

DOI: 10.5846/stxb201804230919

贾旭梅, 朱燕芳, 王海, 吴玉霞, 赵通, 程丽, 朱祖雷, 王延秀. 垂丝海棠应对盐碱复合胁迫的生理响应研究. 生态学报, 2019, 39(17): - .

Jia X M, Zhu Y F, Wang H, Wu Y X, Guo A X, Zhao T, Cheng L, Zhu Z L, Wang Y X. Study on Physiological Response of *Malus halliana* to Saline-alkali Stress. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(17): - .

垂丝海棠应对盐碱复合胁迫的生理响应研究

贾旭梅, 朱燕芳, 王海, 吴玉霞, 赵通, 程丽, 朱祖雷, 王延秀*

甘肃农业大学园艺学院, 兰州 730070

摘要: 盐碱复合胁迫是影响植物生长的主要环境因子。为了探究垂丝海棠 (*Malus halliana* Koehen) 响应盐碱复合胁迫的生理特性, 利用主成分分析法明确耐盐碱阈值, 以 2 年生垂丝海棠苗为试材, 将 NaCl 与 NaHCO₃ 按 1:1 的比例混合, 通过盆栽浇灌 Hogland 营养液的方法, 模拟 5 种不同浓度 (0、50、100、150、200 mmol/L) 盐碱复合胁迫对其光合色素、光合参数、叶绿素荧光参数及渗透调节物质的影响, 并对其相关指标进行相关性和主成分分析。结果表明, 随着胁迫强度的增大, 叶绿素 (Chl T) 合成受阻, 净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、蒸腾速率 (T_r)、胞间 CO₂ 浓度 (C_i)、叶片含水量 (WC) 下降, 最大光化学效率 (F_v/F_m)、表观光合电子传递速率 (ETR)、PSII 实际化学效率 (Φ PSII)、光化学猝灭系数 (qP) 被抑制; 类胡萝卜素 (Car) 含量、水分利用效率 (WUE)、电解质外渗率、非调节性能量耗散 (Y(NO)) 升高; 胁迫 40 d 时, 初始荧光 (F_0) 显著升高, 而调节性能量耗散 Y(NPQ)、非光化学荧光淬灭系数 (qN) 急剧降低; 脯氨酸、可溶性糖、有机酸显著积累, 并在 100 mmol/L 浓度下达到峰值。植株的 P_n 与 G_s 、 C_i 、ETR、 Φ PSII 呈极显著正相关, 与 T_r 、WC、qP、Chl T 呈显著正相关, 与电导率、脯氨酸、Y(NO) 呈显著负相关。因此, 盐碱复合胁迫下, 垂丝海棠叶片主要通过降低 G_s 、 C_i 、 T_r 、WC, 提高 WUE、大量积累渗透调节物质、启动热耗散机制来保持光合系统伤害与修复的动态平衡。根据主成分分析法, 浓度 100 mmol/L 为耐盐碱阈值, 同时 G_s 、 C_i 、 T_r 、Chl T、ETR、 Φ PSII、Y(NO)、WC、qP、电解质渗透率、脯氨酸可作为评价垂丝海棠耐盐碱能力的有效指标。

关键词: 垂丝海棠; 耐盐碱能力; 光合作用; 叶绿素荧光; 渗透调节

Study on Physiological Response of *Malus halliana* to Saline-alkali Stress

JIA Xumei, ZHU Yanfang, WANG Hai, WU Yuxia, GUO Aixia, ZHAO Tong, CHENG LI, ZHU Zulei, WANG Yanxiu*

College of Horticulture, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

Abstract: Saline-alkali stress is a major environmental factor limiting plant growth. To investigate physiological response of *Malus halliana* to saline-alkali stress and screen the threshold of saline-alkali tolerance, the characteristics of photosynthetic pigments, chlorophyll fluorescence parameters and osmolytes were studied and multiple indices were analyzed by correlation analysis and principal component analysis (PCA). Two-year-old of *M. halliana* was employed as experiment materials, and 5 different concentrations of saline-alkali stress (0, 50, 100, 150, 200 mmol/L) were simulated on the basis of NaCl and NaHCO₃ (1:1) by pot experiment. The results showed that: with the increasing of salt concentration, the chlorophyll content (Chl T), net photosynthesis (P_n), stomatal conductance (G_s), transpiration rate (T_r), intercellular CO₂ concentration (C_i), leaf water content (WC), maximal photochemical efficiency (F_v/F_m), photosynthetic electron transport rate (ETR), actual photochemical efficiency (Φ PSII) and photochemical quenching coefficient (qP) were decreased, whereas the carotenoid content (Car), water use efficiency (WUE), electrolyte leakage rate and non regulatory energy dissipation (Y(NO)) were increased. After 40 d stress, the initial fluorescence (F_0) increased significantly but

基金项目: 甘肃省自然科学基金 (18JR3RA171); 学科建设专项基金 (GAU-XKJS-2018-222)

收稿日期: 2018-04-23; 网络出版日期: 2019-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangxy@gsau.edu.cn

regulatory energy dissipation ($Y(NPQ)$) and non photochemical quenching coefficient (qN) decreased significantly. However, the content of proline, soluble sugar and total organic acid remarkably accumulated and reached the maximum at salinity 100 mmol/L. The P_n of *M. halliana* had a positive relation with G_s , C_i , ETR, $\Phi PSII$, T_r , WC, qP and Chl T, while it correlated negatively with electrolyte leakage rate, proline and $Y(NO)$. In summary, dynamic balance of photosynthetic system between injury and repair of *M. halliana* leaves was kept by reducing G_s , C_i , T_r and WC, increasing WUE, accumulating a large amount of osmotic regulators and starting heat dissipation mechanism under saline-alkali stress. Based on PCA, the concentration of 100 mmol/L was the critical threshold for saline-alkali tolerance. Moreover, the G_s , C_i , ETR, $\Phi PSII$, T_r , WC, qP and Chl T, electrolyte leakage rate, proline and $Y(NO)$ could be used as effective indices to evaluate saline-alkali resistance. This study provided a theoretical basis for clarifying the critical threshold of saline-alkali tolerance in *M. halliana*.

Key Words: *Malus halliana*; saline-alkali tolerance; photosynthesis; chlorophyll fluorescence; osmolytes

苹果 (*Malus domestica* Borkh.) 是世界性果品, 也是我国重点果产区的支柱性产业^[1]。西北黄土高原是我国最大的苹果优生区, 但该区域 70% 以上的土壤为含 NaCl 与 $NaHCO_3$ 的高 pH 盐碱土壤, 严重制约了其苹果产业的发展^[2]。生产中常选用耐盐碱的优良砧木以缓和盐碱复合胁迫, 因此研究耐盐碱砧木资源对盐碱地苹果产业的发展具有重要意义。

盐碱逆境对植物光合生理的影响已成为近年国内外专家研究的热点。许多研究表明, 混合盐碱复合胁迫不是盐、碱两种胁迫的简单叠加, 而具有一定的协同效应, 植株不仅遭受盐胁迫产生的渗透伤害和离子毒害, 还受碱胁迫引起的高 pH 影响^[3]。Yang 等^[4]研究证实盐碱复合胁迫下, 净光合速率、气孔导度、胞间 CO_2 浓度、叶绿素含量等光合参数随胁迫强度的增大而显著下降。孙璐等^[5]指出, 盐胁迫破坏了光系统 II 反应中心, 使 PS II 原初光能转换效率受到抑制, 导致光能过剩, 需要通过启动热耗散机制保护光合系统。此外, 脯氨酸、可溶性糖、有机酸等是植物体内重要的渗透调节剂, 李子英等^[6]认为, 盐柳幼苗通过大量积累脯氨酸和可溶性糖, 加强渗透调节, 缓解盐害。目前, 关于植物耐盐性研究多集中于禾本科植物 (玉米、小麦、燕麦), 苹果属植物多以单一中性盐或碱性盐研究为主, 盐碱复合胁迫的研究较少。

垂丝海棠 (*Malus halliana* Koehne) 又名倒挂珍珠, 原产于甘肃河西走廊干旱、盐碱生境, 具有较强的抗性。但其作为苹果砧木资源, 在国外未见报道, 国内仅见几篇零星生产应用的研究。本试验以 2 年生垂丝海棠为研究材料, 模拟甘肃黄土高原地区 pH 8.0—8.2 的盐碱土, 通过盆栽浇灌 Hogland 营养液的方法, 研究混合盐碱复合胁迫下垂丝海棠叶片光合色素、光合参数、荧光参数以及渗透调节物质的变化, 采用相关性和主成分分析综合评价垂丝海棠的耐盐性, 旨在筛选胁迫的临界浓度, 明确响应盐碱复合胁迫的生理机制, 为垂丝海棠作为盐碱地优良砧木提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

2016 年 3 月将垂丝海棠 (*Malus halliana* Koehne) 发芽的种子播种在甘肃靖远, 2017 年 3 月移栽于重量为 0.65 kg 的花盆 (内径 25 cm, 深 38 cm) 中, 含 3.5 kg 基质 (蛭石、珍珠岩和泥炭体积比为 1:1:3), 每盆 1 株, 株高 80—100 cm。并置于甘肃农业大学园艺学院避雨棚中进行统一管理, 定期除草, 浇水。

1.2 盐碱复合处理

于 2017 年 5 月 20 日, 选取株高相似、叶片数相近的垂丝海棠 50 株进行胁迫处理。试验设计 5 种处理。分别为 0 mmol/L (CK) (pH 6.8)、50 mmol/L (pH 8.2)、100 mmol/L (pH 8.2)、150 mmol/L (pH 8.2)、200 mmol/L (pH 8.2), 每处理 10 株。CK 组浇营养液, 处理组浇营养液+混合盐碱 (以中性盐 NaCl 和碱性盐 $NaHCO_3$ 按摩尔比 1:1 混合)。为避免盐激反应, 处理浓度按 50 mmol/L 每天递增, 待全部处理达到设定浓度后, 开始计算

胁迫时间。每隔 3 d, 17:00—18:00 定期浇灌 500 mL Hoagland 营养液。于胁迫 0、20、40 d 时选取位于植株中上部的功能叶进行各项指标测定,并在 40 d, 拍摄照片。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 光合特性指标测定

选取位于第 5—6 节位(从顶部向下数)功能叶,利用 Li-6400 光合仪(LI-COR 公司,美国)于晴天上午 9:00—11:00 测定净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)及胞间 CO_2 浓度(C_i),重复 5 次。按公式计算:水分利用效率(WUE)= P_n/T_r 。

同上,采用 IMAGING-PAM 叶绿素荧光仪和 Imaging WinGegE 软件(Walz, Effeltrich, 德国)测定初始荧光(F_0),最大光化学效率(F_v/F_m),表观光合电子传递速率(ETR)、PSII 实际化学效率($\Phi PSII$),调节性能量耗散($Y(NPQ)$),非调节性能量耗散($Y(NO)$),光化学猝灭系数(qP)和非光化学荧光猝灭系数(qN)。

于光合荧光参数测定后,采集叶片并洗净擦干其表面污物,并去掉叶脉。称取 0.2g,剪碎置于玻璃试管中,加入 10 mL 80%的丙酮进行 24 h 避光提取,在波长 440、645 和 663 nm 下测定吸光度,根据公式计算:叶绿素 a(Chl a)= $12.21A_{663}-2.81 A_{646}$ 、叶绿素 b(Chl b)= $0.13A_{646}-5.03A_{663}$ 、类胡萝卜素(Car)=($1000A_{470}-3.27Ca-104 Cb$)/229 的含量。

1.3.2 生理指标测定

叶片从植株上用剪刀分离,称取鲜重后放入牛皮纸袋,再放入烘箱 105℃ 杀青 1h,在 80℃ 下烘干至恒重后称取干重,根据公式计算:叶片含水量(WC)=(叶片鲜重-叶片干重)÷叶片鲜重×100%。电解质外渗率采用相对电导率法^[7];游离脯氨酸含量采用酸性茚三酮法^[8]、可溶性糖含量采用蒽酮显色法^[9]。

称干样 0.1g,加 2mol/LHNO₃和 70%乙醇研磨成匀浆,倒入离心管。浸泡 15 min,搅拌。离心 10 min 3000 r/min,取上清液。为中和 HNO₃,加 300μL 冰醋酸和 1mL 20%醋酸铅,混匀,放置半个小时,3000 r/min 离心 10min。保留沉淀,用 2.5 mL 70%乙醇冲洗倒入离心管搅拌洗涤沉淀,离心。向沉淀中加入 10 mL 1%Na₂CO₃溶液,搅拌、离心,上清液倒于三角瓶中,并加入 3 mL 氨缓冲液、5 mL 0.1mol/L EDTA-Na₂溶液,用 0.01 mol/L MgSO₄滴定至蓝绿色变为酒红色为止。用 0.01 mol/L Mg SO₄滴定 5 mL 0.1mol/L EDTA-Na₂溶液。根据公式计算:有机酸含量(mmol/g DW)=(a-b)×K/DW。式中 K:MgSO₄当量浓度;DW:干样重(g);a:用 0.01 mol/L Mg SO₄滴定 5 mL 0.1 mol/L EDTA-Na₂所用体积(mL);b:用 0.01 mol/L MgSO₄滴定样品溶液所用体积(mL)。

1.4 数据处理

采用 SPSS 22.0 软件进行单因素 Duncan 检验方差分析、相关性分析及主成分分析,使用 Origin 9.0 软件制图,Imaging WinGegE 软件选取荧光图片。

2 结果与分析

2.1 盐碱复合胁迫对垂丝海棠叶片光合色素含量的影响

叶绿素含量的高低在一定程度上反映了植物光合潜力的大小。如图 1 所示,随着盐碱复合胁迫时间的延长,垂丝海棠叶片的 Chl a、Chl b、Chl T 含量均呈降低趋势,而 Car 升高。其中,胁迫 20 d 时,除 200 mmol/L 盐浓度处理外,其他各浓度处理组的 Chl a 含量均与 CK 无显著差异($P>0.05$);而 Chl b 和 Chl T 含量在各处理组下均显著低于 CK($P<0.05$),且盐浓度为 150 mmol/L 时,叶片 Chl b 和 Chl T 含量均达到最大值。胁迫 40 d 后,Chl a、Chl b、Chl T 含量均随着盐浓度的增加而降低,且与 CK 差异显著($P<0.05$),Chl T 含量依次比 CK 降低了 34.51%、46.47%、48.12%、53.06% (图 1-A B D);而 Car 含量随着盐浓度的增加而增加,在浓度大于 50 mmol/L 时,叶片 Car 含量显著升高($P<0.05$),且三者间无明显差异($P>0.05$) (图 1-C)。

2.2 盐碱复合胁迫对垂丝海棠叶片光合参数的影响

由表 1 可得,随着胁迫时间的延长, P_n 、 G_s 、 C_i 、 T_r 、WC 均降低,而 WUE 呈升高趋势。其中,胁迫 20 d 时,垂丝海棠叶片的 P_n 、 G_s 、 C_i 、 T_r 均随着盐浓度的增加而降低,且与 CK 差异显著($P<0.05$),并在盐浓度为

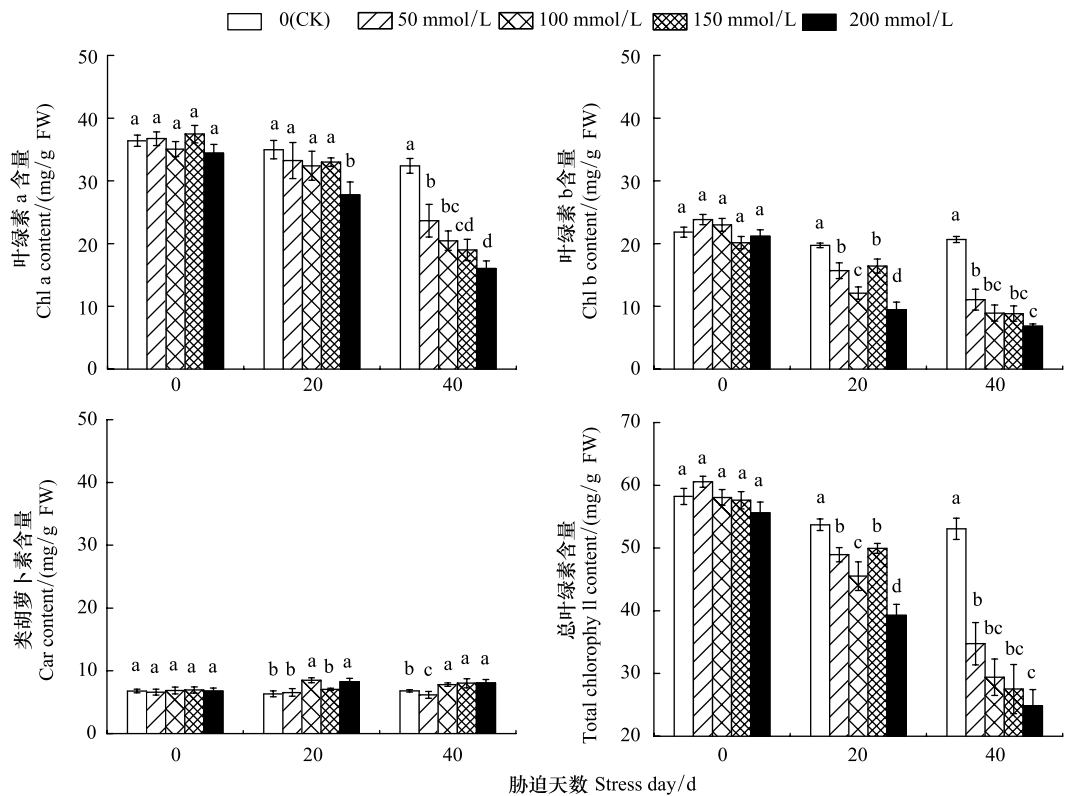


图 1 盐碱复合胁迫对垂丝海棠幼苗光合色素含量的影响

Fig.1 Effects of saline-alkali combined stress on photosynthetic pigment contents of *M. halliana* leaves

不同小写字母表示在 0.05 水平上显著差异

表 1 盐碱复合胁迫对垂丝海棠叶片光合参数的影响

Table 1 Effects of saline-alkali combined stress on photosynthetic parameters of *M. halliana* leaves

	处理浓度 Concentration/ (mmol/L)	净光合速率 Net photosynthetic rate (P_n)/ ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	气孔导度 Stomatal conductance (G_s)/ ($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	胞间 CO_2 浓度 Intercellular CO_2 concentration (C_i)/($\mu\text{mol/mol}$)	蒸腾速率 Transpiration (T_r)/ ($\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	叶片含水量 Leaf water content (WC)/%	水分利用效率 Water use efficiency (WUE)/ ($\mu\text{mol/mol}$)
0d	CK	16.82±1.01a	0.0947±0.0051a	757±6.78a	3.36±0.04a	67.13±1.21a	5.01±0.07a
	50	18.16±0.60a	0.0945±0.0078a	765±7.89a	3.84±0.22a	66.65±2.08a	4.73±0.34a
	100	16.96±1.47a	0.0906±0.0098a	730±13.21a	3.26±0.12a	67.08±2.47a	5.20±0.28a
	150	18.08±0.99a	0.0997±0.0103a	714±11.42a	3.25±0.06a	67.31±1.01a	5.56±0.09a
	200	17.73±1.34a	0.0931±0.0078a	749±5.06a	3.44±0.17a	66.93±2.34a	5.15±0.21a
20d	CK	18.19±1.05a	0.0925±0.0082a	867±14.56a	4.09±0.28a	65.84±1.78a	4.45±0.45c
	50	16.93±1.62a	0.0739±0.0122b	699±67.75b	2.93±0.44b	60.21±2.34b	5.23±0.57ab
	100	12.45±1.88b	0.0662±0.0116b	602±53.91b	2.34±0.35b	62.08±2.32b	5.32±0.39ab
	150	11.67±1.47b	0.0448±0.0215c	571±16.07b	2.01±0.31bc	57.83±1.94c	5.81±0.28a
	200	9.08±2.05c	0.0466±0.0184c	548±88.81b	1.83±0.58c	52.64±2.89d	4.96±0.41b
40d	CK	17.96±1.21a	0.0897±0.0461a	903±94.05a	3.38±0.15a	65.55±2.51a	5.31±0.33b
	50	13.92±1.28b	0.0615±0.0633b	758±77.46b	2.14±0.13b	56.17±1.90b	6.50±0.58a
	100	9.86±2.95c	0.0362±0.0179c	515±64.23c	1.37±0.63c	58.88±2.13b	7.20±0.62a
	150	7.67±1.89cd	0.0196±0.0236c	452±39.10d	1.43±0.39c	51.45±2.45c	5.36±0.46b
	200	6.69±1.27d	0.0135±0.0099d	439±16.74d	1.32±0.47c	45.28±4.5d	5.07±0.39b

同一列的数据,其后小写字母不同,表示处理间在 0.05 水平差异显著

200 mmol/L 时各指标均降至最低值。胁迫 40 d 后,光合参数急剧降低,与 CK 相比, P_n 依次降低了 22.49%、45.10%、57.29%、62.75%; G_s 依次降低了 31.44%、59.64%、78.15%、84.95%。WC 和 WUE 随着盐浓度的增加先升高后降低,且均在 100 mmol/L 时达到最大值,与 CK 相比,WC 相对 CK 仅降低了 10.18%,WUE 升高了 26.39%,且与其他处理组差异达显著水平($P<0.05$)。

2.3 盐碱复合胁迫对垂丝海棠叶片荧光参数的影响

2.3.1 对 F_0 、 F_v/F_m 、ETR 及 $\Phi PSII$ 的影响

如图 2 所示,随着盐碱复合胁迫时间的延长,垂丝海棠叶片的 F_0 、 F_v/F_m 、ETR 和 $\Phi PSII$ 均呈降低趋势。其中,胁迫 20 d, F_0 和 ETR 在浓度为 50 mmol/L 时显著降低, F_v/F_m 在盐浓度大于 100 mmol/L 时开始显著降低,而 $\Phi PSII$ 在盐浓度大于 50 mmol/L 时开始显著降低。胁迫 40 d 后, F_0 随着浓度的增加呈先降低后升高的趋势,在盐浓度大于 100 mmol/L 时急剧升高,显著大于 CK($P<0.05$),依次增加了 20.44%、25.64%。 F_v/F_m 、ETR 和 $\Phi PSII$ 均随着浓度的增加而降低。与 CK 相比,各处理组的 F_v/F_m 依次降低了 8.26%、7.78%、11.33%、22.54%,且在浓度 50、100、150 mmol/L 时, F_v/F_m 差异不显著($P>0.05$) (图 2-B);ETR 依次降低了 19.74%、28.5%、33.18%、40.65% (图 2-C); $\Phi PSII$ 依次降低了 20.48%、26.77%、31.84%、32.74% (图 2-D)。

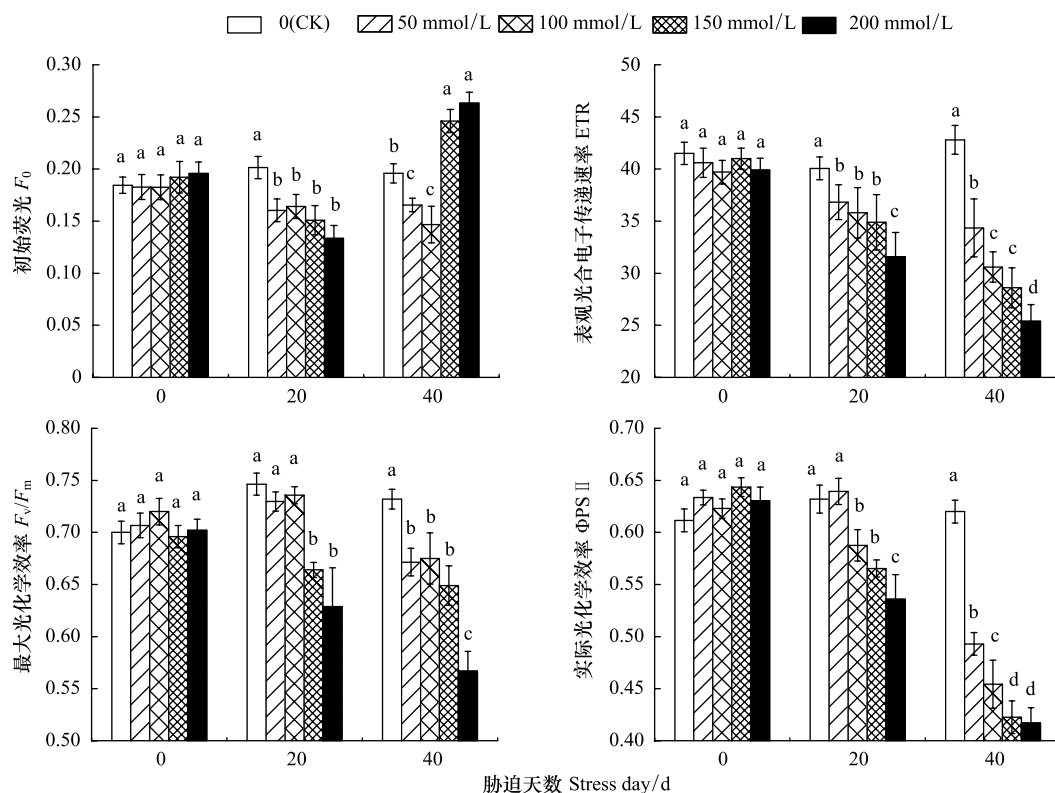


图 2 盐碱复合胁迫对垂丝海棠叶片 F_0 、 F_v/F_m 、ETR 和 $\Phi PSII$ 含量的影响

Fig.2 Effects of saline-alkali combined stress on F_0 、 F_v/F_m 、ETR and $\Phi PSII$ of *M. halliana* leaves

2.3.2 盐碱复合胁迫对垂丝海棠 Y(NPQ)、Y(NO)、qP 及 qN 的影响

从图 3 和图 4 可以看出,随着盐碱复合胁迫时间的延长,垂丝海棠叶片的 Y(NPQ)、Y(NO)、qN 总体均呈升高趋势,而 qP 呈降低趋势。其中,胁迫 20 d 时,Y(NPQ) 和 Y(NO) 随着盐浓度的增加而升高,2 个参数分别在盐浓度大于 50、100 mmol/L 时开始显著升高。qN 在盐浓度为 50 mmol/L 时显著低于 CK($P<0.05$),而浓度大于 100 mmol/L 时开始显著升高(图 3-H)。胁迫 40 d 后,Y(NPQ) 和 qN 随着盐浓度的增加先升高后降低,在浓度 100 mmol/L 时,均达到最大值,相对 CK 分别增加了 63.52%、25.77% (图 3-E H)。Y(NO) 随着盐浓度的增加而升高,且均显著高于 CK($P<0.05$),并在浓度大于 100 mmol/L 时急剧升高(图 3-F)。而 qP 呈

降低趋势,依次比 CK 降低了 10.85%、17.57%、25.19%、40.25%(图 3-G)。

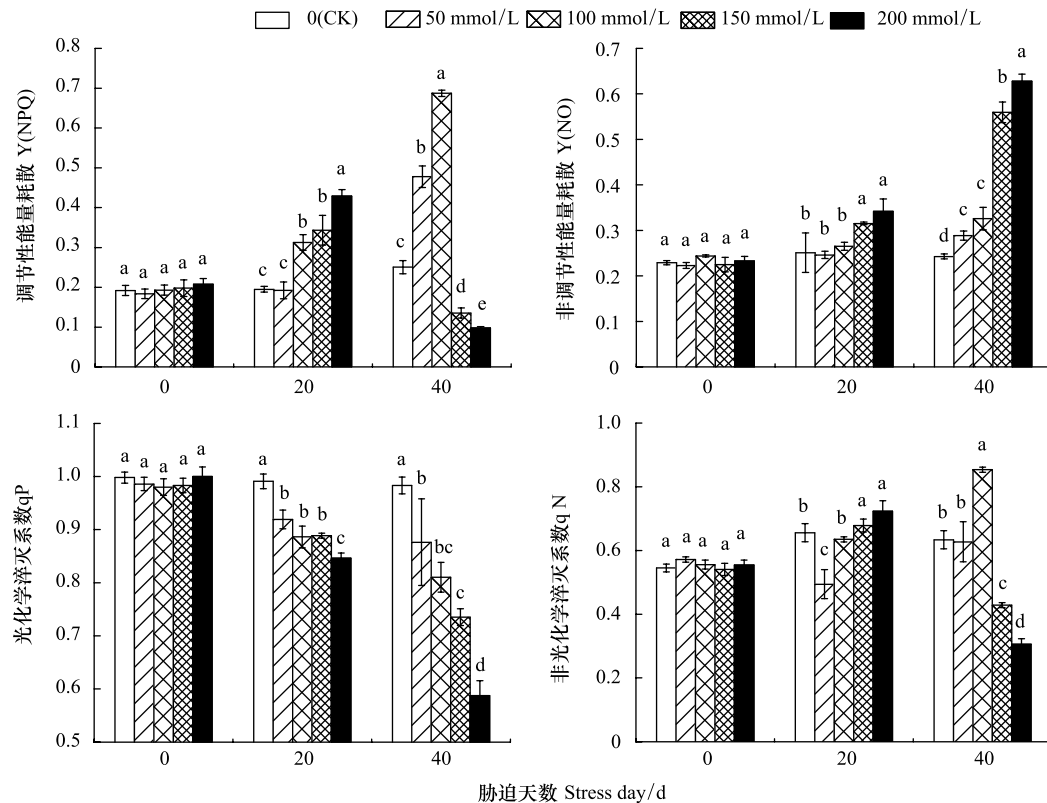


图 3 盐碱复合胁迫对垂丝海棠叶片 Y(NO)、Y(NPQ)、qP 及 qN 含量的影响

Fig.3 Effects of saline-alkali combined stress on Y(NO)、Y(NPQ)、qP and qN of *M. halliana* leaves

2.4 盐碱复合胁迫对垂丝海棠叶片电解质渗透率及渗透调节物质的影响

叶片电解质渗透率的高低直接反映了细胞膜稳定性的大小。从图 5-A 可以看出,随着盐碱复合胁迫时间的延长及浓度的增加,垂丝海棠叶片各处理组的电解质渗透率均呈升高趋势。其中,胁迫 20 d,电解质渗透率在盐浓度大于 50 mmol/L 时显著升高($P<0.05$)。胁迫 40 d 后,与 CK 相比,各处理组电解质渗透率显著升高,且在盐浓度大于 100 mmol/L 时急剧升高,依次比 CK 升高了 68.21%、70.93%。同时,盐碱复合胁迫下垂丝海棠叶片表现出明显的盐害,150 mmol/L 时,大量叶片变黄,部分叶片开始萎蔫;200 mmol/L 时,叶片全部变黄萎蔫(图 6)。

由图 5-B C D 可知,随着胁迫时间的延长,垂丝海棠叶片的脯氨酸、可溶性糖、有机酸含量呈升高趋势。其中,胁迫 20 d 时,随着盐浓度的增加,叶片脯氨酸、可溶性糖、有机酸含量有不同程度的积累。脯氨酸含量在浓度大于 100 mmol/L 时开始显著积累,可溶性糖、有机酸含量均在盐浓度为 50 mmol/L 时显著积累($P<0.05$);胁迫 40 d 后,叶片脯氨酸、可溶性糖、有机酸含量随浓度的增加呈先升高后降低趋势,脯氨酸、有机酸含量均在盐浓度 150 mmol/L 时达到最大值,相对 CK 分别增加了 41.50%、27.91%,可溶性糖含量在盐浓度 100 mmol/L 时达到最大值,相对 CK 增加了 35.35%。

2.5 垂丝海棠耐盐碱能力评价

2.5.1 相关性分析

将垂丝海棠混合盐碱胁迫后的各项指标进行相关性分析,得到相关系数矩阵。从表 2 和表 3 可以看出,植株的 P_n 与 G_s 、 C_i 、ETR、 $\Phi PSII$ 呈极显著正相关($P<0.01$),与 T_r 、WC、qP、Chl a 呈显著正相关($P<0.05$),与电解质渗透率、脯氨酸、Y(NO)呈显著负相关($P<0.05$)。

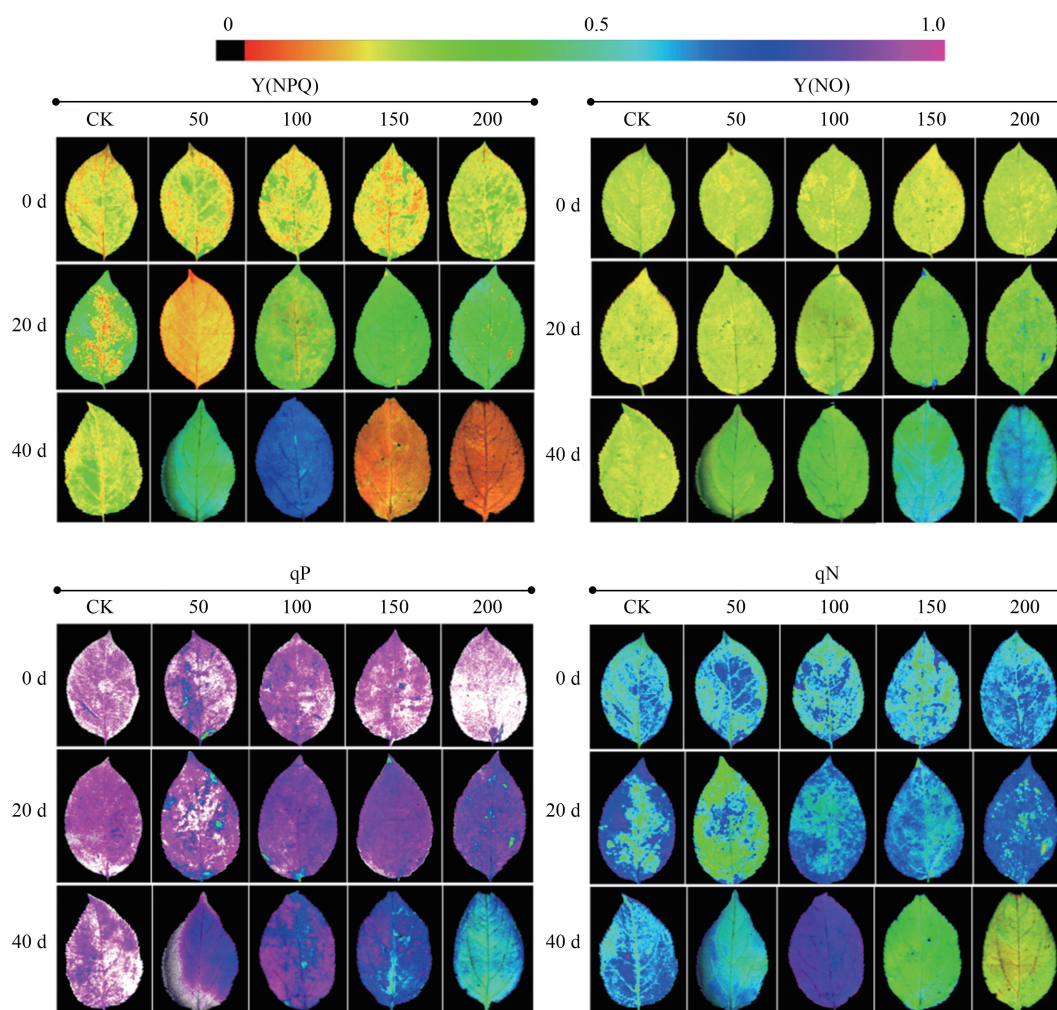


图4 盐碱复合胁迫下垂丝海棠叶片 Y(NO)、Y(NPQ)、qN 及 qP 的变化

Fig.4 Changes of saline-alkali combined stress on Y(NO)、Y(NPQ)、qN and qP of *M. halliana* leaves

2.6.2 主成分分析

对垂丝海棠盐碱复合胁迫下的 21 个指标进行主成分分析,提取特征值>1 的 3 个主成分,其特征值分别为 13.648、4.758、1.050,累计方差贡献率达到 97.281%,符合分析要求。表 4 显示,第一主成分(PC1)综合了 P_n 、 G_s 、 C_i 、 T_r 、WC、电解质渗透率、脯氨酸、 F_0 、 F_v/F_m 、ETR、 $\Phi PSII$ 、Y(NO)、qP、Chl T、Car 等指标的信息,第二主成分(PC2)综合了 WUE、可溶性糖、Y(NPQ)、qN 指标的信息。综合得分(F)是每个主成分得分与对应贡献率乘积之和,即 $F = F_1 \times 68.241\% + F_2 \times 23.790\% + F_3 \times 5.250\%$ 。由表 5 可知,垂丝海棠在不同盐浓度处理下的综合得分分别为 0.603、0.536、0.428、-0.647、-0.921。

3 讨论与结论

3.1 垂丝海棠响应盐碱复合胁迫的光合特性

叶绿素是主要的光合色素,对光能的吸收、传递及转化起着重要的作用^[4]。本试验结果表明,随着胁迫时间的延长及盐浓度的增大,Chl T 含量呈降低趋势,说明盐碱复合胁迫抑制了 Chl T 的合成。这可能是根系中高 pH 破坏了离子的吸收和转运,影响了叶片对 Mg^{2+} 的吸收,使叶绿素的合成受阻,从而打破叶绿素合成与降解的动态平衡^[10]。Stepien^[11]等对黄瓜的研究发现,一定低浓度的盐碱复合胁迫能促进叶绿素的合成,而高浓度的盐碱复合胁迫使叶绿素的合成受阻。可见,盐碱复合胁迫下叶绿素含量的变化因植物不同而异。此外,Chl b 含量在胁迫 20 d 时显著降低,而 Chl a 在胁迫 40 d 时显著降低,说明不同色素对盐碱复合胁迫的敏

感性存在差异,Chl b 对胁迫的反应更为敏感。前人的研究表明,叶绿素酶催化 Chl b 的降解,对 Chl a 的影响较小^[12],这也可能是中期胁迫(20 d),Chl b 含量显著降低的原因。而长期胁迫(40 d)下,Chl a、Chl b 含量均显著下降,这说明叶绿体的结构可能受到了破坏。Jia 等^[13]研究认为,叶绿素是植物进行光合作用的物质基础,且其含量的高低能反映植物光合作用的强弱,本试验相关性分析表明, P_n 与 Chl T 呈显著正相关,说明垂丝海棠叶绿素含量的降低是光合作用受到抑制的主要原因。曹刚^[14]研究证实,类胡萝卜素是叶绿体光合天线的辅助色素,能以非辐射的方式耗散光系统 II (PS II) 的过剩能量以保护叶绿素免受破坏。本研究中,盐碱复合胁迫促进了 Car 的合成,而相关性分析表明,Car 与 P_n 无显著相关性,说明垂丝海棠叶片 Car 的升高可能与过剩光能的热耗散保护机制有关。

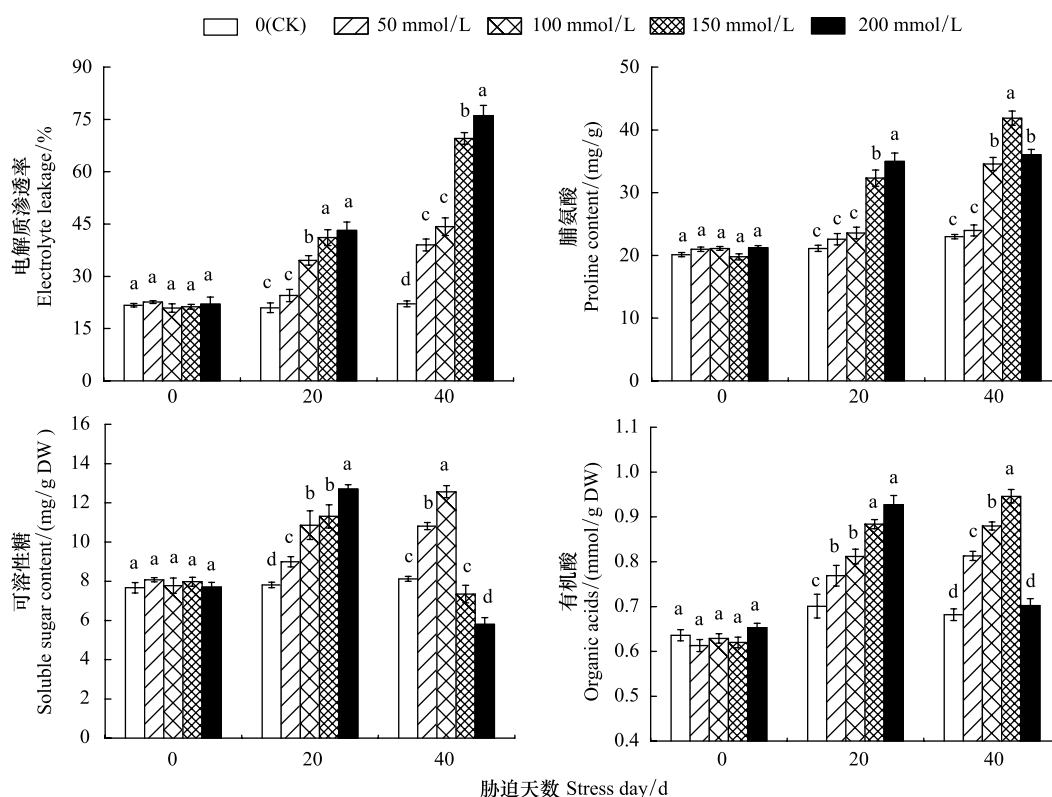


图5 盐碱复合胁迫对垂丝海棠叶片电导率及渗透调节物质的影响

Fig.5 Effects of saline-alkali combined stress on electrolyte leakage and osmolytes of *M. halliana*

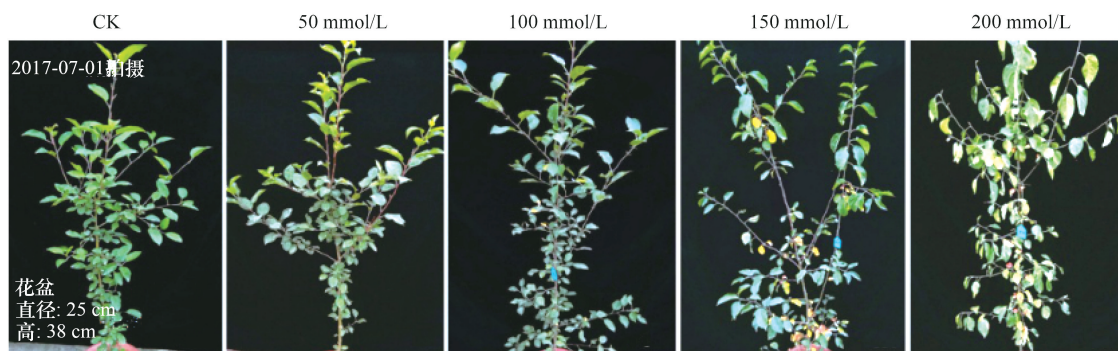


图6 混合盐碱复合胁迫对垂丝海棠叶片的影响

Fig.6 Effects of saline-alkali combined stress on *M. halliana* leaves

表 2 盐碱复合胁迫下垂丝海棠各指标的相关性分析

Table 2 The correlation analysis of <i>M. halliana</i> indexes under saline-alkali combined stress										
	P_n	G_s	C_i	T_r	WC	WUE	电解质渗透率	脯氨酸	可溶性糖	有机酸
P_n	1									
G_s	1 **	1								
C_i	0.992 **	0.989 **	1							
T_r	0.951 *	0.949 *	0.954 *	1						
WC	0.877 *	0.887 *	0.809	0.785	1					
WUE	0.09	0.103	0.026	-0.211	0.339	1				
电解质渗透率	-0.950 *	-0.956 *	-0.91 *	-0.832	-0.956 *	-0.364	1			
脯氨酸	-0.912 *	-0.91	-0.937 *	-0.824	-0.675	-0.161	0.856	1		
可溶性糖	0.284	0.296	0.214	-0.012	0.526	0.977 **	-0.541	-0.3	1	
有机酸	-0.445	-0.445	-0.498	-0.569	-0.143	0.442	0.295	0.6	0.394	1

	P_n	F_0	F_v/F_m	ETR	Y(II)	Y(NPQ)	Y(NO)	qP	qN	Chl T	Car
P_n	1										
F_0	-0.530	1									
F_v/F_m	0.854	-0.654	1								
ETR	0.983 **	-0.470	0.899 *	1							
$\Phi PSII$	0.965 **	-0.378	0.821	0.984 **	1						
Y(NPQ)	0.241	-0.949 *	0.422	0.178	0.090	1					
Y(NO)	-0.883 *	0.865	-0.885 *	-0.848	-0.784	-0.665	1				
qP	0.938 *	-0.679	0.973 **	0.946 *	0.877	0.421	-0.939 *	1			
qN	0.482	-0.959 *	0.707	0.471	0.387	0.923 *	-0.825	0.671	1		
Chl T	0.950 *	-0.323	0.826	0.982 **	0.996 **	0.03	-0.748	0.870	0.344	1	
Car	-0.826	0.552	-0.586	-0.721	-0.664	-0.312	0.77	-0.751	-0.355	-0.633	1

* 在 0.05 水平上显著相关; ** 在 0.01 水平上显著相关

表 4 主成分分析旋转后的成分载荷矩阵

Table 4 Rotated component matrix of principal component analysis							
	第一主成分	第二主成分	第三主成分		第一主成分	第二主成分	第三主成分
P_n	0.971	-0.233	0.028	ETR	0.952	-0.270	-0.145
G_s	0.975	-0.221	0.024	$\Phi PSII$	0.912	-0.380	-0.088
C_i	0.939	-0.304	0.111	Y(NPQ)	0.458	0.865	0.166
T_r	0.862	-0.503	-0.070	Y(NO)	0.968	0.248	0.045
WC	0.943	0.094	-0.287	qP	0.972	0.028	-0.195
WUE	0.314	0.935	0.164	qN	0.677	0.699	-0.100
电解质渗透率	0.996	0.055	-0.008	Chl T	0.888	-0.420	-0.157
脯氨酸	0.876	-0.198	0.436	Car	0.797	-0.076	0.403
可溶性糖	0.497	0.864	0.080	特征值	13.648	4.758	1.050
有机酸	0.306	-0.674	0.504	方差贡献率/%	68.241	23.790	5.250
F_0	0.710	0.691	0.132	累计贡献率/%	68.241	92.031	97.281
F_v/F_m	0.910	0.092	-0.400				

表 5 垂丝海棠不同盐碱复合处理的综合得分及其排名

Table 5 The comprehensive score and ranking of <i>M. halliana</i> under different saline-alkali combined stress					
处理	综合得分排名			综合得分(F)	综合得分排名
	PC1 (F1)	PC2 (F2)	PC3 (F3)		
CK	1.27859	-1.02958	-0.47346	0.602729	1
50	0.57937	0.35421	1.07995	0.536332	2
100	0.1193	1.50423	-0.20934	0.428277	3
150	-0.81466	-0.09173	-1.31366	-0.64672	4
200	-1.1626	-0.73713	0.91652	-0.92062	5

一般认为, P_n 降低主要受气孔和非气孔因素的影响^[15]。大量的研究表明, 限制光合作用的因素随着盐碱浓度的变化而动态变化, 气孔导度是限制低盐胁迫下 P_n 降低的主导因素, 而非气孔因素是影响高盐胁迫下 P_n 降低的主导因素^[16-17]。盐碱复合胁迫下, 随着胁迫时间的延长及盐浓度的增大, 垂丝海棠叶片 P_n 、 G_s 、 C_i 、 T_r 均呈降低趋势。根据 Farquhar^[18] 的观点 C_i 、 G_s 同时降低表示 P_n 降低是由气孔因素引起, 这说明气孔导度可能是限制垂丝海棠叶片 P_n 降低的主要原因。本研究认为, 气孔导度的变化可能是碱性盐引起的高 pH 刺激垂丝海棠根系产生物理或化学信号, 从而影响了叶片气孔导度和气体交换, 这与 Liu^[19] 研究结果一致。而 Yang 等^[4] 人的研究证实, G_s 降低是盐碱复合胁迫下植物对叶片 WC 降低的一种适应性响应, G_s 降低可以减少水分的散失, T_r 降低有助于植物体维持水分平衡, 减少盐分的运输, 降低盐分对叶片的毒害作用^[20]。相关性分析表明, P_n 与 G_s 呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 与 T_r 、WC 呈显著正相关 ($P < 0.05$), 这表明 G_s 和 T_r 的降低是垂丝海棠适应盐碱复合胁迫的重要机制, 且 WC 的降低也是影响垂丝海棠 P_n 降低的原因。此外, 随着胁迫时间的延长, 垂丝海棠叶片 WC 逐渐降低, 而 WUE 逐渐升高, 这表明植物可能通过降低 WC, 提高 WUE 来抵抗胁迫, WUE 增加可能是植物响应叶片含水量降低一种适应性反应, 对植物长期存活在胁迫环境下有重要意义。这与前人的研究结果一致^[21]。本研究中, 随着盐浓度的增加, WC、WUE 均在盐浓度 100 mmol/L 时, 达到最大值, 这与主成分研究结果不一致, 说明 100 mmol/L 盐碱处理是垂丝海棠适应胁迫的临界点, 也说明耐盐碱能力不能凭单个指标判断, 而应对多个指标进行综合评价。

3.2 垂丝海棠响应盐碱复合胁迫叶绿素荧光特性

叶绿素荧光参数可直接反映胁迫对光合作用的内在影响, F_0 、 F_v/F_m 的变化可推断反应中心的变化情况和可能的光保护机制^[22]。本试验表明, 随着胁迫时间的延长及盐浓度的增大, 垂丝海棠叶片的 F_0 、 F_v/F_m 、ETR 和 $\Phi PSII$ 均逐渐降低, 且显著低于 CK, 说明盐碱复合胁迫破坏了光合系统, 减弱了光能利用率, 抑制了光合电子传递活性。有研究表明, PS II 天线色素的热耗散常导致 F_0 降低, PS II 反应中心的破坏或可逆失活则引起 F_0 的增加, F_v/F_m 是衡量光抑制程度的重要指标, 可作为反映 PS II 活性中心光能转换效率的参数, F_v/F_m 降低表明叶片的 PSII 反应发生光抑制, 导致光能的利用能力减弱^[23-24]。垂丝海棠在胁迫 20 d, 盐浓度大于 100 mmol/L 时, F_v/F_m 、 F_0 显著降低, 说明此时发生了明显的光抑制, 但 PS II 反应中心未受损伤; 而胁迫 40 d 后, 盐浓度大于 100 mmol/L 时, F_0 显著增加, 说明此时类囊体膜结构发生变化, PS II 反应中心遭受破坏^[25]。这可能是胁迫中期垂丝海棠通过增加热耗散来保护 PS II 反应系统, 而胁迫后期, 失去了自我保护能力, 导致 F_0 急剧增加, 且 100 mmol/L 盐碱处理可能是 PS II 反应中心通过热耗散进行自我保护的临界点。本试验发现, 垂丝海棠叶片 qP、ETR 和 $\Phi PSII$ 均显著降低, 说明盐碱复合胁迫抑制 PSII 光合活力, 使光合电子传递受阻, 叶片光化学效率降低, 从而影响了光合作用^[26]。相关性分析表明, ETR、 $\Phi PSII$ 与 P_n 呈极显著正相关, qP 与 P_n 呈显著正相关, 说明 ETR、 $\Phi PSII$ 、qP 与光合作用密切相关, 其活性的大小是判断植物耐盐碱能力的重要指标。

植物遭受盐碱复合胁迫后, 光化学能量的转化受到抑制, 使 PSII 反应中心天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递, 需要通过启动保护性调节机制 (热耗散) 耗散过剩的光能, 避免光合器官受到损伤^[27]。Y (NPQ)、qN 等叶绿素荧光参数可反映植物耗散过剩光能为热的能力, 是一种自我保护机制, 对光合机构起一定的保护作用^[26]。盐碱复合胁迫下, 随着胁迫时间的延长及浓度的增大, 垂丝海棠叶片的 Y (NPQ)、Y (NO)、qN 总体升高, 而 qP 降低, 说明盐碱抑制垂丝海棠叶片的光合能力, 使其接受的光能过剩, 需要通过热耗散等调节方式来保护自身^[28]。本研究发现, 胁迫 40 d 后, Y (NPQ)、qN 在盐浓度 100 mmol/L 时达到最大值, 之后随盐浓度增大, 而急剧降低, 显著低于 CK, 说明垂丝海棠在适宜的胁迫时间及盐浓度下, 启动热耗散保护机制来抵御盐碱的危害, 超过一定的限度, 迅速失去自我保护能力, 开始受到损伤; 且盐浓度 100 mmol/L 是垂丝海棠叶片 PSII 开始失活或被破坏的临界点^[29], 这与 F_0 的变化一致。Y (NO) 是植物光损伤的重要指标, 其数值升高说明植物光合器官受到了损伤。本试验中, 垂丝海棠叶片在胁迫 40 d 后, 盐浓度大于 100 mmol/L 时, 数值迅速升高, 这说明盐浓度 100 mmol/L 为光合系统受到破坏的转折点, 这也证实了前面 F_0 、Y (NPQ)、qN 得出的结论。而相关性分析表明, 垂丝海棠 P_n 与 Y (NPQ)、qN 无相关性。叶黄素循环也是耗散过剩光能的重

要途径,对燕麦^[30]研究证实,盐胁迫下,PS II 电子传递活性下降,减少了 NADPH 和 ATP 的合成和需求,抑制 H⁺ 的跨类囊体转运,从而刺激了叶黄素循环保护机制。本研究中,ETR 和 Φ PSII 显著降低,Car 含量升高,说明盐碱复合胁迫下,垂丝海棠叶片也启动了叶黄素循环能量耗散机制来保护光合系统。这与张会慧等^[31] 研究结果一致。

3.3 垂丝海棠响应盐碱复合胁迫渗透调节特性

细胞膜对于维持胞内代谢环境的稳定具有重要的意义。电解质渗透率可以反应植物细胞在逆境条件下透性变化和细胞膜受损伤的程度,电解质渗透率含量越高,说明植物受伤害的程度越大^[32]。本研究表明,垂丝海棠叶片的电解质渗透率随着胁迫时间的延长及盐浓度的增大而急剧升高,说明盐碱复合胁迫破坏了垂丝海棠叶片的细胞膜,导致渗透物质外流,从而引起电导率上升。Dinneny^[33] 认为,盐碱复合胁迫下离子吸收平衡受阻,使 Na⁺ 浓度升高,对细胞产生专性毒害作用,从而引起电解质渗透率升高,而王仝珍等^[34] 研究证实,电解质渗透率升高是由于盐碱复合胁迫下,细胞内的渗透势升高,使各种膜系统产生渗透胁迫,从而破坏了膜结构的稳定性。有研究表明,细胞膜结构的稳定是植物正常进行光合作用的保障。由此可见,盐碱复合胁迫下,电解质渗透率的大小是判断垂丝海棠耐盐碱能力的重要指标,这与相关性研究结果一致。

渗透调节作用是植物抵御逆境的重要生理机制,植物可通过合成渗透调节物质(脯氨酸、可溶性糖、有机酸等)来调节细胞渗透平衡以增加自身的耐盐碱性,从而缓解盐碱复合胁迫对植物造成的伤害^[35]。本研究中,随着胁迫时间的延长,垂丝海棠叶片的脯氨酸、可溶性糖、有机酸含量大体均呈升高趋势,说明垂丝海棠可通过积累渗透调节物质来抵抗盐碱复合胁迫,这与前人的研究结果一致。胁迫 40 d 后,可溶性糖、有机酸含量在高盐浓度下急剧降低,说明垂丝海棠的渗透物质代谢系统受到破坏。这可能是胁迫后期由于碱性盐引起的高 pH 严重影响了叶片生理代谢活动,使其相关酶的合成受阻,这与刘铎^[36] 研究结果相似。有研究表明,脯氨酸的积累是植物响应盐碱复合胁迫的一种信号,也是自身出现的一种防御性行为,本试验中,垂丝海棠叶片的脯氨酸含量在低盐浓度下没有积累,而在高盐浓度下大量积累,这与 Yang^[37] (2007) 研究结果一致。说明脯氨酸不是渗透胁迫的产物,而是胁迫程度的产物。这可能是垂丝海棠对盐碱复合胁迫具有一定的耐受性,当超过耐受范围时大量积累脯氨酸,缓解盐碱复合胁迫带来的伤害,直至承受不住高盐高碱的胁迫作用而死^[6]。相关性分析表明,垂丝海棠 P_n 与脯氨酸呈显著负相关,与可溶性糖、有机酸无显著相关性,这说明脯氨酸含量可以评价垂丝海棠的耐盐碱能力。

3.4 垂丝海棠耐盐碱能力综合评价

植物的耐盐碱性与多个因素相关,指标单一化很难真实准确反映植物耐盐碱的实质,因此用多个指标进行植物耐盐碱能力的综合评价是必要的。本试验以垂丝海棠的 21 个相关指标为依据,对其进行相关性主成分分析。结果表明,植株的 P_n 与 G_s 、 C_i 、ETR、 Φ PSII 呈极显著正相关关系 ($P < 0.01$),与 T_r 、WC、qP、Chl T 呈显著正相关关系 ($P < 0.05$),与电导率、脯氨酸、Y(NO) 呈显著负相关关系 ($P < 0.05$)。因此,可用 G_s 、 C_i 、ETR、 Φ PSII、 T_r 、WC、qP、Chl T、电导率、脯氨酸、Y(NO) 等指标来评价垂丝海棠的耐盐碱能力。主成分研究结果表明,第一主成分(PC1)综合了 P_n 、 G_s 、 C_i 、 T_r 、WC、 F_0 、 F_v/F_m 、ETR、 Φ PSII、Y(NO)、qP、Chl T、Car、电解质渗透率、脯氨酸等指标的信息,第二主成分(PC2)综合了 WUE、Y(NPQ)、qN、可溶性糖、有机酸指标信息。第一主成分中, P_n 、 F_0 、 F_v/F_m 、ETR、 Φ PSII、Y(NO)、qP、Chl T、Car、电解质渗透率是损伤的重要指标, G_s 、 C_i 、 T_r 、WC 是调节光合作用的重要指标,脯氨酸是重要的渗透调节指标,这说明垂丝海棠主要通过降低 G_s 、 C_i 、 T_r 、WC 和大量积累脯氨酸来适应盐碱复合胁迫;第二主成分中,WUE 是节水指标,可溶性糖、有机酸是渗透调节指标,Y(NPQ)、qN 是热耗散保护指标,这说明垂丝海棠还通过提高 WUE、大量积累可溶性糖和有机酸、启动热耗散机制来抵御盐碱危害。此外,从主成分分析结果可得出,垂丝海棠在盐浓度大于 100 mmol/L 时,综合得分显著下降,说明垂丝海棠具有一定的耐盐碱性,在 50—100 mmol/L 混合盐碱条件下可以正常生长,盐浓度 > 150 mmol/L 条件不适宜生长(图 6)。

4 结论

低盐碱复合胁迫下(50、100mmol/L),垂丝海棠叶片主要通过降低 G_s 、 C_i 、 T_r 、WC,提高 WUE、大量积累渗透调节物质、启动热耗散机制来保持光合系统伤害与修复的动态平衡。高浓度(150、200 mmol/L)胁迫下动态平衡被打破,光合系统受到破坏,叶片失水萎蔫、干枯变黄,甚至死亡。PCA 和相关性分析表明,盐浓度 100 mmol/L 为耐盐碱阈值, G_s 、 C_i 、 T_r 、WC、Chl T、ETR、 Φ PSII、qP、Y(NO)、电解质渗透率、脯氨酸等指标可以评价垂丝海棠的耐盐碱能力。

参考文献(References):

- [1] 陈学森,韩明玉,苏桂林,刘凤之,过国南,姜远茂,毛志泉,彭福田,束怀瑞. 当今世界苹果产业发展趋势及我国苹果产业优质高效发展意见. 果树学报,2010,27(4):598-604.
- [2] Li Q, Yang A, Zhang W H. Efficient acquisition of iron confers greater tolerance to saline-alkaline stress in rice (*Oryza sativa* L.). Journal of Experimental Botany,2016,67(22):6431-6444.
- [3] Paz R C,Reinoso H,Espasabdin F D,Gonzalez Antivilo F A,Sansberro P A,Rocco R A,Ruiz O A,Mwenz A B. Alkaline,saline and mixed saline-alkaline stresses induce physiological and morpho-anatomical changes in *Lotus tenuis* shoots. Plant Biol,2014,16(6):1042-1049.
- [4] Yang J Y,Zheng W,Tian Y,Wu Y,Zhou D W. Effects of various mixed salt-alkaline stresses on growth, photosynthesis, and photosynthetic pigment concentrations of *Medicago ruthenica* seedlings. Photosynthetica,2011,49(2):275-284.
- [5] 孙璐,周宇飞,李丰先,肖木辑,陶冶,许文娟,黄瑞冬. 盐胁迫对高粱幼苗光合作用和荧光特性的影响. 中国农业科学,2012,45(16):3265-3272.
- [6] 李子英,丛日春,杨庆山,周健. 盐碱复合胁迫对柳树幼苗生长和渗透调节物质含量的影响. 生态学报,2017,37(24):1-8.
- [7] Kawaguchi S,Kitano T,Ito K,Minakata A. Sodium ion activity and electrical conductivity of poly (maleic acid) and poly (isobutylene-alt-maleic acid) in aqueous salt-free solution. Macromolecules,1991,24(23):6335-6339.
- [8] Koca H,Bor M,Özdemir F,Turkan I. The effect of salt stress on lipid peroxidation, antioxidative enzymes and proline content of sesame cultivars. Environmental & Experimental Botany,2007,60(3):344-351.
- [9] Redillas M C F R,Park S H,Lee J W,Kin Y S,Jeong JS,Jung H,Bang S W,Hahn T R,Kim J K. Accumulation of trehalose increases soluble sugar contents in rice plants conferring tolerance to drought and salt stress. Plant Biotechnology Reports,2012,6(1):89-96.
- [10] Guo R,Yang Z,Li F,Yan C R,Zhong X L,Liu Q,Xia X,Li H,Zhao L. Comparative metabolic responses and adaptive strategies of wheat (*Triticum aestivum*) to salt and alkali stress. BMC Plant Biology,2015,15(1):170-183.
- [11] Stepien P,Kobus G. Water relations and photosynthesis in *Cucumis sativus* L. leaves under salt stress. Biologia Plantarum,2006,50(4):610.
- [12] Carter D R,Cheeseman J M. The effect of external NaCl on thylakoid stacking in lettuce plants. plant cell and environment,1993,16:215-223.
- [13] Jia X M,Wang H,Svetla S,Zhu Y F,Hu Y,Cheng L,Zhao T,Wang Y X. Comparative physiological responses and adaptive strategies of apple *Malus halliana* to salt, alkali and saline-alkali stress. Scientia Horticulturae,2019,245:154-162.
- [14] 曹刚,张国斌,郁继华,马彦霞. 不同光质 LED 光源对黄瓜苗期生长及叶绿素荧光参数的影响. 中国农业科学,2013,46(6):1297-1304.
- [15] Chen W,Feng C,Guo W,Shi D,Yang C. Comparative effects of osmotic-, salt-and alkali stress on growth, photosynthesis and osmotic adjustment of cotton plants. Photosynthetica,2011,49(3):417-425.
- [16] Mafakheri A,Siosemardeh A,Bahramnejad B,Struik P C,Sohrabi Y. Effect of drought stress on yield, proline and chlorophyll contents in three chickpea cultivars. Australian Journal of Crop Science,2010,4:580-585.
- [17] 刘建新,王金成,王瑞娟,刘秀丽. 混合盐碱复合胁迫对燕麦幼苗矿物质离子吸收和光合特性的影响. 干旱地区农业研究,2017,35(1):178-184.
- [18] Farquhar G D,Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology,1982,33:317-345.
- [19] Liu J,Shi D C. Photosynthesis, chlorophyll fluorescence, inorganic ion and organic acid accumulations of sunflower in responses to salt and salt-alkaline mixed stress. Photosynthetica,2010,48(1):127-134.
- [20] Flowers T J,Yeo A R. Variability of sodium chloride resistance within rice (*Oryza sativa* L.) varieties. New Phytologist,1981,88(2):363-373.
- [21] Yang C W,Wang P,Li C Y,Shi D C,Wang D L. Comparison of effects of salt and alkali stresses on the growth and photosynthesis of wheat. Photosynthetica,2008,46(1):107-114.
- [22] 杨广东,朱祝军,计玉妹. 不同光强和缺镁胁迫对黄瓜叶片叶绿素荧光特性和活性氧产生的影响. 植物营养与肥料学报,2002,8(1):

115-118.

- [23] Sultana N, Ikeda T, Itoh R. Effect of NaCl salinity on photosynthesis and dry matter accumulation in developing rice grains. *environmental and experimental botany*. 1999, 42: 211-220.
- [24] 李辛, 赵文智. 荒漠区植物雾冰藜光合特性对混合盐碱复合胁迫的响应. *生态学报*, 2018, 38(4): 1183-1193.
- [25] 徐凯, 郭延平, 张上隆. 草莓叶片光合作用对强光的响应及其机理研究. *应用生态学报*, 2005, 16(1): 73-78.
- [26] 郭春芳, 孙云, 唐玉海, 张木清. 水分胁迫对茶树叶片叶绿素荧光特性的影响. *中国生态农业学报*, 2009, 17(3): 560-564.
- [27] 陈锋, 田纪春, 孟庆伟, 赵世杰. 短期高温胁迫对高产小麦品系灌浆后期旗叶光系统 II 功能的影响. *应用生态学报*, 2006, 17(10): 1854-1858.
- [28] 杨慧杰, 原向阳, 郭平毅, 董淑琦, 张丽光, 温银元, 宋喜娥, 王宏富. 油菜素内酯对阔世玛胁迫下谷子叶片光合荧光特性及糖代谢的影响. *中国农业科学*, 2017, 50(13): 2508-2518.
- [29] 王佩舒, 赵薇, 陈景玲, 杨喜田, 王谦, 寇渊博. 高温胁迫对冬小麦旗叶伤害的叶绿素荧光指标初探. *河南农业大学学报*, 2016(1): 25-32.
- [30] Lu C M, Qiu N W, Lu Q T. Photoinhibition and the xanthophyll cycle are not enhanced in the salt-adapted halophyte *Artemisia anethifolia* plants. *Physiologia Plantarum*, 2003, 118: 532-537.
- [31] 张会慧, 张秀丽, 李鑫, 许楠, 孙广玉. 盐胁迫下桑树叶片 D1 蛋白周转和叶黄素循环对 PS II 的影响. *林业科学*, 2013, 49(1): 99-106.
- [32] Ehlert B, Hinch D K. Chlorophyll fluorescence imaging accurately quantifies freezing damage and cold acclimation responses in *Arabidopsis* leaves. *Plant Methods*, 2008, 4(1): 1-7.
- [33] Dinnyes J R. Traversing organizational scales in plant salt-stress responses. *Current Opinion in Plant Biology*, 2015, 23: 70-75.
- [34] 王佳珍, 刘倩, 高娅妮, 柳旭. 植物对盐碱复合胁迫的响应机制研究进展. *生态学报*, 2017, 37(16): 5565-5577.
- [35] Sperdoui I, Moustakas M. Interaction of proline, sugars, and anthocyanins during photosynthetic acclimation of *Arabidopsis thaliana* to drought stress. *Journal of Plant Physiology*, 2012, 169(6): 577-585.
- [36] 刘铎, 丛日春, 党宏忠, 李庆梅, 刘德玺, 杨庆山. 柳树幼苗渗透调节物质对中、碱性钠盐响应的差异性. *生态环境学报*, 2014, (9): 1531-1535.
- [37] Yang C W, Choung J N, Kim C M, Li C Y, Shi D C, Wang D L. Osmotic adjustment and ion balance traits of an alkali resistant halophyte *Kochia sieversiana* during adaptation to salt and alkali conditions. *Plant Soil*, 2007, 294: 263-276.