

文章编号: 1001-3776 (2015) 03-0016-010

盐胁迫对海滨木槿幼苗生长及光合特性的影响

卢刚¹, 李贺鹏^{1*}, 张晓勉¹, 陈燕², 岳春雷¹, 高智慧³

(1. 浙江省林业科学研究院, 浙江 杭州 310023; 2. 浙江长征职业技术学院, 浙江 杭州 310023;
3. 浙江省林业技术推广总站, 浙江 杭州 310020)

摘要: 通过人工模拟的方法研究了 NaCl 胁迫 (0、0.3%、0.6%、0.9%) 对海滨木槿幼苗生长和光合特性的影响。结果表明: 除了 0.9% 处理组 1 株第 44 d 死亡, 盐胁迫对其他幼苗的生长影响不大; 海滨木槿的光合指标随盐胁迫浓度、胁迫时间的变化而动态变化, 至 30 d, 所有处理的叶绿素含量 (*Chl*) 恢复至正常水平, 0.3% 处理组的各指标中除了 R_d 和 *LCP* 外均恢复至正常水平, 0.6% 和 0.9% 处理组的各指标也得到不同程度的恢复; 胁迫 40 d, 除了 0.6% 处理组的 R_d 和 *LCP* 显著高于对照, 以及 0.9% 处理组的 P_{nmax} 显著低于对照 ($p < 0.05$) 外, 各指标基本恢复至对照水平; 研究表明海滨木槿不仅对盐胁迫具有一定的耐性, 且对胁迫伤害具有较强的自我恢复能力。

关键词: 海滨木槿; 盐胁迫; 光合特性; 耐盐; 生理特性; 光响应

中图分类号: S718.5

文献标识码: A

Effect of Salt Stress on Growth and Photosynthetic Characteristics of *Hibiscus hamabo* Seedlings

LU Gang¹, LI He-peng^{1*}, ZHANG Xiao-mian¹, CHEN Yan², YUE Chun-lei¹, GAO Zhi-hui³

(1. Zhejiang Forestry Academy, Hangzhou 310023, China; 2. Zhejiang Changzheng Vocational & Technical College, Hangzhou 310023, China; 3. Zhejiang Forestry Extension Administration, Hangzhou 310020, China)

Abstract: Simulated salt stress with 0, 0.3%, 0.6%, 0.9% of NaCl was conducted on 2-year seedling of *Hibiscus hamabo* to study effect on growth and photosynthetic characteristics. Net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), intercellular CO_2 concentrations (C_i) and others were determined on 10th, 20th, 30th and 40th day after salt stress treatments. The results showed that salt stress had no great effect on the growth of *H. hamabo* seedlings, expect one treated seedling (died 44 days after treatment) with 0.9% of NaCl. Photosynthetic parameters changed with variation of concentration and the first 20 days of the stress. At the 30th days of the stress, chlorophyll content (*Chl*) of each treatment recovered, and photosynthetic parameters of treatment with 0.3% recovered except dark respiration rate (R_d) and light compensation point (*LCP*), and that of treatment with 0.6% and 0.9% recovered varying degrees. At the 40th days of the stress, most of parameters recovered except R_d and *LCP* of seedlings treated with 0.6% was higher than that of the control, and maximum net photosynthetic rate (P_{nmax}) of seedlings treated with 0.9% was higher than that of the control. The result also indicated that *H. Hamabo* had strong tolerance to NaCl stress and could recovered from damage of NaCl.

Key words: *Hibiscus hamabo*; salt stress; salt toerance; photosynthetic characteristics; chlorophyll content

土壤盐渍化是世界性的资源环境和生态问题, 由于人类不断开发和不合理利用土地, 致使盐渍土和土壤次

收稿日期: 2014-12-12; 修回日期: 2015-03-25

基金项目: 浙江省省属科研院所专项项目 (2013F50002、2014F50017); 省院合作项目 (2013SY14); 浙江省重点科技创新团队项目 (2011R50027); “台州湾围垦区植物区系及耐盐性研究与种植示范”

作者简介: 卢刚 (1976-), 男, 浙江安吉人, 工程师, 硕士, 从事森林培育研究和林业技术推广; *通讯作者。

生盐渍化在世界各地不断加重, 已成为制约人类社会发展和进步的全球性难题^[1-2]。目前全球约有 $8 \times 10^6 \text{ km}^2$ 的盐渍化土地^[3], 大约 20% 的可耕地以及约 50% 的灌溉地不同程度地受到盐分的影响^[4]。目前我国拥有现代盐渍土、残余盐渍土和潜在盐渍土约 $9.9 \times 10^8 \text{ hm}^2$, 主要分布在沿海及干旱和半干旱地区^[5]。土壤盐分是限制植物生长和生产的主要环境因子之一^[6], 盐胁迫对植物造成的伤害是多方面的, 包括渗透胁迫、离子毒害和细胞内离子平衡的破坏等, 使植物生长受到抑制, 光合速率下降, 衰老加速, 植株最终死亡等^[7-8]。光合作用作为绿色植物最重要的生理代谢过程之一, 光合作用对逆境胁迫伤害最为敏感^[9], 因此研究盐胁迫对光合作用的影响, 对于阐明植物的盐害机理、提高植物耐盐性、改良盐渍地等有重要意义。

海滨木槿 (*Hibiscus hamabo*) 是锦葵科 (Malvaceae) 木槿属 (*Hibiscus*) 落叶灌木或小乔木, 在 20 世纪 80 年代初被鉴定命名^[10], 原产在我国浙江定海、镇海, 舟山岛西部及长山寺等几个小岛, 奉化缸山岛等亦有少量分布; 江苏北部, 福建云霄县, 广东陆丰及徐闻的海滨, 日本、朝鲜也有分布^[11-12]。海滨木槿根系发达, 对土壤的适应能力和抗风力强, 能耐短时期的水涝, 抗干旱和寒冷, 能抵御冬季 -10°C 的低温, 是华东沿海地区优良的沿海防护林树种。目前, 关于海滨木槿的研究主要集中在种质资源分布情况及引种驯化^[12]、种子种苗繁育研究^[13-19], 以及盐胁迫、水淹胁迫下生理生化特性方面的研究^[20-27], 另外对潮间带海滨木槿的光合特性研究也有相关报道^[28-29], 但关于 NaCl 胁迫条件下海滨木槿的光合特性和生理特性未见有系统研究报道。

本试验通过对海滨木槿幼苗进行不同浓度 NaCl 处理, 研究不同盐胁迫阶段下幼苗生长、光合特性及相关生理的变化, 探讨海滨木槿叶片光合特性对长期盐胁迫响应特征, 为充分利用滩涂、盐碱地发展种植提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验材料为 2 年生实生苗。于 2012 年 6 月上旬进行盆栽, 每盆栽植 1 株。花盆选用规格为: 上口直径 30.5 cm, 下口直径 20.0 cm, 高 24.0 cm。栽培基质为苗圃熟土, 其理化特性分别为全氮 0.677 g/kg、全磷 0.448 g/kg、速氮 65.962 mg/kg、速磷 7.547 mg/kg、速钾 200.755 mg/kg、有机质 17.430 g/kg。正常浇水培育, 并进行适当管护。经过 1 个多月的室外炼苗, 于 7 月中旬移入温室大棚, 选取长势一致的苗木进行 NaCl 胁迫处理。试验设置 1 个对照和 3 个强度的胁迫处理, 即对照组 (浇水) (ck)、0.3% (低盐)、0.6% (中盐) 和 0.9% (高盐), 每组试验各设置 3~4 个重复。

1.2 光合—光响应曲线和叶绿素荧光参数的测定

利用 LI-6400 便携式光合作用测定系统 (Licor, USA) 对光响应曲线进行测定。选取自顶端向下的第 3、4 片叶片, 采用标准叶室 (2 cm × 3 cm) 并使用红蓝光源 (red blue 6400-02B), 设定光合有效辐射为 0、20、50、100、200、400、600、800、1 000、1 200、1 500、2 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 测定叶片净光合速率 (P_n)、叶片气孔导度 (G_s)、胞间 CO_2 浓度 (C_i) 等指标, 气孔限制值 (L_s) 通过下列公式计算:

$$L_s = 1 - C_i/C_a$$

式中, C_a 为大气 CO_2 浓度。

选用标准荧光叶室 (6400-40 Default Fluorometer) 进行叶绿素荧光参数的测定。首先采用配套的暗适应叶夹对各个处理相同部位功能叶进行 30 min 的遮光处理, 立即测定其初始荧光 (F_0)、最大荧光 (F_m)、最大光化学效率 (F_v/F_m)。选取的叶片与光合—光响应曲线测量的相同。

每隔 10 d 测定一次, 即 2012 年 8 月 4 日、8 月 14 日、8 月 24 日和 9 月 3 日, 均为晴朗天气。

1.3 叶绿素含量的测定

选取与测定光合作用和叶绿素荧光相同位置和发育阶段的叶片, 用纯丙酮、无水乙醇和蒸馏水的混合液法提取叶绿素, 并用紫外分光光度计测定吸光值, 然后根据公式计算得出叶绿素总含量^[30]。

1.4 数据处理与分析

采用非直角双曲线模型对光响应曲线进行拟合^[31]:

$$P_n = \frac{AQY \times PAR + P_{n\max} - \sqrt{(AQY \times PAR + P_{n\max})^2 - 4AQY \times PAR \times k \times P_{n\max}}}{2k} - R_d$$

式中： P_n 为净光合速率 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)； AQY 为表观量子效率 ($\mu\text{mol} \cdot \mu\text{mol}^{-1}$)； PAR 为光合有效辐射 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)； $P_{n\max}$ 为最大净光合速率 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)； k 为曲线的曲角； R_d 为暗呼吸速率 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。利用在 $0 \sim 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的 P_n 对 PAR 进行线性回归，直线在 X 轴上的截距为光补偿点 ($LCP, \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)；当 $P_n = P_{n\max}$ 时， PAR 的值即为光合作用光饱和点 ($LSP, \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) [32]。

应用 SPSS13.0 统计分析软件进行统计分析，并采用 LSD 法进行多重比较和显著性检验；应用 Origin7.5 进行数据图绘制。

2 结果与分析

2.1 盐胁迫下海滨木槿幼苗的生长情况

观察发现，盐胁迫对海滨木槿生长造成一定影响。施盐后 7d，0.9%处理组中少量叶片变黄，枝条顶端 2、3 片叶片变枯、变干；4 株幼苗叶片在第 10 天萎焉，顶端叶片变枯；第 16 天，0.6%处理组叶片稍显萎焉，0.9%处理组叶片萎焉；第 22 天，0.6%处理组变化不大，0.9%处理组增加几片黄叶；第 27 天，0.6%处理组叶片显萎焉；0.9%处理组少量萎焉叶片脱落；第 32 天，0.6%处理组变化不大，0.9%处理组出现部分干枯叶片；第 38 天，0.6%处理组变化不大，0.9%处理组 1 株叶片接近全干，其它叶片萎焉；第 44 天，0.6%处理幼苗生长正常，0.9%处理组 1 株死亡，其它变化不大；第 47 天，0.6%处理幼苗生长正常，0.9%处理组变化不大；第 56 天后，所有正常生长的植株变化不大。

2.2 盐胁迫下海滨木槿幼苗叶片总叶绿素含量的响应

不同盐浓度和胁迫时间对海滨木槿幼苗叶片总叶绿素含量产生不同的影响见图 1。胁迫初期 (10 d)，叶片叶绿素含量随着盐浓度的增加而呈递减趋势，方差分析显示处理组都显著低于对照组 ($p < 0.05$)，同时 0.3% 的处理组显著高于 0.9% 的处理组 ($p < 0.05$)，说明盐度胁迫影响叶片叶绿素含量，并且高盐度胁迫的影响更加显著；随着时间的延长 (20 d)，海滨木槿叶片叶绿素含量与初期相比有一定程度的恢复，0.3% 的处理组与对照差异不显著 ($p > 0.05$)，但 0.6% 和 0.9% 处理组都显著低于对照 ($p < 0.05$)；随着处理时间的进一步延长 (30 d 和 40 d)，所有处理组的叶绿素含量已恢复至对照水平，并且在第 30 天还略高于对照组，但不同处理组之间都差异显著 ($p > 0.05$)。这些结果说明海滨木槿能够耐受一定浓度的盐胁迫。

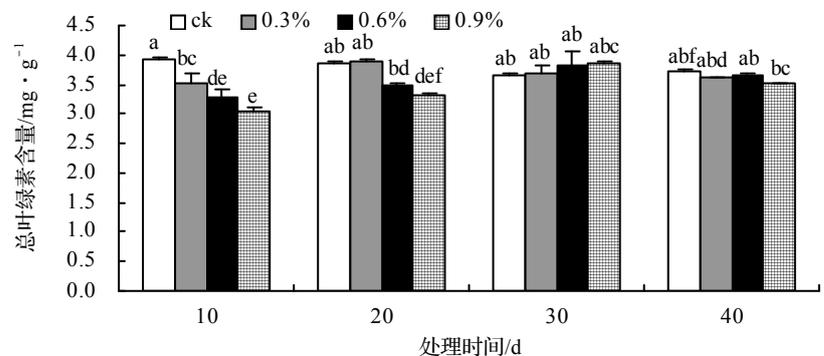


图 1 盐胁迫对海滨木槿幼苗叶片总叶绿素含量的影响

Figure 1 Effect of NaCl stress on total chlorophyll content in leaves of *H. hamabo* seedling
不同字母表示处理间在 0.05 水平有显著差异，下同

2.3 盐胁迫下海滨木槿幼苗气体交换参数对 PAR 的响应

2.3.1 P_n 植物光合作用光响应曲线反映了光强与植物 P_n 的关系，不同盐度胁迫影响了海滨木槿的光合速率 (图 2)。盐度胁迫初期 (图 2A) 海滨木槿叶片的光合效率明显下降，且随着盐度浓度的增加而明显下降，其中 0.9% 的处理组海滨木槿的光合速率基本在 0 点波动。在处理第 20 天 (图 2B)，盐胁迫的抑制作用达到最强，0.3% 的处理组稍高于 0.6% 和 0.9% 的处理组，而后两组处理的光合速率几乎在 0 点波动。随着胁迫时间的延长，海滨木槿的 P_n 得到一定恢复，其中 0.3% 处理组的 P_n 几乎恢复到与对照相似的水平 (图 2C)；0.6% 的处理组稍高于 0.9% 的处理组，其 P_n 最大值超过 3.0，而 0.9% 的处理组 P_n 最大值也在 2.0 以上。随着时间的进一步延长 (第 40 天)，不同盐度的处理组都得到明显恢复，0.6% 的处理组的 P_n 已经接近 0.3% 处理组的水平；而 0.9% 处理组的

P_n 最大值达到 3.0。这些结果说明海滨木槿的光合作用在胁迫条件下受到了影响, 但是随着时间的延长, 盐度胁迫对植物光合作用的抑制作用呈减弱的趋势, 证实了海滨木槿对盐度胁迫有较好的适应性; 另外随着盐度浓度的增强, 其对植物光合作用的影响越明显。

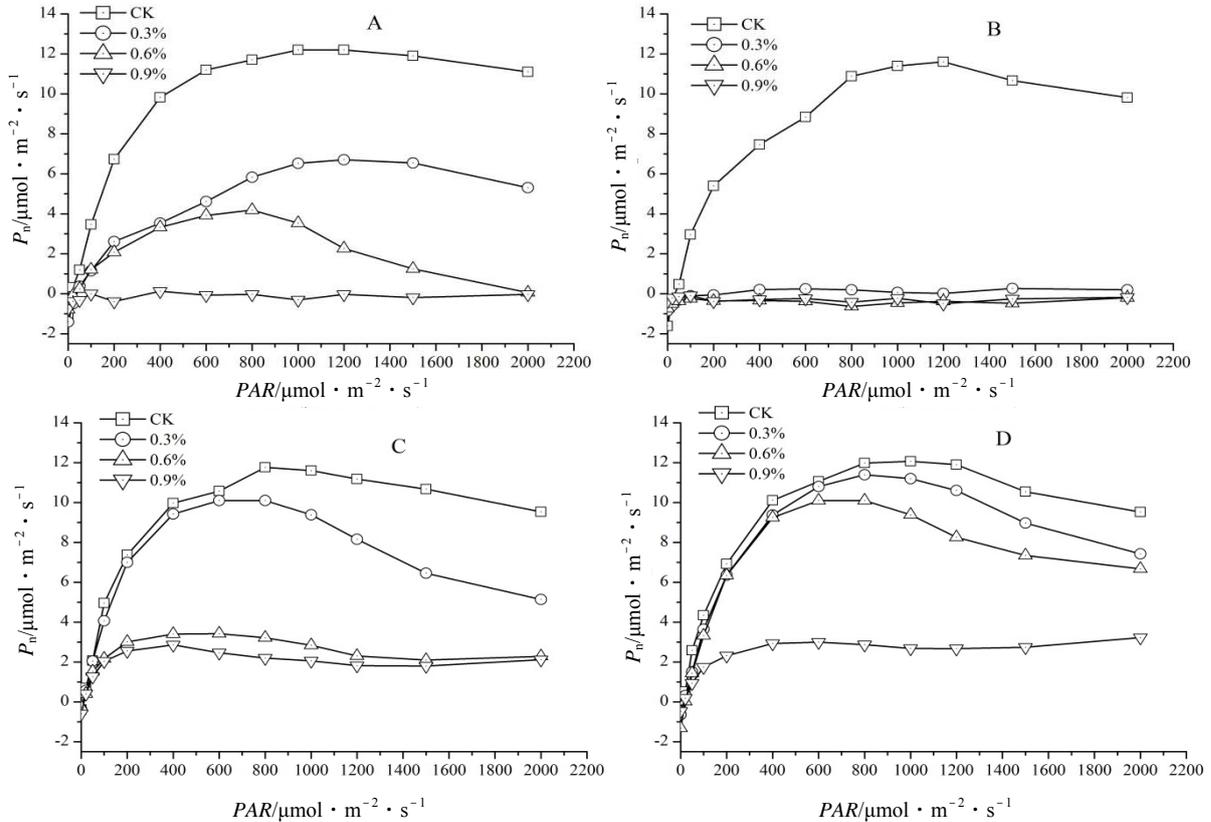


图 2 盐胁迫对海滨木槿幼苗叶片的 P_n -PAR 响应

Figure 2 Effect of NaCl stress on responses of P_n to PAR in *H. hamabo* seedling leaves

注: A、B、C 和 D 分别代表盐胁迫的第 10、20、30 和 40 天, 下同。

2.3.2 G_s 盐胁迫明显抑制了海滨木槿叶片 G_s , 并且呈现明显的阶段性变化, 但在总体上是随着盐胁迫浓度的增加而 G_s 呈逐渐降低的变化 (图 3)。在胁迫初期 (10 d) 受到的抑制作用稍强 (图 3A), 在胁迫中期 (20 d) 受到抑制作用最强 (图 3B); 在胁迫中后期 (30 d) G_s 得到一定的恢复, 在 PAR 低于 1 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 0.3% 处理组的 G_s 高于对照组 (图 3C); 在胁迫后期 (40 d), 0.3% 和 0.6% 处理组的 G_s 恢复到较高水平, 并且在 PAR 低于 1 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 0.3% 和 0.6% 处理组的 G_s 高于对照组 (图 3D)。这表明盐胁迫下不同阶段的 G_s 呈现不同的变化, 随着时间的延长海滨木槿在低、中浓度盐胁迫下的 G_s 得到明显升高, 而高浓度则明显降低了 G_s 。

2.3.3 C_i 盐胁迫下不同处理阶段的 C_i 受到一定影响 (图 4)。胁迫初期, 0.9% 的处理组的 C_i 低于对照组, 在 PAR 低于 100 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, C_i 随着光合有效辐射强度的逐渐升高而呈下降的变化, 但在 PAR 处于 200 ~ 1 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, C_i 呈波动的变化 (图 4A); 0.3% 和 0.6% 处理组的 C_i 随着光合有效辐射强度的增强呈先降低后略有升高的变化, 但均低于对照组。胁迫中期, 低盐、中盐、高盐 3 个处理浓度都高于对照组 (图 4B)。胁迫中后期, 除了 0.3% 处理的 C_i 高于对照外, 其他中、高浓度处理组的 C_i 均低于对照 (图 4C)。胁迫后期, 3 个处理组的 C_i 基本与对照组有相似的变化趋势, 并且 C_i 均接近对照组 (图 4D)。这表明盐胁迫下, 海滨木槿叶片的细胞间隙 CO_2 浓度下降, 表明经叶片气孔扩散进入叶肉细胞的 CO_2 浓度下降, 从而不能满足叶片进行正常光合作用的需要, 导致 C_i 下降; 盐胁迫下, 细胞间隙 CO_2 浓度有所上升, 表明叶肉细胞光合能力进一步减弱, 对 CO_2 的利用减少, 导致 CO_2 过剩, 光合产物相应减少, 这可能是盐胁迫下叶肉细胞本身光合能力下降所致。

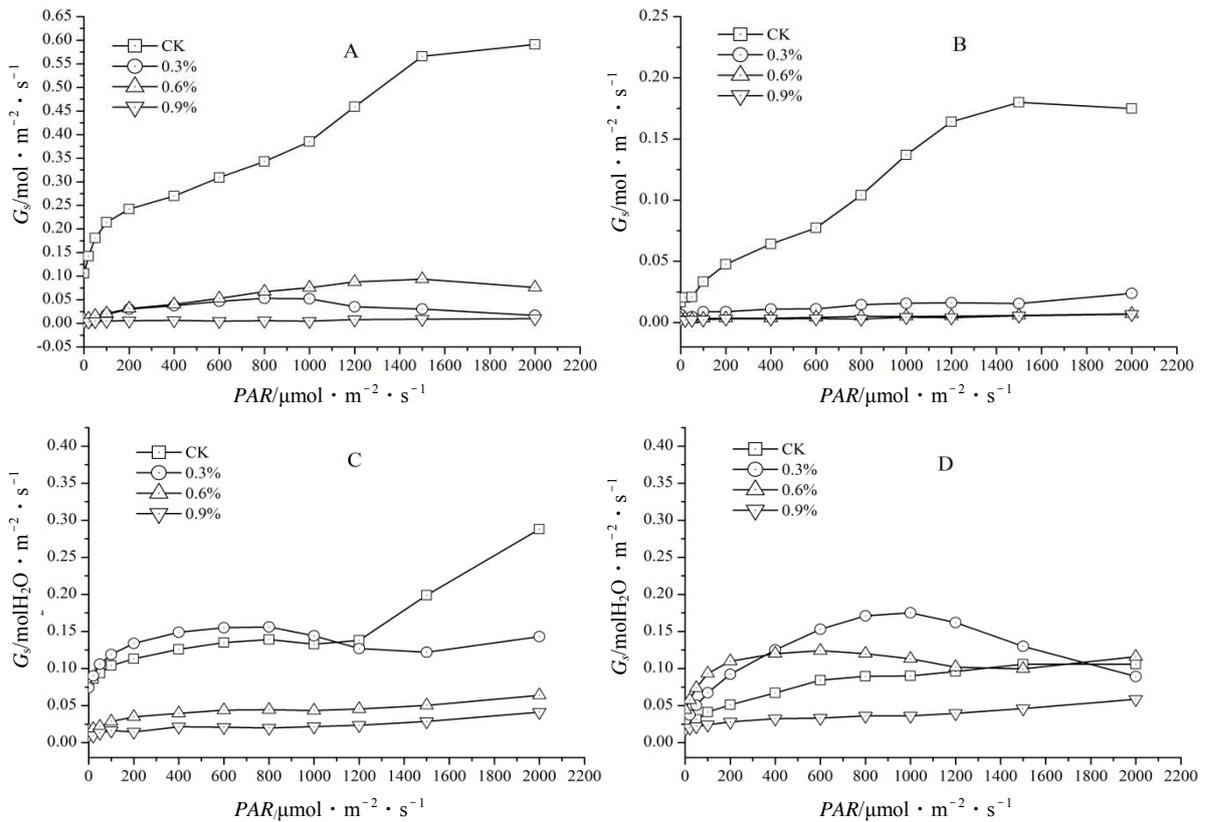


图3 盐胁迫对海滨木槿幼苗叶片 G_s -PAR 的影响

Figure 3 Effect of NaCl stress on responses of G_s to PAR in *H. hamabo* seedling leaves

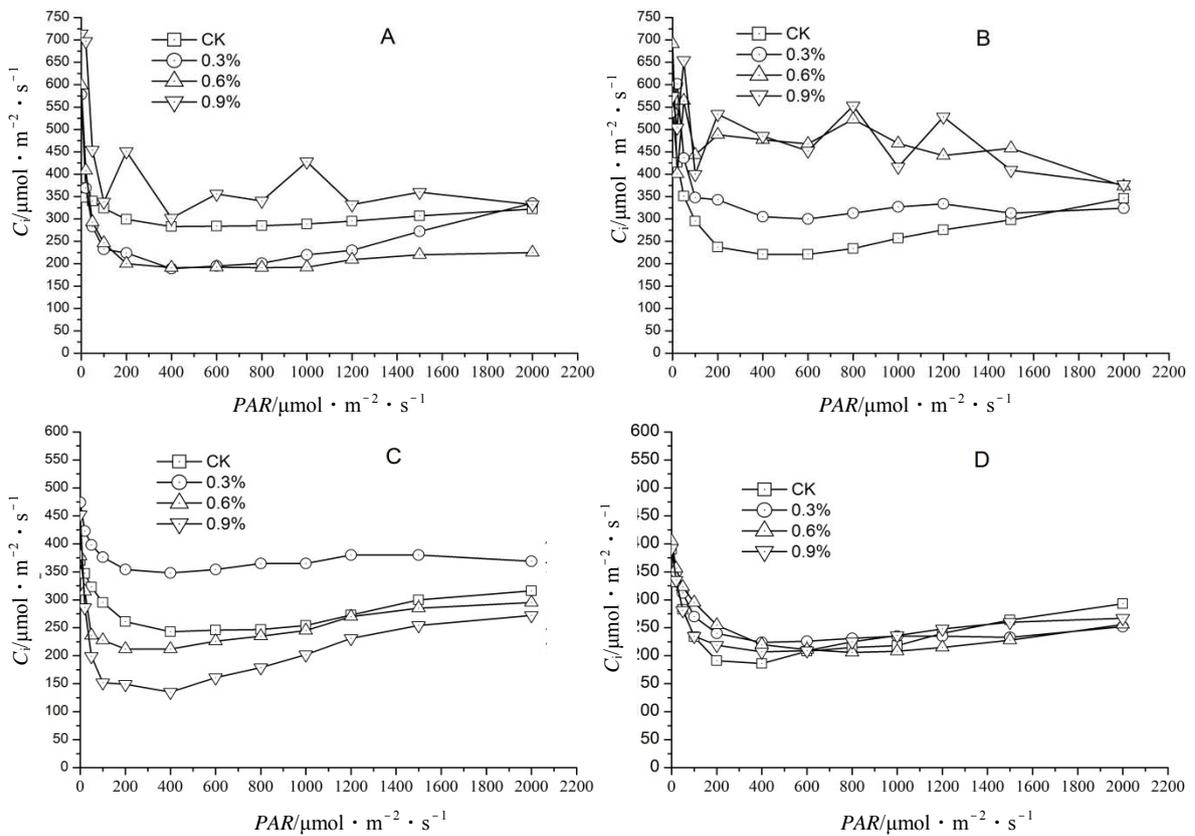


图4 盐胁迫对海滨木槿幼苗叶片 C_i -PAR 的影响

Figure 4 Effect of NaCl stress on responses of C_i to PAR in leaves of *H. hamabo* seedling

2.4 盐胁迫下海滨木槿幼苗 L_s 对 PAR 的响应

盐胁迫下海滨木槿幼苗叶片 L_s 随着处理时间和处理浓度的不同而变化 (图 5)。胁迫初期 (图 5A), 各处理随着 PAR 的增强, L_s 不断增大, PAR 达到 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右时, 随着 PAR 的增强, L_s 趋于稳定; 0.3% 和 0.6% 处理组的 L_s 基本上高于对照组, 而 0.9% 处理组则相对低于对照, 并且在 PAR 处于 $200 \sim 2\,000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 范围时, L_s 处于波动的变化; 胁迫中期 (图 5B), 各处理组的 L_s 均低于对照, 并且随盐胁迫浓度的增加, L_s 下降越明显; 同时, 在 PAR 处于 $200 \sim 1\,500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 范围时, 0.6% 和 0.9% 处理组的 L_s 呈波动的变化。胁迫中后期 (图 5C), 除了 0.3% 处理 L_s 低于对照外, 其他中、高浓度处理组均高于对照。胁迫后期 (图 5D), 随着 PAR 的变化, 其气孔限制值与胞间 CO_2 浓度的变化一致。由此可见, 盐胁迫在不同时间阶段对植物 L_s 影响存在差异, 并且随着处理浓度的变化呈差异性的变化。

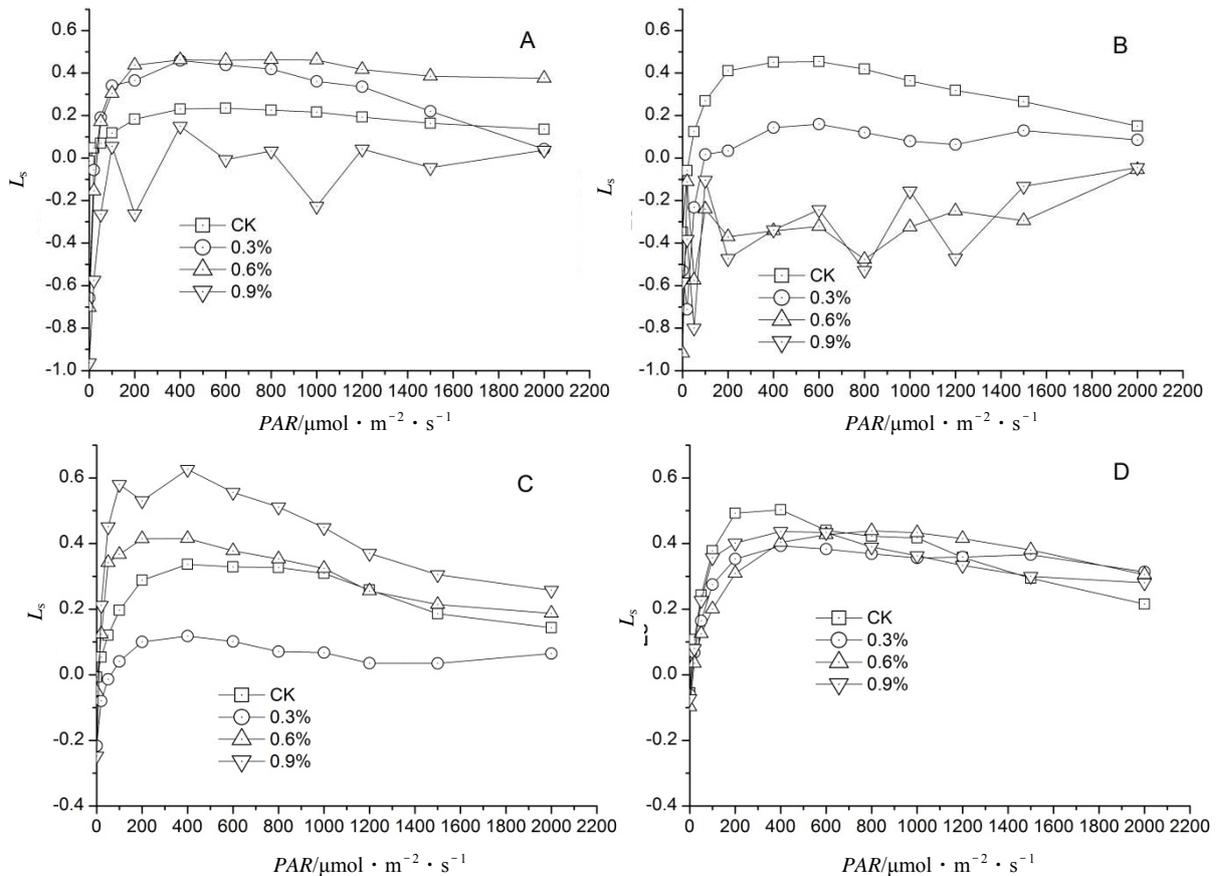


图 5 盐胁迫对海滨木槿幼苗叶片 L_s — PAR 的影响

Figure 5 Effect of NaCl stress on responses of L_s to PAR in leaves of *H. hamabo* seedling

2.5 盐胁迫对海滨木槿幼苗叶片叶绿素荧光的影响

F_v/F_m 、 F_v/F_0 分别反映了光系统 II (PS II) 反应中心原初光能转化效率和 PS II 潜在的光化学活性, 常用来表征植物是否处于被胁迫状态。在试验初期 (10 d), 处理组的 F_v/F_m 随着盐度浓度的增加呈逐渐下降的变化趋势 (图 6), 且显著低于对照组 ($p < 0.05$), 0.3% 的处理组显著高于 0.9 的处理组 ($p < 0.05$), 同时高于 0.6% 的处理组, 但差异不显著 ($p > 0.05$); 随着处理时间的延长, F_v/F_m 得到明显恢复, 除了 0.9% 的处理组在 20 d 和 30 d 以及 0.6% 的处理组在 30 d 时有明显差异 ($p < 0.05$) 外, 其他已经无显著差异 ($p > 0.05$)。上述结果表明盐胁迫初期对海滨木槿幼苗的光合器官发生严重的光抑制, 高度盐度的胁迫更加明显, 但随时间的延长, 其抑制作用逐渐减弱。

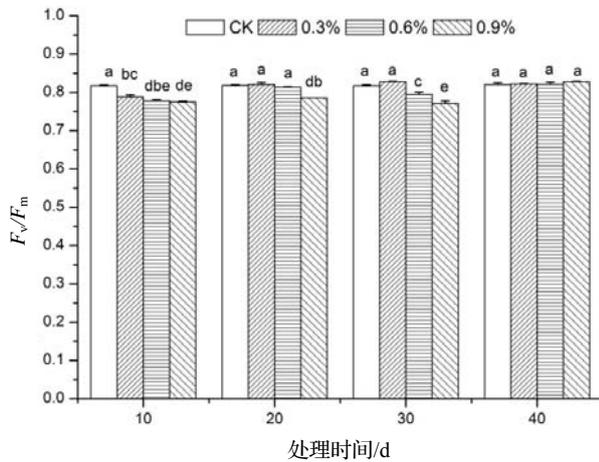


图6 盐胁迫对海滨木槿幼苗叶片 PS II 最大光化学效率的影响 ($P < 0.05$)

Figure 6 Effect of NaCl stress F_v/F_m in leaves of *H. hamabo* seedling

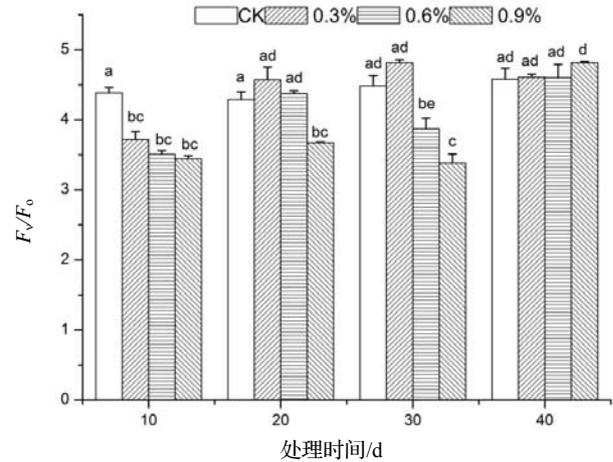


图7 盐胁迫对海滨木槿幼苗叶片 PS II 潜在光化学效率的影响 ($P < 0.05$)

Figure 7 Effect of NaCl stress on F_v/F_o in leaves of *H. hamabo* seedling

从图7可以看出,在盐度胁迫初期(10 d)处理组的 F_v/F_o 逐渐降低,都显著低于对照组 ($p < 0.05$),但处理组之间都差异不显著 ($p > 0.05$);随着处理时间的延长(20 d),0.3%和0.6%的处理组已恢复至对照组的水平 ($p > 0.05$),但0.9%处理组显著低于对照组 ($p < 0.05$);30 d的 F_v/F_o 变化趋势与20 d的相似,其中0.6%处理组还明显低于20 d的处理组 ($p < 0.05$);第40天,各处理组都与对照组的 F_v/F_o 无显著差异 ($p > 0.05$)。这说明在盐度胁迫下,叶片光能转化效率在初期受到抑制作用,但到试验末期基本得以恢复,叶片光合机构的功能随着时间延长也逐渐显现。

2.6 盐胁迫对海滨木槿幼苗叶片光合响应曲线参数的影响

从表1可以看出,处理组的AQY在前30天中都显著低于对照 ($p < 0.05$),而在胁迫后期(40 d)时与对照差异不显著,但略低于对照;随着胁迫浓度的增加,AQY基本上呈显著或者明显下降的变化。暗呼吸速率(R_d)在各处理时间段随着胁迫浓度的变化呈不同的变化,胁迫初期(10 d)的 R_d 呈先升高、下降再升高的变化,其中0.3%处理组的 R_d 显著高于中盐、高盐浓度的处理组 ($p < 0.05$);胁迫中期(20 d)的 R_d 随着胁迫浓度的升高呈逐渐下降的变化,并且显著低于对照 ($P < 0.05$);胁迫中后期(30 d)的 R_d 都显著低于对照 ($p < 0.05$),但随着胁迫浓度的升高而 R_d 呈逐渐升高的变化;盐分胁迫后期(40 d),各处理组的 R_d 基本恢复正常水平,甚至0.6%处理组的 R_d 显著高于其他各试验组 ($p < 0.05$)。光补偿点(LCP)在胁迫初期和中期(10 d和20 d)

表1 盐分胁迫对海滨木槿幼苗叶片的光合生理参数的影响
Table 1 Effect of NaCl stress on photosynthetic parameters in leaves of *H. hamabo* seedling

处理类型		AQY	R_d	LCP	P_{nmax}
时间/d	浓度/%	$/\mu\text{mol} \cdot \mu\text{mol}^{-1}$	$/\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	$/\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	$/\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$
10	ck	0.0383±0.0027a	0.75±0.08ab	19.5±2.6a	13.28±0.53a
	0.3	0.0189±0.0012b	0.96±0.04ac	50.4±10.3bc	8.28±1.29b
	0.6	0.0138±0.0018b	0.50±0.08b	35.9±6.4b	3.60±1.02c
	0.9	0.0066±0.0011c	0.64±0.04b	97.3±15.8c	0.89±0.18d
20	ck	0.0345±0.0056a	1.17±0.11a	33.8±3.7a	13.20±1.31a
	0.3	0.0073±0.0012b	0.79±0.03b	106.9±21.3b	1.20±0.11b
	0.6	0.0046±0.0008b	0.66±0.04b	143.9±22.5b	0.64±0.10c
	0.9	0.0045±0.0007b	0.35±0.02c	77.1±12.3b	0.71±0.13c
30	ck	0.0532±0.0041a	0.43±0.02a	8.0±1.4a	12.28±0.84a
	0.3	0.0367±0.0034b	0.05±0.01b	1.4±0.8b	9.37±1.57a
	0.6	0.0244±0.0029b	0.09±0.01b	3.6±0.4b	3.83±0.52b
	0.9	0.0252±0.0011b	0.30±0.03c	11.7±1.3a	3.24±0.35b
40	ck	0.0487±0.0038a	0.32±0.04a	6.7±0.8a	12.60±0.95a
	0.3	0.0349±0.0142a	0.35±0.02a	10.0±1.1ab	11.05±1.11a
	0.6	0.0371±0.0058a	0.79±0.12b	21.3±4.6b	9.73±1.13a
	0.9	0.0216±0.0129a	0.32±0.09a	14.7±3.2ab	4.05±0.22b

注: 同列数据每个处理阶段中不同小写字母表示处理间在0.05水平存在显著性差异。

都呈显著升高的变化 ($p < 0.05$), 随着胁迫浓度的逐渐升高初期的 LCP 呈先升高、后降低、再升高的变化, 而中期的 LCP 呈逐渐升高, 最后下降的变化, 说明在胁迫条件下海滨木槿对弱光的利用率提高; 胁迫中后期的随着胁迫浓度的升高而呈逐渐升高的变化, 但是低盐、中盐浓度的 LCP 显著低于对照 ($p < 0.05$), 说明该时期的盐分胁迫降低了海滨木槿的对弱光的利用率; 胁迫后期各处理组的 LCP 在都明显恢复, 除了 0.6% 处理的 LCP 显著高于对照 ($p < 0.05$) 外, 其他都明显高于对照但差异不显著 ($p > 0.05$), 说明该阶段盐分胁迫下的海滨木槿对弱光的利用率明显提高。盐分胁迫不同程度的降低了植物的最大净光合速率 (P_{nmax}), 并且随着胁迫浓度的增加而呈逐渐降低的变化, 说明盐分胁迫不同程度地抑制了植物的 P_{nmax} 。

2.7 盐分胁迫下海滨木槿幼苗叶绿素含量和光合生理特性指标的相关性分析

盐分胁迫下海滨木槿叶片中总叶绿素含量与表观量子效率呈显著正相关关系 (表 2), 并且分别与最大净光合速率和暗呼吸速率呈正相关关系, 但差异不显著, 其中与 P_{nmax} 接近正相关关系 (其相关系数为 0.493, $p = 0.052$); 另外 AQY 与光补偿点 (LCP) 呈负相关关系。 AQY 与 P_{nmax} 呈极显著正相关关系, 而与 LCP 呈极显著负相关关系。 P_{nmax} 与 LCP 呈极显著负相关关系。当盐分胁迫降低了海滨木槿叶片的总叶绿素含量时, 显著降低了植物的净光合速率, 各光合生理指标间呈显著或极显著的正相关关系。

表 2 盐胁迫对海滨木槿叶片叶绿素含量和光合生理指标的相关性分析 (n=48)

指标	相关系数				
	<i>Chl</i>	<i>AQY</i>	R_d	P_{max}	<i>LCP</i>
<i>Chl</i>	1.000				
<i>AQY</i>	0.526*	1.000			
R_d	0.076	-0.135	1.000		
P_{nmax}	0.493	0.905**	0.183	1.000	
<i>LCP</i>	-0.396	-0.791**	0.416	-0.656**	1.000

注: 表中*表示 $p < 0.05$, **表示 $p < 0.01$ 。

3 讨论与结论

3.1 盐分胁迫下海滨木槿幼苗生长

海滨木槿是海岸带基干林带、盐碱地绿化的优良造林树种^[33]。研究证实海滨木槿对盐碱有很强的耐受性, 它不仅能在 pH 8.0~8.6、含盐量达 1.1%~1.5% 的滩涂泥土中正常生长, 也能在 pH 5.5~6.5 的酸性土中旺盛生长, 对土壤的适应能力强, 是典型的盐生植物^[21]。本研究结果与上述研究结果相一致, 但是本试验中死亡 1 株, 可能是短期内高盐环境影响植物的正常代谢水平导致死亡。

3.2 盐分胁迫下海滨木槿幼苗叶片的光合特性

叶绿体是植物光合作用的场所, 也是对盐胁迫最敏感的细胞器^[34], 叶绿素含量不仅是直接反映植物光合能力的重要指标, 也是衡量植物耐盐性的重要生理指标之一^[35]。在盐胁迫条件下不同植物叶绿素合成与分解的反应机制各异^[36-37]。本研究结果中试验初期盐胁迫下总叶绿素含量均呈现下降趋势, 且随着胁迫强度的增加而下降, 但随着处理时间的延长, 总叶绿素含量呈明显上升的趋势, 并在试验末期基本恢复, 这可能是作为盐生植物, 在 NaCl 胁迫下海滨木槿耐盐机制启动, 致使叶片叶绿素含量表现出波动的变化趋势^[25]。不同浓度和处理时间的盐胁迫下海滨木槿的叶绿素含量变化规律不明显, 这与其他的研究相一致^[22,25]。这进一步证实海滨木槿在盐胁迫条件下, 胁迫初期海滨木槿叶片中叶绿素的含量变化与胁迫浓度变化相一致, 可能是初期胁迫条件造成了叶绿素的破损, 但随着时间的延长盐生植物的耐盐机制启动, 叶绿素合成逐渐增加, 进而恢复至正常水平。

叶绿素是植物进行光合作用的主要化学物质, 不仅是吸收和传递光能的载体, 同时也是电子传递过程中必不可缺的电子传递体, 是光合作用的必要条件, 它的增加可以明显提高植物的光合能力^[38-39]。盐胁迫条件下海滨木槿光响应曲线的变化趋势基本上与植物叶片叶绿素含量的变化一致, 胁迫条件下不同程度地抑制了海滨木槿叶片的光合速率, 这与自然滩涂消浪林^[28]和模拟潮汐水淹^[29]条件下海滨木槿的研究结果一致。另外相关性分析发现, 不同处理时间和处理浓度的总叶绿素含量与最大净光合速率呈正相关关系 (相关系数 0.493, $p = 0.052$), 进一步证实了叶绿素含量的变化影响着植物的光合速率。

光合系统 II 的光化学效率 F_v/F_m 和 F_v/F_o 可反映逆境胁迫对植物光合系统的破坏程度。在盐胁迫下枸杞^[40]、葡萄^[41]等植物的 F_v/F_m 和 F_v/F_o 均不同程度地降低。本研究中海滨木槿在中、高盐胁迫下 F_v/F_m 和 F_v/F_o 均在中

后期(30 d)时低于对照,表明 NaCl 胁迫破坏叶绿体光合机构,PS II 反应中心受损,抑制光合作用的原初反应,阻碍光合电子传递的过程,明显降低 PS II 原初光能转换效率,抑制 PS II 潜在活性^[42-43],最终导致净光合速率的显著下降,这是植物在逆境下以降低光合速率等为代价维持自身生长的需要。

一般认为胁迫使 P_n 降低的因素包括气孔限制和非气孔限制,如果胁迫使 G_s 降低而叶肉细胞仍在活跃地进行光合, C_i 降低而 L_s 增加, P_n 降低是典型的气孔限制所致;如果叶肉细胞本身光合能力降低,使其利用 CO_2 的能力降低, C_i 增加而 G_s 、 L_s 降低, P_n 降低是非气孔限制所致^[44]。本研究中胁迫初期,低盐(0.3%)、中盐(0.6%)浓度处理的海滨木槿的 G_s 和 C_i 同时下降而 L_s 增加,其 P_n 降低是气孔限制;而高盐(0.9%)浓度处理组的 C_i 增加而 G_s 和 L_s 同时下降,其 P_n 降低属于非气孔限制。胁迫中期,各处理组的 C_i 均增加,而 G_s 和 L_s 则同时下降,此时各处理组的 P_n 降低均属于非气孔限制。胁迫中后期,中盐、高盐浓度胁迫的 C_i 和 G_s 同时下降而 L_s 增加,属于气孔限制;低盐度胁迫的 C_i 增加,而 L_s 下降,而 G_s 在 PAR 高于 $1\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时是下降的, P_n 降低属于非气孔限制,但是在 PAR 低于 $1\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时 G_s 是增加的,此时的 P_n 降低既不属于非气孔限制,又不属于气孔限制。胁迫后期,除了高盐浓度处理组的 G_s 稍低外,其他处理的 G_s 、 C_i 、 L_s 等均接近对照,并且随着 PAR 可能略有升高或者降低,并不是严格属于气孔限制或者非气孔限制。这些结果证实,限制光合作用的气孔因素和非气孔因素二者之间并不是相对独立的,而是随着胁迫时间的长短和胁迫浓度的变化而处于动态变化中^[45];另外长期胁迫过程中每个时期植物所表现的光合生理生态特性,可能会更好的反映出植物的耐受特性。

盐胁迫对海滨木槿幼苗的 AQY 、 R_d 、 $P_{n\max}$ 、 LCP 等具有明显影响。海滨木槿作为盐生植物,各光合参数对盐胁迫的响应在不同胁迫阶段表现明显差异,并且随着时间的延长,各光合生理参数逐渐恢复,进一步证实海滨木槿对 NaCl 胁迫具有一定的耐性,且对胁迫伤害具有一定的修复能力^[22]。

综上所述,海滨木槿对 NaCl 胁迫具有较强的耐受能力,并且各光合生理参数与盐有着密切关系;盐胁迫条件下,光合生理参数的光响应呈现出一定的适应性,对胁迫伤害具有较强的自我恢复能力,可以作为滨海盐碱地绿化的优良树种。另外,胁迫条件下不同时期的光合生理参数不仅能更好地反映植物的生态特性,对于了解植物对胁迫环境的适应策略与机制,以及耐性树种的选育等方面都有重要意义。

参考文献:

- [1] Munns R. Comparative physiology of salt and water stress [J]. *Plant Cell Environ*, 2002, 25 (2): 239–250.
- [2] 杨劲松. 中国盐渍土研究的发展历程与展望[J]. *土壤学报*, 2008, 45 (5): 835–837.
- [3] Munns R. Genes and salt tolerance: bringing them together [J]. *New Phytol*, 2005 (167): 645–663.
- [4] Sun J, Chen S, Dai S, *et al.* NaCl-induced alternations of cellular and tissue ion fluxes in roots of salt-resistant and salt-sensitive poplar species[J]. *Plant Physiol*, 2009, 149 (2): 1 141–1 153.
- [5] 张建锋, 张旭东, 周金星, 等. 世界盐碱地资源及其改良利用的基本措施[J]. *水土保持研究*, 2005, 12 (6): 28–30.
- [6] Allakhverdiev SI, Sakamoto A, Nishiyama Y, *et al.* Ionic and osmotic effects of NaCl-induced inactivation of photosystems I and II in *Synechococcus* sp[J]. *Plant Physiol*, 2000, 123 (3): 1 047–1 056.
- [7] Munns R. Physiological processes limiting plant growth in saline soils: Some dogmas and hypotheses [J]. *Plant cell Environ*, 1993, 16 (1): 15–24.
- [8] 秦景, 贺康宁, 谭国栋, 等. NaCl 胁迫对沙棘和银水牛果幼苗生长及光合特性的影响[J]. *应用生态学报*, 2009, 20 (4): 791–797.
- [9] Yeo A R, Caporn S J M, Flower T J. The effect of salinity upon photosynthesis in rice (*Oryza saliva* L.) gas exchange by individual leaves in relation to their salt content [J]. *J Exp Bot*, 1985, 36 (8): 1 240–1 248
- [10] 范文涛. 海滨木槿——中国锦葵科植物一新记录[J]. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 1986, 12 (4): 454–455.
- [11] 浙江植物志编辑委员会. 浙江植物志(第四卷)[M]. 杭州: 浙江科学技术出版社, 1993.
- [12] 俞慈英, 徐树华. 海滨木槿的驯化及开发利用前景[J]. *林业科学研究*, 1999, 12 (2): 210–213.
- [13] 薄鹏飞, 孙秀玲, 宋杰, 等. NaCl 胁迫对海滨木槿种子萌发及 Na^+ 、 K^+ 含量的影响[J]. *安徽农业科学*, 2008, 36 (8): 3 098–3 100.
- [14] 商宏艳, 张士花, 杜希华. 不同盐处理对海滨木槿种子离子含量及抗氧化酶活性的影响[J]. *山东师范大学学报(自然科学版)*, 2009, 24 (4): 117–120.

- [15] 徐森富, 汪成丽. 不同温度浸种对海滨木槿种子发芽率的影响[J]. 中国园艺文摘, 2010 (10): 51, 193.
- [16] 崔大练, 马玉心, 俞兴伟, 等. Zn^{2+} 对海滨木槿种子萌发及根伸长抑制效应的研究[J]. 种子, 2011, 30 (1): 45–48.
- [17] Li Junmin, Liao Jingjing, Guan Ming, *et al.* Salt tolerance of *Hibiscus hamabo* seedlings: a candidate halophyte for reclamation areas [J]. *Acta Physiol Plant*, 2012 (34): 1 747–1 755.
- [18] 於朝广, 殷云龙, 芦治国, 等. 海滨木槿耐寒良种嫩枝扦插繁殖技术[J]. 现代农业科技, 2012 (24): 180, 191.
- [19] 王小雪, 孙海菁, 刘芸, 等. 浓硫酸处理对海滨木槿 10 个家系种子萌发的影响[J]. 应用生态学报, 2012, 23 (11): 2 968–2 974.
- [20] 杨华, 杜国坚, 汪奎宏. 胁迫环境下海滨木槿生理特性的研究[J]. 浙江林业科技, 2008, 28 (3): 43–47.
- [21] 薄鹏飞, 孙秀玲, 孙同虎, 等. NaCl 胁迫对海滨木槿抗氧化系统和渗透调节的影响[J]. 西北植物学报, 2008, 28 (1): 113–118.
- [22] 李会欣, 吴明, 方炎明, 等. NaCl 胁迫对海滨木槿叶片生理特性的影响[J]. 植物资源与环境学报, 2010, 19 (3): 55–61.
- [23] 王秀丽, 张获, 刘红梅, 等. 海滨木槿耐盐性的初步研究[J]. 上海交通大学学报, 2010, 28 (3): 248–254.
- [24] 黄超群, 屠娟丽, 周金. 盐胁迫对海滨木槿叶片生理指标的影响[J]. 浙江农业科学, 2010 (4): 773–774, 778.
- [25] 芦治国, 殷云龙, 於朝广, 等. NaCl 胁迫条件下木槿嫁接苗和扦插苗及其砧木海滨木槿的生理差异[J]. 植物资源与环境学报, 2011, 20 (4): 49–57.
- [26] 孙宏丽, 商宏艳, 姚叶, 等. NaCl 与 KCl 处理对海滨木槿生长特性的影响[J]. 山东林业科技, 2011 (6): 13–16, 20.
- [27] 王宗星, 吴统贵, 虞木奎, 等. 模拟海平面上升对海滨木槿渗透调节的影响[J]. 生态科学, 2011, 30 (4): 389–392.
- [28] 周和锋, 房聪玲, 李会欣, 等. 潮间带消浪林海滨木槿光合作用的初步研究[J]. 福建林业科技, 2009, 36 (2): 255–258.
- [29] 吴统贵, 虞木奎, 张翠, 等. 两种消浪植物光合特征对起垄高度的响应[J]. 辽宁工程技术大学学报 (自然科学版), 2010, 29 (4): 674–677.
- [30] 陈福明, 陈顺伟. 混合液法测定叶绿素含量的研究[J]. 浙江林业科技, 1984, 4 (1): 4–8.
- [31] Farquhar GD, Van Caemmerer S. Modeling of photosynthetic response to environmental conditions[A]. Lange O L, Nobel P S, Osmond C B. *Physiological Plant Ecology II. Encyclopedia of Plant Physiology*[M]. New Series, Berlin: Springer-Verlag, 1982. 549–587.
- [32] 刘宇锋, 萧浪涛, 童建华, 等. 非直线双曲线模型在光合光响应曲线数据分析中的应用[J]. 中国农学通报, 2005, 21 (8): 76–79.
- [33] 王奇志, 陈雨, 孙浩, 等. 木槿属植物海滨木槿的研究进展[J]. 中国野生植物资源, 2012, 31 (3): 8–10.
- [34] 刘建福. NaCl 胁迫对澳洲坚果叶片生理生化特性的影响[J]. 西南师范大学学报 (自然科学版), 2007, 32 (4): 25–29.
- [35] 任艳芳, 何俊瑜. NaCl 胁迫对茼蒿幼苗生长和光合性能的影响[J]. 华北农学报, 2008, 23 (4): 149–153.
- [36] Strogonov BP. Structure and function of plant cell in saline habitats: new trends in the study of salt tolerance [M]. New York: John Wiley & Sons, Inc, 1973. 78–80.
- [37] 刁丰秋, 章文华, 刘友良. 盐胁迫对大麦叶片类囊体膜组成和功能的影响[J]. 植物生理学报, 1997, 23 (2): 105–110.
- [38] Nieva FJJ, Castillo JM, Luque CJ, *et al.* Ecophysiology of tidal and non-tidal population of the invading cordgrass *Spartina densiflora*: Seasonal and diurnal patterns in a Mediterranean climate [J]. *Estuar Coast Shelf Sci*, 2003 (57): 919–928.
- [39] Plus M, Aubry I, Verlaque M, *et al.* Seasonal variations in photosynthetic irradiance response curves of macrophytes from a Mediterranean coastal lagoon [J]. *Aquat Bot*, 2005 (81): 157–173.
- [40] 许兴, 郑国琦, 周涛, 等. 宁夏枸杞耐盐性与生理生化特征研究[J]. 中国生态农业学报, 2002, 10 (3): 70–73.
- [41] 邢庆振, 郁松林, 牛雅萍, 等. 盐胁迫对葡萄幼苗光合及叶绿素荧光特性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2011, 29 (3): 96–100.
- [42] Everard JD, Gucci R, Kann SC, *et al.* Gas exchange and carbon partitioning in the leaves of celery (*Apium graveolens* L.) at various levels of root zone salinity [J]. *Plant Physiol*, 1994, 106 (1): 281–292.
- [43] Shabala SN, Shabala SI, Martynenko AI, *et al.* Salinity effect on bioelectric activity growth Na^+ accumulation and chlorophyll fluorescence of corn leaves: a comparison survey and prospects for screening [J]. *Aust J Plant Physiol*, 1998, 25 (5): 609–616.
- [44] Farquhar GD, Sharkey TD. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Annu Rev Plant Physiol*, 1982 (33): 317–345
- [45] 郑国琦, 许兴, 徐兆祯, 等. 盐胁迫对枸杞光合作用的气孔与非气孔限制[J]. 西北农业学报, 2002, 11 (3): 87–90.