

盐胁迫对朴树和速生白榆幼苗光合特性及叶绿素荧光参数的影响

周丹丹¹, 刘德玺², 李存华^{1*}, 陈苗苗¹, 刘桂民², 杨庆山², 李永涛²

(1 山东农业大学 林学院, 山东泰安 271018; 2 山东省林业科学研究院, 济南 250014)

摘 要:以 1 年生的朴树和速生白榆幼苗为试材, 采用山东省林业科学研究院东营分院 34.6‰ 的地下天然盐水配制所需盐水浓度, 定期定量浇灌, 使土壤分别达 0(CK)、2‰、2.5‰、3.5‰ 和 5‰ 的含盐量, 各处理胁迫 45 d 后测定其生长量(地径、苗高)、叶绿素含量、光合参数以及叶绿素荧光特性的变化, 研究不同盐胁迫处理对朴树和速生白榆生长及光合作用的影响, 探究其耐盐能力。结果显示: (1) 整个盐胁迫过程中速生白榆的生长量较朴树高, 但随着盐胁迫强度的增加朴树幼苗叶绿素含量呈先升高后降低的变化趋势, 速生白榆幼苗则低于 CK 呈下降趋势。(2) 朴树和速生白榆初始荧光(F_o)、最大荧光(F_m) 和 PS II 最大光能转化效率(F_v/F_m) 均表现出下降趋势, 与朴树相比速生白榆的 F_o 、 F_m 和 F_v/F_m 下降不明显, 但在 $>2.5‰$ 盐胁迫下速生白榆的非光化学猝灭系数(NPQ)较朴树增加更明显。研究表明, 朴树叶绿素含量在每个盐胁迫浓度下均显著高于速生白榆, 但在大于 2.5‰ 浓度胁迫下速生白榆的荧光参数变化较朴树占优势; 在非环境胁迫及较低盐胁迫条件下($\leq 2.5‰$), 朴树较速生白榆具有更好的光化学性能, 但在较高盐胁迫条件下($>2.5‰$), 速生白榆光合参数及荧光参数较朴树变化稳定, 能更好的适应盐胁迫环境。

关键词: 朴树; 速生白榆; 盐胁迫; 叶绿素含量; 光合特性; 叶绿素荧光

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Photosynthetic Characteristics and Chlorophyll Fluorescence Parameters of *Celtis sinensis* and *Ulmus pumila* L. Seedling under Salt Stress

ZHOU Dandan¹, LIU Dexi², LI Cunhua^{1*}, CHEN Miaomiao¹, LIU Guimin²,
YANG Qingshan², LI Yongtao²

(1 College of Forestry Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China; 2 Shandong Academy of Forestry Sciences, Ji'nan 250014, China)

Abstract: The annual *Celtis sinensis* and *Ulmus pumila* L. seedlings as test material to measure the growth, chlorophyll content, photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *C. sinensis* and *U. pumila*. The desired salt concentration is made up 34.6‰ of the underground natural saline water, the soil reached 2‰, 2.5‰, 3.5‰ and 5‰ salinity separately. The growth (height and ground diameter), varieties of chlorophyll content, photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *C. sinensis* and *U. pumila* were measured after 45 days to study their salt tolerance. The results showed that: (1) the growth of *U. pumila* was always higher than that of *C. sinensis* in all salt

收稿日期: 2015-12-14; 修改稿收到日期: 2016-03-25

基金项目: 林木良种选育“黄河三角洲滨海盐碱地高抗逆植物材料选育”(项目编号: 2012LZ12-03)。

作者简介: 周丹丹(1991-), 女, 硕士研究生, 主要从事园林植物研究。E-mail: 1240017640@qq.com.

* 通信作者: 李存华, 副教授, 硕士生导师, 主要从事园林植物栽培生理和园林植物种质资源研究。E-mail: cunhuallee@126.com.

stress test. The *C. sinensis* chlorophyll content increased first, and then decreased, but, chlorophyll content of *U. pumila* less than control group and declined in every salt treatment. (2) Under different salt stress, initial fluorescence (F_o), maximal fluorescence (F_m) and photo-chemical efficiency of PS II (F_v/F_m) of *C. sinensis* and *U. pumila* are dropped. Compare these two species, these fluorescence parameters (F_o , F_m , F_v/F_m) of *U. pumila* slightly decrease, but, the non-photochemical quenching coefficient (NPQ) of *U. pumila* increased significantly than that of *C. sinensis* when soil salt content more than 2.5‰. The chlorophyll content of *C. sinensis* is always higher than that of *U. pumila* under every salt stress, but the chlorophyll fluorescence is lower under higher salt stress condition ($>2.5‰$); Under the condition of non-stress and lower salt stress, *C. sinensis* leaves possess better photochemical performance than that of *U. pumila* leaves. In conclusion, when soil salt content was higher ($>2.5‰$), the changes of the photosynthetic and fluorescence parameters of *U. pumila* more stable than that of *C. sinensis*. Consequently, under salt stress environment, *U. pumila* can better adapt to salt stress environment than *C. sinensis*.

Key words: *Celtis sinensis*; *Ulmus pumila* L.; salt stress; chlorophyll content; photosynthetic characteristics; chlorophyll fluorescence

因受各种因素的影响,盐碱土面积逐年增加,盐碱地的开发利用、改良显得尤为重要。选育种植耐盐碱植物是改良盐碱土最行之有效的办法之一。盐胁迫在不同程度上影响了杨树(*Populus* L.)、桑树(*Morus alba* L.)、盐桦(*Betula halophila* Ching. ex P. C. Li)、甜高粱(*Sorghum bicolor* L.)等^[1-4]植株生长。而盐分胁迫通过抑制植株的光合作用来间接地影响其生长发育。迄今为止盐胁迫下植物光合速率下降的原因还未形成统一的认识,但研究表明盐胁迫会影响植物叶绿素的光能转换、电子传递和暗反应等一系列的光能反应^[1]。近年来叶绿素荧光技术已成为探测和分析植物光合作用、光化学性能的有效手段,叶绿素荧光动力学参数(F_o 、 F_m 、 F_o' 、 F_m' 、 F_v'/F_m')可以作为评价植物抗逆性的有效指标^[5-8]。目前植株的耐盐性研究主要集中在人工模拟(配制 NaCl 盐溶液)盐胁迫下的盆栽试验,而对于模拟盐碱地自然生境下的耐盐性研究未见报道。

朴树(*Celtis sinensis*)和速生白榆(*Ulmus pumila* L.)均为榆科植物,抗逆性强,是工厂绿化、四旁绿化、防风护堤的重要树种^[4],而且还具有一定的景观效果。研究盐胁迫下朴树、速生白榆光合生理特征,对于了解榆科植物的耐盐机制,促进盐渍土地的有效利用,实现更多榆科植物在盐碱地绿化种植具有重要的理论意义和实践价值。因此,本试验以朴树和速生白榆为试验材料,采用山东省林业科学研究院东营分院地下天然盐水配制不同浓度的盐水溶液进行材料处理。本地区地下天然盐水以 NaCl 和 Na₂SO₄ 中性盐为主,经测定其盐水中含有大量的

Na⁺、Cl⁻、SO₄²⁻、Ca²⁺ 及少量的 HCO₃⁻,从而能更加贴近本地区生产实际地探讨盐胁迫对朴树和速生白榆幼苗叶片光合特性、叶绿素荧光参数的影响,消除以往试验中单一盐成分和有限的盐分生境对研究结果的不利影响,为选育耐盐新植物提供更准确可靠的理论依据和实践经验。

1 材料和方法

1.1 实验材料

以朴树和速生白榆一年生实生苗为试材,分别由山东省泰安肥城市小尚村和山东省林业科学院东营分院提供。本实验于山东省林业科学院东营分院试验池中进行(池子规格 10 m×3 m×1.4 m),试验池内设有排水管道,并填充无污染、零盐害的沙壤土(图 1)。

1.2 实验设计与处理

选取大小基本一致(地径 5.5~8 mm,苗高 60~85 cm)、生长较为健壮的朴树和速生白榆幼苗于 2015 年 3 月 20 日植入试验池中,常规养护管理使其正常生长 3 个月后进行土壤盐胁迫处理。本实验以 2‰盐浓度为基础,共设置 5 个土壤盐分梯度,即 0‰(CK)、2.0‰、2.5‰、3.5‰和 5.0‰,使最高盐

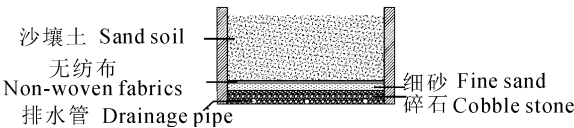


图 1 试验池剖面示意图
Fig. 1 Sectional drawing of test tank

表 1 5 个处理盐分梯度配制表
Table 1 Table of five salt gradients preparation sodium

试验池编号 Number	需达到的土壤 含盐量 Required soil salt content/%	原土壤含水 量 Not watering soil moisture/%	含水量达 19% 需加水量 19% moisture content need water/kg	所浇盐水 浓度 Need salt water concentration/%	所加地下盐 水量 Required underground salt water/kg	浇后测定土壤 含盐量 Tested soil salt content/%
1	0	13.5	3 400	0	0	0
2	2.0	13.5	3 400	3.5	339.507	2.063
3	2.5	13.5	3 400	4.5	437.92	2.603
4	3.5	13.5	3 400	6.0	824.032	3.565
5	5.0	13.5	3 400	9.0	880.75	5.014

注:试验池土重为 70 129.75 kg,天然地下水含盐量为 34.6‰
Note: Soil weight of test tank is 70 129.75 kg. The underground salt water concentration is 34.6‰

胁迫处理的土壤含盐量接近本地区实际(3.5‰~4.5‰),每个处理设 3 个重复,6 株为 1 重复小区。

实验采用山东省林业科学研究院东营分院浓度为 34.6‰的地下天然盐水配制所需盐水浓度。为达到相应的土壤含盐量每个试验池需浇含盐量为 0‰、3.5‰、4.5‰、6.0‰、9.0‰天然地下盐水。根据盐池面积及盐分梯度计算灌溉盐水量,并按称重法计算^[9](表 1),各处理每次浇盐水 3 400 kg(为了避免一次性土壤含盐量过高,逐次增加浇灌盐水浓度,使植株逐渐适应胁迫条件,最终达到所需浓度)。定期测定土壤含盐量并浇灌盐水,待土壤含盐量达到指定标准后 45 d 进行实验指标的测定。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 生长量及叶绿素含量 盐胁迫 45 d 后采用常规法进行植株苗高和地径的测量,生长量的测定分 3 个重复,每个重复 3 株(取平均值),并分别计算苗高相对生长率和地径相对生长率。采用丙酮法进行叶绿素含量的测定^[10],随机取样并称取 0.5 g 的新鲜叶片(剔除叶脉)放入研钵中,加入 5 mL 80%丙酮溶液及 5 mL 无水乙醇研磨至匀浆,黑暗处理 15 min 后,过滤,用 80%丙酮清洗残渣并定容至 25 mL,样品提取液分别在 663 nm 和 645 nm、波长处测定吸光值,按照公式求得叶绿素浓度和含量。

叶绿素浓度(mg · L⁻¹) = (12.72A₆₆₃ - 2.59A₆₄₅) + (22.88A₆₄₅ - 4.67A₆₆₃)

叶绿素含量(mg · g⁻¹) = 叶绿素浓度(mg · L⁻¹) × 提取液总体积(L) / 样品鲜重(g)

1.3.2 叶片光合气体交换参数 采用 Li-6000XT 便携式光合作用系统测定植株叶片的净光合速率 Pn、气孔导度 Gs、胞间 CO₂ 浓度 Ci 和蒸腾速率 Tr。测定光强为 1 000 μmol · m⁻² · s⁻¹,时间为上午

10 : 00~11 : 30,植株在光照下充分适应后在室外进行测定,测定时选取从下往上第 3 分枝的完全伸展功能叶,每树种每处理 10 个重复。

1.3.3 叶绿素荧光参数 用 Li-6000XT 便携式光合作用系统的荧光检测系统测定枝条中部 3 个成熟叶片的叶绿素荧光参数(取平均值)。将叶片暗适应 30 min,测定初始荧光(F_o)、最大荧光(F_m)、PS II 最大光化学效率(F_v/F_m),之后进行光适应的参数测定,即稳态荧光(F_s)、光适应下最大荧光(F_m′)、光适应下初始荧光(F_o′),并计算非光化学猝灭系数(NPQ)及光化学猝灭系数(qP)。

1.4 数据处理

用 SPSS 18.0 和 Excel 2007 进行统计分析和制图,利用 Duncan 多重比较法进行差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 不同盐浓度处理对朴树和速生白榆幼苗生长量的影响

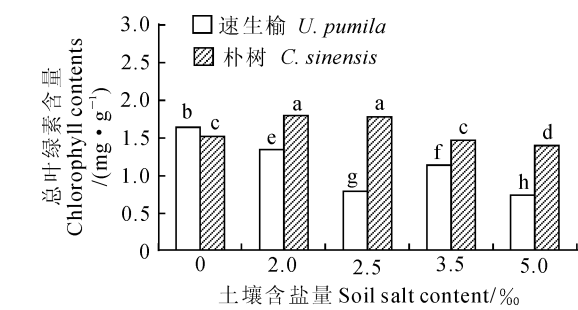
由表 2 可知,随着盐胁迫浓度的增加,朴树和速生白榆幼苗的苗高、地径相对生长率均逐渐降低;与对照(CK)相比,速生白榆幼苗的苗高、地径相对生长率分别降低 39.1%~40.0%和 36.8%~39.0%,且在 3.5‰和 5.0‰盐胁迫下达显著水平,而朴树幼苗的苗高、地径相对生长率分别降低 35.8%~53.6%和 30.2%~44.4%,且在 2.0‰~5.0‰盐胁迫下均达显著水平。可见,经过 45 d 的盐胁迫处理,朴树和速生白榆幼苗正常生长均受到不同程度抑制,且抑制程度随着盐胁迫浓度的增加而加剧;相同盐胁迫强度下,朴树相对生长量下降幅度明显大于速生白榆,速生白榆的耐盐性比朴树更强。

表 2 不同盐胁迫下朴树和速生白榆幼苗的相对生长率

Table 2 The relative growth rate of *C. sinensis* and *U. pumila* seedlings under different salt stress

树种 Species	相对生长率 Relative growth/%	土壤含盐量 Soil salt content/%				
		0(CK)	2.0	2.5	3.5	5.0
速生白榆	苗高 Height	65.79±4.69a	60.00±3.59a	52.25±2.16a	42.23±3.74b	39.80±3.13c
<i>U. pumila</i> L. spp.	地径 Ground diameter	70.93±3.61a	68.62±1.96a	66.90±2.87a	51.58±2.01b	44.10±3.01c
朴树	苗高 Height	51.94±1.94a	42.08±1.23b	35.07±0.56c	33.33±0.61c	24.10±1.12d
<i>C. sinensis</i>	地径 Ground diameter	47.80±3.16a	42.40±2.08b	39.83±2.89b	33.35±3.01c	26.60±2.96d

注:表中同行数据所标不同小写字母代表不同浓度盐处理间的差异达 0.05 显著水平
Note: The different lowercase letters indicate the significant differences among different salt stresses at 0.05 level



不同小写字母表示处理间差异达 0.05 显著水平

图 2 盐胁迫对朴树和速生白榆幼苗叶绿素含量的影响
The different lowercase letters reflect significant differences among treatments at 0.05 level

Fig. 2 Effects of salt stress on chlorophyll content in seedlings of *C. sinensis* and *U. pumila*

2.2 不同盐浓度处理对朴树和速生白榆叶绿素含量的影响

图 2 显示,随着盐胁迫处理浓度的增加,朴树幼苗叶片的叶绿素含量呈现先增加后降低的变化趋势,并在 2.0‰和 2.5‰的盐胁迫处理下分别比 CK 显著增加了 18.04%和 16.48%($P<0.05$),而在 3.5‰和 5.0‰处理下分别比 CK 下降了 4.0%和 8.67%;同时,速生白榆的叶绿素含量则表现出先降后升的变化趋势,但在各强度盐胁迫处理下均显著低于 CK,降幅为 18.23%~55.38%,并在 5.0‰处理下叶绿素含量($0.729\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)达到最低水平。另外,各处理间速生白榆的叶绿素含量均存在显著性差异,且相同处理下两树种间叶绿素含量也存在显著性差异。以上结果说明速生白榆的叶绿素含量在各浓度盐胁迫下均受到显著抑制,对盐胁迫更敏感,而朴树幼苗叶片的叶绿素含量在低浓度盐胁迫下反而显著提高,仅在高浓度下受到显著抑制。

2.3 不同盐浓度处理对朴树和速生白榆主要光合参数的影响

2.3.1 净光合速率 随着盐胁迫浓度的增加,速生

白榆和朴树幼苗叶片净光合速率(P_n)均表现出先缓慢上升后下降的变化趋势(表 3)。其中,速生白榆幼苗叶片 P_n 在 2.0‰盐浓度处理下达到最大值,此时比 CK 显著增加 20.88%;当盐胁迫浓度大于 2.0‰时,速生白榆 P_n 均低于 CK,并在 5.0‰浓度处理下达到最低值,此时显著低于 CK 约 31.4%;朴树幼苗叶片 P_n 在 2.5‰浓度处理时达到最大值,此时比 CK 增加 1.20%($P>0.05$),在 3.5‰和 5.0‰浓度处理下比 CK 分别显著降低 35.03%和 46.82%。在相同处理浓度下,朴树幼苗叶片 P_n 高于速生白榆,但仅在 CK 和 2.5‰处理下存在极显著差异($P<0.01$);朴树幼苗 P_n 在较高盐浓度胁迫下更易受到抑制而下降,且下降幅度大于速生白榆。

2.3.2 气孔导度和胞间二氧化碳浓度 表 3 显示,气孔导度(G_s)与植物叶片保水能力和 CO_2 浓度有关,速生白榆和朴树叶片的 G_s 变化趋势相似,均随着盐胁迫强度的增加而先增加后下降;速生白榆 G_s 在 2.0‰浓度胁迫时达到顶峰,比 CK 显著增加 50%,后缓慢下降,并与 CK 差异不显著;朴树 G_s 在 2.5‰盐浓度胁迫处理下达到最大值,但与 CK 差异不显著,而在 3.5‰和 5.0‰盐胁迫下分别比 CK 显著下降 49.03%和 67.74%。同时,朴树和速生白榆叶片 C_i 在各浓度盐胁迫处理下均显著高于相应 CK,它们的增幅分别为 17.31%~20.51%和 8.65%~14.21%,速生白榆 C_i 在各盐胁迫处理间差异显著,而朴树 C_i 在各盐胁迫处理间无显著差异;除 3.5‰处理外,其余处理下速生白榆 C_i 均显著小于相应朴树。此外,在 $>2.5‰$ 处理下朴树在 G_s 下降情况下, C_i 却出现升高现象。说明,在较高盐浓度的盐胁迫下,非气孔因素是朴树净光合速率降低的主导因素。

2.3.3 蒸腾速率和水分利用效率 从表 3 可知,速生白榆叶片在 2.0‰浓度处理下 T_r 达到最大,并显

表 3 盐胁迫对朴树和速生白榆幼苗 P_n 、 G_s 、 C_i 、 T_r 、 WUE 的影响

Table 3 Effects of salt stress on P_n , G_s , C_i , T_r and WUE of *C. sinensis* and *U. pumila* seedlings

树种 Tree species	土壤含盐量 Soil salt content/%	P_n $/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	G_s $/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	C_i $/(\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1})$	T_r $/(\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	WUE $/(\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1})$
速生白榆 <i>Ulmus pumila</i>	CK	13.60±1.955 b**	0.12±0.059 b**	157.58±10.303 d**	3.07±0.58 b**	4.50±0.615 ab*
	2.0	16.44±3.559 a	0.18±0.07 a**	210.82±13.010 a**	4.33±0.324 a	3.8±0.756 bc
	2.5	9.77±2.745c**	0.11±0.016 b**	204.69±5.166 a**	3.18±0.327 b**	3.12±1.059 c
	3.5	11.69±2.041 bc	0.115±0.012 b	191.01±11.753 b	2.20±0.149 d*	5.36±1.076 a**
	5.0	9.32±3.147 c	0.09±0.009 b	178.22±17.018 c**	2.59±0.164 c**	3.66±1.359 bc
朴树 <i>Celtis sinensis</i>	CK	20.78±1.408 a	0.31±0.106ab	219.18±13.303 b	5.55±0.754 a	3.79±0.501 a
	2.0	17.77±2.330b	0.27±0.078 b	257.17±10.570a	4.88±0.737 b	3.65±0.0.936 a
	2.5	21.03±3.593a	0.36±0.126a	258.56±9.993 a	6.22±0.554 a	3.42±0.793 ab
	3.5	13.50±3.512c	0.158±0.767 c	264.13±12.247 a	5.71±0.77 a	2.45±0.827 b
	5.0	11.06±3.236c	0.10±0.078 c	259.83±8.030 a	3.30±0.766 c	3.57±1.939a

注:同列数据所标不同小写字母代表同一树种不同浓度盐处理间的差异达 0.05 显著水平; * 和 ** 分别代表同一盐胁迫处理下朴树与速生白榆之间在 0.05 和 0.01 水平存在显著性差异;表中数值为 10 次重复均值 ± 标准差

Note: The different lowercase letter reflects the differences within the same tree species under different salt stresses at 0.05 level; * and ** indicate significant difference between *C. sinensis* and *U. pumila* under the same salt stress at 0.05 and 0.01 level, respectively ; Data are as the form of mean ± standard error

著高于 CK,在 2.5‰盐胁迫下与对照相近,而在 3.5‰和 5.0‰盐胁迫下比 CK 显著下降,且各盐胁迫处理间差异显著;朴树 T_r 随盐胁迫强度的变化没有明显的规律性,分别在 2.5‰和 5.0‰处理下达到最大和最小值,而在 2.0‰和 5.0‰处理下比 CK 显著降低;各浓度处理朴树的 T_r 均高于相应速生白榆,且除 2.0‰处理外,均达到显著水平。同时,水分利用率(WUE)是衡量植物水分利用和光合作用的关系的一种重要生理指标^[11-12]。从表 3 中看出,两树种的 WUE 随着盐胁迫浓度的变化比较复杂,速生白榆 WUE 仅在 3.5‰盐胁迫处理下高于 CK 并达到最大值,但其在 2.0‰、3.5‰和 5.0‰盐胁迫处理下均与 CK 无显著差异,其在 2.5‰处理下达最小值,并比 CK 显著下降 30.7%;朴树 WUE 在各盐胁迫处理下均不同程度地低于 CK(3.7%~35.40%),并在 3.5‰处理下达到显著水平;以上结果说明在非盐胁迫环境或较高的盐胁迫环境下(>5‰),速生白榆 WUE 变化幅度小,且显著高于朴树。

2.4 不同盐浓度处理对朴树和速生白榆叶绿素荧光参数的影响

2.4.1 荧光产量和最大光化学效率 初始荧光(F_0)反映 PSⅡ 反应中心处于完全开放时的荧光产量,与叶片叶绿素浓度有关^[13]。由图 3, A 可以看出,朴树幼苗叶片 F_0 随着盐胁迫浓度的增加表现出先下降后上升的变化趋势,并在 2.5‰盐浓度处理下达到最低值,且与其他处理差异显著;朴树 F_0 值

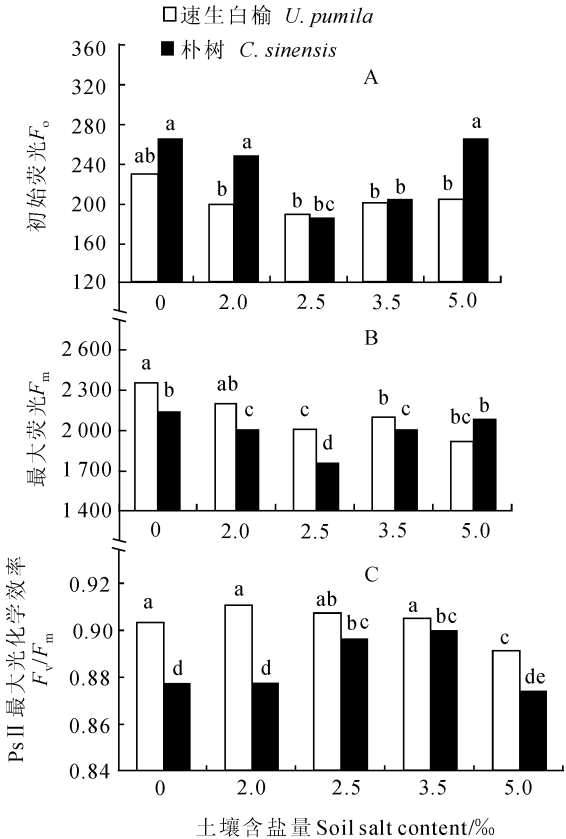


图 3 盐胁迫对朴树和速生白榆幼苗叶绿素荧光参数的影响
Fig. 3 Effects of salt stress on chlorophyll fluorescence parameters of *C. sinensis* and *U. pumila* seedlings
在 5.0‰胁迫处理时达到最大值,并显著高于 CK 和其他盐胁迫处理。同时,速生白榆 F_0 值在各浓度

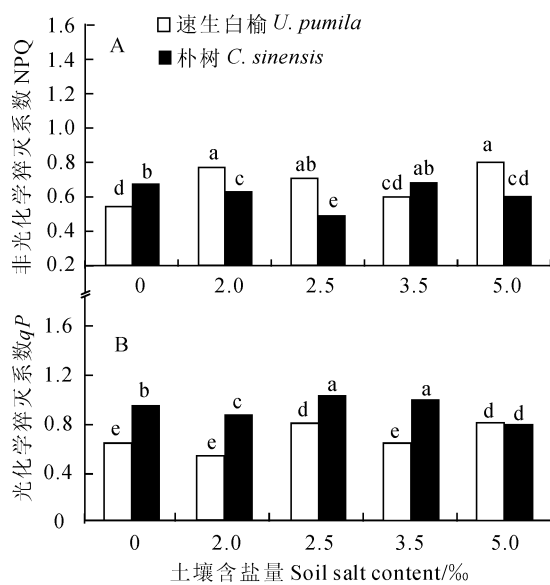


图4 盐胁迫对朴树和速生白榆幼苗荧光猝灭系数的影响
Fig. 4 Effects of salt stress on fluorescence quenching coefficients of *C. sinensis* and *U. pumila* seedlings

盐胁迫处理下变化不大,各处理间 F_o 值差异不显著。两树种相比较,朴树的 F_o 值在较低和较高浓度盐胁迫下高于速生白榆,且在对照、2.0‰和5.0‰处理下两树种 F_o 值间差异达极显著水平($P<0.01$)。

F_m 是暗适应的光合机构,能够反映PSⅡ反应中心处于完全关闭时的荧光产量。从图3,B可以看出:随着土壤盐胁迫的强度的增加,朴树和速生白榆的 F_m 都表现缓慢下降的变化趋势。在2.5‰胁迫处理下,朴树 F_m 比CK显著下降18.14%,速生白榆在2.5‰和5.0‰的盐胁迫处理下, F_m 值分别比CK显著下降14.8%和14.72%;由图3,B可知,在整个盐胁迫过程中速生白榆 F_m 较朴树变化稳定,在 ≤ 3.5 ‰土壤盐胁迫下速生白榆 F_m 显著高于朴树,且两树种间 F_m 变化差异显著($F=1.140$, $P<0.05$)。

F_v/F_m 是暗反应下PSⅡ最大光化学效率,能反映PSⅡ反应中心最大光能转换效率,也是衡量植株胁迫程度的常用指标^[14]。图3,C所示:随着土壤盐胁迫强度的增加朴树和速生白榆 F_v/F_m 都表现上升-下降的变化趋势,朴树 F_v/F_m 在3.5‰盐胁迫处理下达到最大值,且与CK达到显著差异水平,随着盐浓度的增加朴树 F_v/F_m 缓慢下降,差异不显著;每个盐胁迫处理阶段速生白榆 F_v/F_m 值基本稳定,变化幅度小,其中在5.0‰处理下速生白榆 F_v/F_m 达到最低水平,但与其他处理差异不显著。比较两树种可以看出,每个盐胁迫阶段速生白榆的 F_v/F_m

均明显高于朴树,且变化较朴树稳定。以上结果说明朴树 F_v/F_m 对盐分胁迫反应敏感,朴树叶片的光合机构较速生白榆叶片更易受盐胁迫的影响。

2.4.2 荧光猝灭动力学系数 NPQ反映PSⅡ天线色素所吸收光能中用于热耗散的比例,高的NPQ有利于过剩光能的及时耗散,从而避免光系统的损害^[15-18]。由图4,A可以看出,朴树在整个盐胁迫处理期间NPQ变化幅度较小,但是在2.5‰盐胁迫处理下,NPQ小于CK,并达到显著差异水平;每个盐胁迫处理下速生白榆的NPQ均大于CK,并在5.0‰盐胁迫处理下达到最大值比较而言,朴树叶片的NPQ显著小于速生白榆,但是变化较速生白榆稳定,表明在非胁迫环境及较低盐胁迫条件下,朴树叶片能稳定的将更多的光能用于光合电子传递;图4,B中看出:较低盐胁迫处理下,朴树和速生白榆的 qP 变化趋势基本一致,土壤含盐量大于2.5‰时朴树 qP 表现缓慢下降趋势,并且在5.0‰盐胁迫下显著低于CK,在CK、2.0‰、2.5‰、3.5‰盐胁迫处理下朴树 qP 均大于速生白榆,且差异显著。表明在非胁迫环境及盐胁迫条件下,朴树叶片比速生白榆叶片具有较好的光化学性能。

3 讨论与结论

生长量是植物对盐胁迫响应的综合体现,也是对盐胁迫的综合反应。本实验结果表明,朴树和速生白榆幼苗的生长量(苗高、地径)在各浓度盐胁迫下均受到不同程度的抑制,并且盐浓度越大抑制效应越明显;随着盐胁迫强度的增加,朴树相对生长量显著下降($P<0.05$),并在5.0‰盐胁迫处理下达到最低水平,而同期速生白榆相对生长量高于朴树,因而速生白榆耐盐性强于朴树。

植物的生长与其叶绿素含量和光合参数密切相关。首先,植物叶绿素含量在盐胁迫下会发生相应的适应性变化,而植物种类不同叶绿素含量变化也存在着差异。本实验中,在低浓度盐胁迫下朴树幼苗叶绿素含量比非盐条件下含量高,而在较高浓度盐胁迫处理下其含量显著低于正常水平。这可能是由于在低盐胁迫下植物自身进行机能调节,加速了叶绿素合成,以维持正常的光合作用,从而增强朴树对盐胁迫的耐受能力,进而说明较低浓度的盐胁迫能促进朴树的生长;而随着盐胁迫程度的加剧,朴树幼苗叶绿素含量逐渐降低,这可能因为盐胁迫造成的离子毒害使叶绿素及叶绿素蛋白的结合变得松弛,破坏了叶绿素结构,同时还增加了叶绿素酶活

性,进而加速叶绿素分解,最终导致叶绿素含量降低^[19-21],这也说明朴树对盐胁迫的忍耐程度是有限的。比较而言,速生白榆叶片的叶绿素含量下降幅度大于朴树,表明速生白榆叶片叶绿素含量更易受到盐胁迫环境的影响。

其次,植物在盐胁迫逆境条件下其自身光合作用效率会产生相应的变化。本实验结果表明:随着盐胁迫程度的增强,速生白榆 P_n 变化幅度较朴树小,说明朴树 P_n 对盐分胁迫的反应比速生白榆更敏感。盐胁迫造成的离子毒害、渗透胁迫和营养不平衡是导致朴树 P_n 下降的主要原因^[22-24]。目前,普遍认为盐胁迫下植物光合速率降低的主要因素有气孔限制和非气孔限制两种。本实验中,盐胁迫条件下朴树 G_s 存在下降趋势,而其 C_i 浓度却增加,表明非气孔限制是影响朴树光合速率下降的主要因子;同时,气孔限制是低浓度盐胁迫($<2\%$)条件下导致速生白榆光合速率下降的主要限制因子,但是非气孔限制是大于 2.0% 盐胁迫下速生白榆光合速率下降的主要因素。这可能是由于中度盐胁迫下植株 RuBP 羧化酶的活性下降,致使非气孔限制成为影响速生白榆光合的主要因素^[25]。从光合作用角度分析,在中度盐碱胁迫下($>2.5\%$),速生白榆光合反应的变化较朴树稳定,表现出良好的耐盐性,所以速生白榆更适宜在盐胁迫生境下生长。

另外,盐胁迫条件下土壤中的盐分势必会影响植株光系统对光能的吸收、传递和转化,致使光化学活性下降^[26-28],这可在植株的叶绿素荧光参数上反

映出来。本试验结果显示,朴树幼苗叶片初始荧光(F_o)在高于 2.5% 盐胁迫处理下比 CK 显著上升,而同期相应的速生白榆幼苗 F_o 的变化较稳定;同时,在 5.0% 盐胁迫处理下,朴树最大荧光(F_m)和 PSⅡ 最大光化学效率(F_v/F_m)下降幅度较大。说明速生白榆光化学性能在盐胁迫下不易显著影响,其叶片的光合机构在较高盐胁迫下(5.0%)更不易受盐胁迫的伤害。另外,速生白榆叶片非光化学猝灭系数(NPQ)在盐胁迫下较朴树叶片显著增加,而朴树叶片的非光化学猝灭系数值(qP)在低于 5.0% 盐胁迫处理时均显著高于速生白榆叶片。因而,速生白榆幼苗在盐胁迫下可通过提高热耗散消耗过多激发能来适应盐胁迫环境,其在盐胁迫下自我保护能力强于朴树;而朴树叶片在非胁迫环境及较低盐胁迫条件下(2.0% 、 2.5% 和 3.5%)较速生白榆叶片具有更好的光化学性能。

综上所述,朴树幼苗叶绿素含量在每个盐胁迫浓度下均显著高于速生白榆幼苗,但速生白榆的荧光变化在大于 2.5% 盐胁迫下较朴树占优势;朴树在非胁迫环境或较低盐胁迫条件下($\leq 2.5\%$)的光化学性能优于速生白榆,其叶片自身光合机构的组成或与光化学性能相关酶类的活性在低盐胁迫下优于速生白榆叶片;在较高盐胁迫条件下($>2.5\%$),速生白榆幼苗相对生长量、光合作用参数及叶绿素荧光参数较朴树变化稳定,能更好地适应盐胁迫环境,具有更好的耐盐性。

参考文献:

[1] 潘瑞炽. 植物生理学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2001: 59-63.
[2] 吴传兰, 隆小华. 盐胁迫对不同品系杨树幼苗生长和叶绿素荧光的效应[J]. 生态学杂志, 2012, **31**(6): 1 347-1 352.
WU C L, LONG X H. Effects of NaCl stress on the growth and chlorophyll fluorescence characteristics of *Poplar* seedlings[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2012,**31**(6): 1 347-1 352.
[3] 张会慧, 张秀丽, 胡彦波, 等. 碱性盐胁迫对桑树幼苗叶片叶绿素荧光和激发能分配的影响[J]. 经济林研究, 2012, **30**(1): 7-10.
ZHANG H H, ZHANG X L, HU Y B, *et al.* Effects of chlorophyll fluorescence characteristics and energy allocation pathways in leaves of mulberry seedlings under alkali salt stress[J]. *Nonwood Forest Research*, 2012,**30**(1): 7-10.
[4] 卓丽环, 陈龙清. 园林树木学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2006: 120-125.
[5] 李 宏, 邓江宇, 张振春, 等. 盐胁迫对盐桦幼树光合特性的影响[J]. 新疆农业科学, 2010, **47**(2): 213-217.

LI H, DENG J Y, ZHANG Z C, *et al.* Influence of salt stress on physiological adaptability of young *Betula halophila* trees[J]. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 2010, **47**(2): 213-217.
[6] 葛江丽, 石 雷, 谷卫彬. 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): 1 272-1 278.
GE J L, SHI L, GU W B. Photosynthetic characteristics and the regulation of photosystem Ⅱ function in salt stressed sweet sorghum seedlings[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2007,**33**(8): 1 272-1 278.
[7] 刘 强, 王庆成, 王占武. 叶绿素荧光动力学参数作为植物抗盐性评价指标的有效性[J]. 广东农业科学, 2014, 21: 37-38.
LIU Q, WANG Q C, WANG Z W. Effectiveness of chlorophyll fluorescence kinetics parameters as evaluation index for salt tolerance of plant[J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2014, 21: 37-38.
[8] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论[J]. 植物学通报, 1999,**16**(4): 444-448.

- ZHANG S R. Discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 1999, **16**(4): 444-448.
- [9] 吕廷良,白蜡等 4 个树种盐胁迫下生理生化反应的研究[D], 山东泰安:山东农业大学,2010.
- [10] 张志良,瞿卫菁,李小芳. 植物生理学实验指导[M]. 北京:高等教育出版社,2009.
- [11] 张璐颖,文 笑,林勇明. 盐胁迫对台湾栾木幼苗光合作用和荧光特性的影响[J]. 福建林学院学报, 2013, **33**(3): 193-199.
- ZHANG L Y, WEN X, LIN Y M. Effect of salt stress on photosynthetic and chlorophyll fluorescent characteristics in *Alnus formosana* seedlings[J]. *Journal of Fujian College of Forestry*, 2013, **33**(3): 193-199.
- [12] 张娟,姜闯道,平吉成. 盐胁迫对植物光合作用影响的研究进展[J]. 农业科学研究, 2008, **29**(3): 74-80.
- ZHANG J, JIANG C D, PING J C. Research advances about the effect of salt stress on photosynthesis of plant[J]. *Journal of Agricultural Sciences*, 2008, **29**(3): 74-80.
- [13] 柯裕州,周金星,卢 楠. 盐胁迫对桑树幼苗光合生理及叶绿素荧光特性的影响[J]. 林业科学研究, 2009, **22**(2): 200-206.
- KE Y Z, ZHOU J X, LU N. Effects of salinity on photosynthetic physiology and chlorophyll fluorescence characteristics of *Mulberry* (*Morus alba*) seedlings [J]. *Forest Research*, 2009, **22**(2): 200-206.
- [14] 周 建,杨立峰,郝峰鸽. 低温胁迫对广玉兰幼苗光合及叶绿素荧光特性的影响[J]. 西北植物学报, 2009, **29**(1): 136-142.
- ZHOU J, YANG L F, HAO F G. Photosynthesis and chlorophyll-fluorescence of *Magnolia grandiflora* seedlings under low temperature stress [J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.*, 2009, **29**(1): 136-142.
- [15] 冯汉青,李翡翠,贾凌云. 盐胁迫对杨树和紫丁香叶片叶绿素荧光特性的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2013, **41**(7): 157-161, 171.
- FENG H Q, LI F F, JIA L Y. Effects of salt stress on chlorophyll fluorescence characteristics of poplar and lilac leaves [J]. *Journal of Northwest A&F University* (Nat. Sci. Ed.), 2013, **41**(7): 157-161, 171.
- [16] 徐焕文,刘 宇,姜 静. 盐胁迫对白桦光合特性及叶绿素荧光参数的影响[J]. 西南林业大学学报, 2015, **35**(4): 21-26.
- XU H W, LIU Y, JIANG J. Changes of photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Betula platyphylla* under salt stress[J]. *Journal of Southwest Forestry University*, 2015, **35**(4): 21-26.
- [17] 孙 璐,周宇飞,李丰先. 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): 3 265-3 272.
- SUN L, ZHOU Y F, LI F X. Impacts of salt stress on characteristics of photosynthesis and chlorophyll fluorescence of sorghum seedlings[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2012, **45**(16): 3 265-3 272.
- [18] 张士权,米文精,赵勇刚. 新疆杨、枸杞等耐盐碱树种叶绿素荧光特性分析[J]. 东北林业大学学报, 2011, **39**(2): 31-32, 37.
- ZHANG S Q, MI W J, ZHAO Y G. Chlorophyll fluorescence characteristics of four saline-alkali tolerant tree species[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2011, **39**(2): 31-32, 37.
- [19] 周 琦,祝遵凌. 盐胁迫对鹅耳枥幼苗光合作用和荧光特性的影响[J]. 林业科技开发, 2015, **29**(2): 35-40.
- ZHOU Q, ZHU Z L. Influences of salt stress on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescent in *Carpinus betulus* and *C. turczaninowii* seedlings[J]. *Chinese Forestry Science and Technology*, 2015, **29**(2): 35-40.
- [20] 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, **42**(8): 1 585-1 593.
- YANG S P, WEI C Z, LIANG Y C. Effects of NaCl stress on the characteristics of photosynthesis and chlorophyll fluorescence at seedlings stage in different sea island cotton genotypes [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2010, **42**(8): 1 585-1 593.
- [21] MELONI DA, OLIVA, MARTINEZ CA. Photosynthesis and activity of superoxide dismutase, peroxidase and glutathione reductase in cotton under salt stress [J]. *Environ Exp. Bot.*, 2003, (49): 69-76.
- [22] 郭书奎,赵可夫. NaCl 胁迫抑制玉米幼苗光合作用的可能机理[J]. 植物生理学报, 2001, **27**(6): 461-466.
- GUO S K, ZHAO K F. The possible mechanisms of NaCl inhibit photosynthesis of maize seedlings[J]. *Acta Phytophysiologica Sinica*, 2001, **27**(6): 461-466.
- [23] GIBBERD MR, TUMER NC, STOREY R. Influence of saline irrigation growth, ion accumulation and partitioning, and leaf gas exchange of carrot (*Daucus carota* L.) [J]. *Ann Bot.*, 2002, **90**: 715-724.
- [24] MISRA AN, SRIVASTAVA, STRASSER RJ. Utilization of fast chlorophyll a fluorescence technique in assessing the saltion sensitivity of mung bean and *Brassica* seedlings [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2001, **158**(9): 1173-1181.
- [25] PERCIVAL GC, FRASER GA. Measurement of the salinity and freezing tolerance of *Crataegus* genotypes using chlorophyll fluorescence[J]. *Journal of Arboriculture*, 2001, **27**(5): 233-245.
- [26] FOYER CH, NOCTORG. Oxygen processing in photosynthesis: a molecular approach [J]. *New Phytologist*, 2000, **146**: 359-388.
- [27] BRUGNOLI E, BJORKMAN O. Growth of cotton under continuous salinity stress; influence on allocation pattern, stomatal and non-stomatal components of photosynthesis and dissipation of excess light energy [J]. *Planta*, 1992, **187**: 335-345.
- [28] 沈宗根,陈翠琴,王岚岚. 3 种石斛光合作用和叶绿素荧光特性的比较研究[J]. 西北植物学报, 2010, **30**(10): 2 067-2 073.
- SHEN Z G, CHEN C Q, WANG L L. Photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of three *Dendrobium* species[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* 2010, **30**(10): 2 067-2 073.

(编辑:裴阿卫)