叶片产生了一个自我保护机制;当 NaCl 浓度为 200 mmol · L⁻¹ 时 F_m 明显降低,比对照降低了 33.37%(表 4),表明此时植株 PS II 反应中心的电子传递能力减弱,产生光抑制。 F_v/F_0 常用于度量 PS II 的潜在活性, F_v/F_m 为 PS II 的最大光化学效率,它们是表明光化学反应状况的 2 个重要参数。NaCl 胁迫下,植株 F_v/F_0 和 F_v/F_m 均呈下降趋势(表 4),但仅在 200 mmol · L⁻¹ 的 NaCl 胁迫下 F_v/F_m 和 F_v/F_0 分别比对照显著下降了 46.1%和 15.2%,表明此时 NaCl 胁迫使 PS II 受到了伤害,PS II 的潜在活性和原初光能转换效率减弱,植物体内发生了光合作用的光抑制。

2.4.2 NaCl 胁迫对叶片叶绿素 a 荧光诱导动力学参数的影响 光量子产量(Φ_{PSII})是 PS II 实际的光化学量子产量,即被用于光化学途径的激发能占进入到 PS II 激发能的比例,是反映植物光合能力的一个重要指标。从表 5 可以看出,低于 150 mmol · L⁻¹ NaCl 处理对植株叶片 Φ_{PSII} 无明显影响,当 NaCl 浓度为 200 mmol · L⁻¹ 时, Φ_{PSII} 比对照明显降低了 58.1%。

光化学淬灭系数(q_p)与 PS II 的光化学反应有关,反映 PS II 天线色素所吸收的光能被用于光化学反应的那部分光能,在一定程度上反映了 PS II 反应中心的开放程度。在低于 100 mmol · L⁻¹ 的 NaCl 处理下 q_p 略高于对照;在 150 mmol · L⁻¹ 的 NaCl

处理下, q_p 低于对照,但差异不明显;只有在 200 mmol · L⁻¹ 的 NaCl 处理下 q_p 比对照明显降低了 51.7%(表 5),说明此时 QA 重新氧化能力减弱,NaCl 胁迫伤害了 PS II 受体侧电子传递。

非光化学淬灭系数(NPQ)反映 PS II 天线色素所吸收的光能没有被用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的那部分光能。在低于 150 mmol · L⁻¹ 的 NaCl 处理下植株叶片 NPQ 略高于对照,但无明显差异;在 200 mmol · L⁻¹ 的 NaCl 处理下,植株叶片 NPQ 比对照明显下降了 36.9%(表 5)。

ETR 为表观光合电子传递速率。在低于 100 mmol · L⁻¹ 的 NaCl 处理下植株叶片 ETR 略高于对照,但无明显差异;在 200 mmol · L⁻¹ 的 NaCl 处理下,植株叶片 ETR 比对照明显下降了 58.0%(表 5)。

3 讨 论

3.1 NaCl 胁迫对越橘幼苗生物量的影响

植物对盐胁迫的敏感性主要通过生长和形态的变化(如生长缓慢、落叶和死亡)和生理变化(如光合能力下降和膜透性增加)而表现的^[17]。因此,生物量提供了一个评估盐胁迫程度和植物抗性的可靠指标^[18]。相关研究表明:盐渍环境下,植物生长受到抑制,且 NaCl 浓度越高,受抑制现象越明显^[19]。本试验中,低盐胁迫对越橘地上和地下生长影响较小,当浓度超过 150 mmol · L⁻¹ 时,已对地上和地下生长产生显著影响,各部分生物量和总生物量均明显

降低,同时叶色变黄、死亡、甚至脱落。这表明高丛越橘具有一定耐盐性。

此外,植物能够通过调整生物量分配适应环境胁迫^[20]。不同植物可通过不同的生物量分配模式来适应盐胁迫,有些植物在盐胁迫条件下其地上部分生物量分配比例增加,而地下部分比例减少,根冠比下降^[21];而另一些植物在盐胁迫下增加了根系生物量的分配比例,根冠比增加^[22]。NaCl 胁迫下越橘幼苗的根冠比比对照增加,但不明显,这说明越橘生物量分配策略属于上述两种类型中的非典型的第一种类型。

3.2 NaCl 胁迫对越橘幼苗叶片叶绿素含量影响

叶绿素作为光合色素中重要的色素分子,不仅能够摄取外界光源保证植物叶片顺利进行光合作用,而且是反映植物叶片光合能力大小的重要光合生理参数,在一定范围内与光合速率成正相关。盐胁迫可能破坏植物叶绿体结构,使体内叶绿素含量下降,引起植株光合能力减弱^[23],因此叶绿素含量也是衡量植物耐盐性的重要生理指标之一。其中 Chl a 有利于吸收长波光,Chl b 有利于吸收短波光,Chl a/Chl b 值的变化能反映叶片光合活性的强弱^[24]。本试验中,在超过 $150 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理下,Chl a、Chl b 和 Chl 含量均明显低于对照,这是由于叶绿素水解酶活性增大,Chl 合成减少,分解增加,从而影响光能吸收、转化;而 Chl a/Chl b 值明显高于对照,表明盐胁迫对越橘幼苗叶片 Chl b 的破坏作用大于 Chl a,Chl b 降解的幅度大于 Chl a。Chl b 含量的降低,限制了捕光色素蛋白对光能的捕获,减少了活性氧的产生、酶的抑制及蛋白质的降解,从而使植物更加耐盐^[25]。这与王丹等^[26]实验中发现盐胁迫下甘草(*Glycyrrhiza uralensis* Fisch.)植株叶片有较高的 Chl a/Chl b 值相一致。而秦景等^[27]研究发现盐胁迫下沙棘(*Hippophae rhamnoides*)幼苗叶 Chl a/Chl b 显著低于对照组。从越橘幼苗叶片 P_n 与总叶绿素含量之间的极显著相关,以及叶绿素含量随 NaCl 浓度增加而明显降低的结果可以推定叶绿素含量的降低已经明显影响 P_n ,但 Chl a/Chl b 值较对照的明显增大,表明越橘叶绿体存在通过降低对光能的捕获而避免盐害的一种适应性机制,即此时叶绿体尚具备一定的利用光能进行光合作用的能力。

3.3 NaCl 胁迫对越橘幼苗叶片光合作用参数影响

盐胁迫对植物生长和代谢的影响是多方面的,尤其对光合作用的影响最为突出。通常将导致植物

叶片 P_n 降低的因子分为气孔因子和非气孔限制因子^[28]。气孔限制因子表现为植物叶片细胞程序性死亡、输导组织受损,表现为气孔限制值(L_s)显著增高, G_s 下降, CO_2 进入叶片受阻, C_i 降低,导致 P_n 降低^[29]。非气孔限制因子表现为盐胁迫导致磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEP 羧化酶)和核酮糖二磷酸羧化酶(RUBP 羧化酶)活性降低,光合机构受损,电子传递速率下降,光合作用表观量子效率下降, P_n 、 T_r 和 G_s 显著降低, C_i 升高,从而影响同化力的形成^[30]。因此,本试验中, $50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理下, P_n 降低不明显,随着盐浓度的增加,越橘幼苗叶片 P_n 、 G_s 和 T_r 均呈明显下降趋势,在 $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理下叶片 C_i 随 G_s 减小而明显降低, L_s 显著高于对照,使净光合速率 P_n 明显降低,这可能是由于 NaCl 胁迫刺激引起渗透胁迫,导致气孔关闭,叶肉细胞间隙中 CO_2 的消耗速率大于供应速率,从而造成 C_i 的降低。NaCl 胁迫造成的气孔限制可能是导致越橘光合速率降低、生物量下降的主要原因。这与 Wu 等^[31]对非盐土植物茄子(*Solanum melongena*)及 Feng 等^[32]对榆树(*Ulmus pumila* L.)耐盐性研究得出的结论一致。

3.4 NaCl 胁迫对越橘幼苗叶片荧光参数的影响

叶绿体是光合作用的主要场所,是对盐胁迫敏感的细胞器。叶绿体在正常情况下吸收的光能主要通过电子传递、叶绿素荧光和热耗散 3 种途径来消耗,这 3 种途径间存在着此消彼长的关系,因此荧光变化可以反映光合作用的情况^[33]。盐胁迫会导致植物的 Rubisco 活性与含量降低而阻碍 RuBP 再生^[34]并影响叶绿体捕光色素的能量转换系统^[35],从而引起植物光合能力的下降。本研究结果表明,中低浓度(低于 $150 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)NaCl 胁迫下 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 和 q_p 与对照相比均没有明显变化,进一步说明中低浓度 NaCl 胁迫下 P_n 的下降主要是由于气孔因素引起的。此外发现在 $50 \sim 150 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理下 F_0 和 NPQ 比对照有所上升,说明盐胁迫下越橘在一定程度上启动非辐射热能量耗散机制,将过剩光能以热的形式耗散掉,保护植株光合机构,防止净光合速率过度下降,从而实现植株在逆境中的自我保护^[36]。而在高浓度($200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)NaCl 胁迫下,越橘幼苗叶片 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 和 q_p 均明显下降,这表明高浓度 NaCl 胁迫使得越橘幼苗发生了明显的光抑制,降低了 PSII 反应中心的开放程度、光能转换效率下降,使电子传递能力下降,最终导致用于 CO_2 同化的 ATP 和 NADH 减少,表明此

时非气孔限制因素也对 P_n 的降低产生了较大影响。

综上所述,低浓度的 NaCl 胁迫对越橘幼苗生长发育、光合作用和叶绿素荧光特性影响不显著,可见其对 NaCl 胁迫表现出一定适应性和耐受能力。高浓度的 NaCl 胁迫显著降低了越橘幼苗叶片的净

光合速率,其主要原因是受气孔限制因子的影响,此外非气孔限制因子如光合机构受损、叶绿素含量下降以及光合电子传递受阻而产生的光抑制也在一定程度上导致净光合速率的下降,抑制生物干物质的合成与积累。

参考文献:

- [1] YANG ZH(杨 真),WANG B SH(王宝山). Present status of saline soil resources and countermeasures for improvement and utilization in China[J]. *Shandong Agricultural Sciences* (山东农业科学), 2015, **47**(4): 125—130 (in Chinese).
- [2] WANG J L(王佳丽),HUANG X J(黄贤金),ZHONG T Y(钟太洋), *et al.* Review on sustainable utilization of salt-affected land[J]. *Acta Geographica Sinica* (地理学报), 2011, **66**(5): 673—684 (in Chinese).
- [3] 尹勤瑞. 盐碱化对土壤物理及水动力学性质的影响[D]. 陕西杨陵: 西北农林科技大学, 2011.
- [4] HU L ZH(胡灵芝),HU J Q(胡江琴),WANG L L(王利琳), *et al.* Mechanisms of plant response, regulation and adaptation to salt stress [J]. *Hubei Agricultural Sciences* (湖北农业科学), 2015, **54**(1): 1—7 (in Chinese).
- [5] WU L(吴 林). Review on cultivation physiology of blueberry in China[J]. *Journal of Jilin Agricultural University* (吉林农业大学学报), 2013, **35**(4): 379—383, 388 (in Chinese).
- [6] BARRETT J. Connecticut Coastal Planting Guide[Connecticut Sea Grant-11-03]. Hartford: University of Connecticut, 2011.
- [7] BERKHEIMER S F, HANSON E. Deicing salts reduce cold hardiness and increase flower bud mortality of highbush blueberry[J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2006, **131**(1): 1—16.
- [8] WRIGHT G C, PATTEN K D, DREW M C. Salinity and supplemental calcium influence growth of rabbiteye and southern highbush blueberry[J]. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1992, **117**(5): 749—756.
- [9] 高俊凤. 植物生理学实验技术[M]. 西安: 世界图书出版公司, 2000: 101—103.
- [10] GUILLAUME S, XAVIER L R, JACQUES G, *et al.* Leaf gas exchange characteristics and water and nitrogen use efficiencies of dominant grass and tree species in West African savanna[J]. *Plant Ecology*, 2004, **173**(2): 233—246.
- [11] MA Q, YUE L J, ZHANG J L, *et al.* Sodium chloride improves photosynthesis and water status in the succulent xerophyte *Zygophyllum xanthoxylum*[J]. *Tree Physiol.*, 2012, **32**(1): 4—13.
- [12] BILGER W, BJÖRKMAN O. Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in *Hedera canariensis*[J]. *Photosynthesis Research*, 1990, **25**(3): 173—185.
- [13] BERNSTEIN N, MEIRI A, ZILBERSTAIN M. Root growth of avocado is more sensitive to salinity than shoot growth[J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2004, **129**(2): 188—192.
- [14] ZHOU J(周 建), YANG L F(杨立峰), HAO F G(郝峰鸽), *et al.* Photosynthesis and chlorophyll-fluorescence of magnolia grandiflora seedlings under low temperature stress[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2009, **29**(1): 136—142 (in Chinese).
- [15] 张继澍. 植物生理学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2005: 105—142.
- [16] YANG X H(杨兴洪), ZOU Q(邹 琦), WANG W(王 玮). Photoinhibition in shaded cotton leaves after exposing to high light and the time course of its restoration[J]. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 2001, **43**(12): 1 255—1 259 (in Chinese).
- [17] MUNNS R. Comparative physiology of salt and water stress[J]. *Plant Cell Environ.*, 2002, **25**(2): 239—250.
- [18] HUANG Z R, LONG X H, WANG L, *et al.* Growth, photosynthesis and H^+ -ATPase activity in two Jerusalem artichoke varieties under NaCl-induced stress[J]. *Process Biochemistry*, 2012, **47**(4): 591—596.
- [19] SIDARI M, SANTONOCETO C, ANASTASI U, *et al.* Variations in four genotypes of lentil under NaCl salinity stress[J]. *American Journal of Agricultural and Biological Science*, 2008, **3**(1): 410—416.
- [20] GROTKOPP E, REJMANEK M, ROST T L. Toward a causal explanation of plant invasiveness: seedling growth and life-history strate-

- gies of 29 pine(*Pinus*) species[J]. *The American Naturalist*, 2002, **159**(4):396—419.
- [21] MA C L(马翠兰), LIU X H(刘星辉), DU ZH J(杜志坚). Effects of salt stress on seed germination and seedling growth of pomelo and citrus[J]. *Journal of Fujian Agriculture and Forestry University*(福建农林大学学报), 2003, **32**(3):320—324(in Chinese).
- [22] SALTER J, MORRIS K, BAILEY P C E, *et al.* Interactive effects of salinity and water depth on the growth of *Melaleuca ericiifolia* Sm. (Swamp paperbark) seedlings[J]. *Aquatic Botany*, 2007, **86**(3):213—222.
- [23] WANG G B(汪贵斌), CAO F L(曹福亮). Effect of salt stress on growth and uptake of nutrient of *Taxodium distichum* under varying soil water content[J]. *Scientia Silvae Sinicae*(林业科学), 2004, **40**(6):56—62(in Chinese).
- [24] SAKAKI T, KONDO N, SUGAHARA K. Breakdown of photosynthetic pigment and lipids in spinach leaves with ozone fumigation: Role of active oxygen[J]. *Physiologia Plantarum*, 1983, **59**(1):28—34.
- [25] DING F(丁 菲), YANG F(杨 帆), ZHANG G W(张国武), *et al.* Effect of NaCl stress on leaf water potential, photosynthesis and K, Na absorption and distribution of *Broussonetia papyrifera* seedlings[J]. *Forest Research*(林业科学研究), 2009, **22**(3):428—433(in Chinese).
- [26] WANG D(王 丹), WAN C Y(万春阳), HOU J L(侯俊理), *et al.* The ffect of salt stress on content of photosynthetic pigment and photosynthetic characteristics in *Glycyrrhiza uralensis* Fisch[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*(热带作物学报), 2014, **35**(5):957—961(in Chinese).
- [27] QIN J(秦 景), DONG W Y(董雯怡), HE K N(贺康宁), *et al.* Effects of salt stress on growth and photosynthetic physiological features of *Hippophae rhamnoides* seedlings[J]. *Ecology and Environmental Science*(生态环境学报), 2009, **18**(3):1 031—1 036(in Chinese).
- [28] WINTER K, SCHRAMM M J. Analysis of stomatal and nonstomatal components in the environmental control of CO₂ exchanges in leaves of *Welwitschia mirabilis*[J]. *Plant Physiology*, 1986, **82**(1):173—178.
- [29] FARQUHAR G D, SHARKEY D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, **33**:317—345.
- [30] 许大全. 光合作用效率[M]. 上海:上海科学技术出版社, 2002:32—34.
- [31] WU X X, DING H D, ZHU Z W, *et al.* Effects of 24-epibrassinolide on photosynthesis of eggplant (*Solanum melongena* L.) seedlings under salt stress[J]. *African Journal of Biotechnology*, 2012, **11**(35):8 665—8 671.
- [32] FENG Z T, DENG Y Q, FAN H, *et al.* Effects of NaCl stress on the growth and photosynthetic characteristics of *Ulmus pumila* L. seedlings in sand culture[J]. *Photosynthetica*, 2014, **52**(2):313—320.
- [33] HENDRICKSON L, FURBANK R T, CHOW W S. A simple alternative approach to assessing the fate of absorbed light energy using chlorophyll fluorescence[J]. *Photosynthesis Research*, 2004, **82**(1):73—81.
- [34] ZHU J K. Plant salt tolerance[J]. *Trends in Plant Science*, 2001, **6**(2):66—71.
- [35] CENTRITTO M, LORETO F, CHARTZOULAKIS K. The use of low(CO₂) to estimate diffusional and non-diffusional limitations of photosynthetic capacity of salt-stressed olive saplings[J]. *Plant Cell and Environment*, 2003, **26**(4):585—594.
- [36] SUN L(孙 璐), ZHOU Y F(周宇飞), LI F X(李丰先), *et al.* Impacts of salt stress on characteristics of photosynthesis and chlorophyll fluorescence of sorghum seedlings[J]. *Scientia Agricultura Sinica*(中国农业科学), 2012, **45**(16):3 265—3 272(in Chinese).

(编辑:潘新社)