

油莎豆幼苗应对盐碱胁迫的光合生理响应机制

唐榕, 郭晨荔, 梁培鑫, 郭睿, 王腾飞, 何皇成, 刘建国*

(石河子大学新疆兵团绿洲生态农业重点实验室, 新疆 石河子, 832003)

摘要: 对油莎豆幼苗在不同浓度盐胁迫和碱胁迫下的光合生理响应进行研究, 揭示其耐盐机制以及抗盐碱能力阈值, 为油莎豆在新疆大面积种植及合理划分种植区域提供理论基础。试验选用2种中性盐(NaCl , Na_2SO_4)和2种碱性盐(NaHCO_3 , Na_2CO_3), 分别按2:1的比例配成相应溶液进行胁迫处理, 盐、碱胁迫处理低、中、高浓度分别为80、160、320 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 和40、80、120 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, 培养于室内光温培养箱中, 在出苗15 d后, 测量叶绿素含量, 光合参数, 荧光参数等指标。结果表明: 在盐、碱胁迫下随胁迫程度的增加叶绿素a含量(Chl a)、叶绿素b含量(Chl b)、总叶绿素含量(Chl T)、类胡萝卜素含量(Car)、光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)呈下降趋势, 最大荧光(F_m)、实际光化学效率($\Phi\text{PS II}$)、最大光化学效率(F_v/F_m)、光化学猝灭系数(qP)被抑制, 非调节性能量耗散($Y(\text{NO})$)升高。其中 P_n 与 G_s 、 T_r 、Chl a, 呈极显著正相关($P < 0.01$), 与Car、Chl T、 F_m 、 $\Phi\text{PS II}$ 、 qP ($P < 0.05$)成显著正相关, 与 $Y(\text{NO})$ 表现为显著负相关。因此油莎豆在盐、碱胁迫下光合速率下降主要与 G_s 、 T_r 、Chl a的降低有关。且油莎豆在盐碱胁迫下可通过降低 G_s 、 T_r 、叶片含水量(WC)和提高水分利用效率(WUE)以及启动热耗散机制来维持水分的供给和光合系统的动态平衡。在不同盐成分处理中表现为同浓度下碱胁迫抑制程度均大于盐胁迫。

关键词: 油莎豆; 盐碱胁迫; 光合色素; 光合作用参数; 叶绿素荧光参数

中图分类号: S565.9

文献标识码: A

文章编号: 1007-9084(2022)03-0632-10

Photosynthetic physiological response mechanism of *Cyperus esculentus* L. seedlings under saline alkali stress

TANG Rong, GUO Chen-li, LIANG Pei-xin, GUO Rui, WANG Teng-fei, HE Huang-cheng, LIU Jian-guo*

(Key Laboratory of Oasis Ecology Agriculture of Xinjiang Bingtuan, Shihezi University, Shihezi 832003, China)

Abstract: The objective of this study was to explore the photosynthetic physiological responses of *Cyperus esculentus* seedlings under different concentrations of saline-alkali stress, and to reveal the salt tolerance mechanism and salt-alkali resistance ability, it was expected to provide a theoretical basis for large-scale cultivation and reasonable planting areas division of *C. esculentus* in Xinjiang. Two kinds of neutral salts (NaCl and Na_2SO_4) and two alkaline salts (NaHCO_3 and Na_2CO_3) were used to prepare the corresponding solution at the ratio of 2:1 for stress treatment. The low, medium and high concentrations were 80, 160, 320 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ and 40, 80, 120 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, respectively for salt and alkaline stress treatments. The chlorophyll content, photosynthetic parameters and fluorescence parameters were measured after 15 days of seedling emergence. The results showed that the contents of chlorophyll a (Chl a), chlorophyll b (Chl b), total chlorophyll (Chl T), carotenoid content (Car), net photosynthesis (P_n), stomatal conductance (G_s) and transpiration rate (T_r) were decreased, while the maximum fluorescence (F_m), actual photochemical efficiency ($\Phi\text{PS II}$), maximal photochemical efficiency (F_v/F_m) and photochemical quenching coefficient (qP) were inhibited, and non regulatory energy dissipation ($Y(\text{NO})$) was increased with the stress degree increasing. We observed that P_n positively correlated with G_s , T_r , Chl a ($P < 0.01$), and with Car, Chl T, F_m , $\Phi\text{PS II}$, qP at 0.05 level, but negatively correlated with $Y(\text{NO})$. These results suggested that the main reason of the decrease of photosynthetic rate under saline-alkali stress is related to the decrease of G_s , T_r and Chl a. Moreover, the dynamic balance of water supply and photosynthetic system could be maintained by reducing G_s , T_r , leaf water content (WC), increasing water

收稿日期: 2021-03-12

基金项目: 国家重点研发课题(2016YFC0501406); 国家大学生创新创业训练项目(202010759003)

作者简介: 唐榕(1997-), 女, 研究生, 研究方向为作物生理生态, E-mail: 1554342592@qq.com

通讯作者: 刘建国(1968-), 男, 博士, 教授, 研究方向为农田生态环境与农作制度, E-mail: l-jianguo@126.com

use efficiency (WUE) and initiating heat. There was higher inhibition degree of alkaline stress than that of salt stress at the same concentration.

Key words: *Cyperus esculentus* L.; saline-alkali stress; photosynthetic pigment; photosynthetic parameters; chlorophyll fluorescence parameters

油莎豆(*Cyperus esculentus* L.)起源于北非尼罗河流域,是一种块茎含油的草本能源植物,具有耐贫瘠、抗干旱、耐盐碱、产量高、易栽种、病虫害少等优良特点^[1,2]。油莎豆集油、粮、饲功能于一体,极具开发利用价值。油莎豆块茎含油量25%左右,淀粉35%左右^[3]。每公顷块茎干重产量可达8520 kg,产油量超过2550 kg,约为大豆的4倍、油菜的2倍、花生的1.5倍^[4]。油莎豆油既可做食用油也可制成生物柴油,作为绿色替代能源,又可加工成各类食品,美味可口^[5,6]。新疆地处我国西北内陆干旱、半干旱地区,光热水等自然资源条件与北非尼罗河流域相似,沙性土壤地域较多,在油莎豆种植上具有巨大潜力^[1]。

土壤盐碱化和次生盐碱化是世界性问题,严重影响着农业生产。新疆作为典型的干旱半干旱地区,其降水量小、蒸发量大、土壤含盐量高,据统计其各类盐碱土面积已达 $1.336 \times 10^7 \text{ hm}^2$ ^[7],约占全国盐碱土地的36.8%。新疆地域广阔,南、北疆气候及其它环境条件差异较大,土壤中盐分组成有较大差异。其中,塔里木盆地、吐鲁番盆地等南疆地区,土壤中盐分主要以碳酸盐、硫酸盐为主,该地区土壤碱性盐含量较高,导致pH值较高。而北疆的伊犁、玛纳斯地区,因降水较多、 Cl^- 淋洗强烈,土壤中主要以氯化物、硫酸盐等中性盐为主^[8]。前人研究发现,在盐胁迫下环境通过渗透伤害和离子毒害,影响植物的生长,而碱胁迫环境下还伴有高pH值,对植物影响更大。当根系附近土壤pH值升高时 Fe^{2+} 、 Mg^{2+} 、 Ca^{2+} 等一些金属离子开始沉积,同时伴随着无机阴离子的减少,影响植物对矿质营养的吸收,造成营养胁迫^[9,10]。此外, Mg^{2+} 作为叶绿素合成的必要元素, Mg^{2+} 的沉淀,也会使得叶绿素合成受阻,光合作用减弱。Yang等人^[11]研究表明,随着盐浓度和pH的增大,苜蓿叶片中净光合速率、气孔导度和胞间 CO_2 浓度均有所下降。同时盐碱胁迫下植物光系统II(PS II)反应中心会受到损伤,使PS II的光合作用活力和光合电子传递被抑制^[12],叶绿体结构损伤,参与光反应和卡尔文循环的酶和蛋白下调^[13]。而不同植物叶片色素含量还与其抗盐碱性和盐碱的种类、浓度有关。目前虽对植物在盐碱胁迫

下的生理响应已有大量研究,但油莎豆作为新兴油料作物对其认知还不深入,特别是对盐碱胁迫的光合响应机制及盐碱胁迫的浓度效应尚不明确。本试验通过对油莎豆幼苗在不同浓度盐胁迫和碱胁迫下的光合生理响应进行研究,揭示其耐盐碱机制,为油莎豆在新疆大面积种植及合理规划种植区域提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料

以“中油莎1号”品种为材料,选取籽粒饱满、大小一致、无虫眼的种子。

1.2 试验设计

实验选用2种中性盐(NaCl 、 Na_2SO_4)和2种碱性盐(NaHCO_3 、 Na_2CO_3),分别按2:1的比例配成相应溶液进行胁迫处理。设盐胁迫和碱胁迫2个处理组,每组设3个浓度梯度,分别用低浓度、中浓度、高浓度表示,经前期预备试验,设定盐胁迫低、中、高浓度依次为80、160、320 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$,碱胁迫低、中、高浓度依次设定为40、80、120 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$,共计6个盐、碱胁迫组合,对照(CK)为蒸馏水+营养液,共7个处理(表1)。

1.3 方法

选取成熟饱满的油莎豆种子,用5%的次氯酸钠溶液消毒15 min,蒸馏水冲洗5~10次。将种子浸没在各处理下低浓度处理液中48 h(对照处理以蒸馏水浸没),充分吸水后置于装有湿润蛭石的发芽盒中,在培养箱中25℃黑暗萌发3 d,每天补水一次保持湿润,3 d后从中选取露白种子备用。在19 cm×12 cm×10 cm的发芽盒中装入225 g经121℃下高温灭菌后的蛭石,再加入300 mL蒸馏水或相应的盐溶液并搅拌均匀,挑选10粒露白种子均匀摆放在蛭石表面,覆盖100 g蛭石,后均匀浇灌200 mL相应处理溶液,出苗后每隔5 d用1/2 Hoagland营养液浇灌1次。将其置于恒温培养箱中,昼/夜温度为30℃/25℃,时间为14 h/10 h,湿度75%。每天11:00采用称重补水法及时补充水分,以保持其盐浓度不变。

1.4 测定指标和方法

1.4.1 叶绿素含量 幼苗生长15 d后,取油莎豆

表1 各处理液盐分组成、摩尔比及pH值
Table 1 Salt composition, molar ratio and pH of solutions for mixed salt treatments

处理 Treatment		盐分组成及摩尔比 Salt composition and molar ratio				盐碱浓度 Saline al- kali concentration	pH
		NaCl	Na ₂ SO ₄	NaHCO ₃	Na ₂ CO ₃	/(mmol·L ⁻¹)	
盐胁迫 Salt stress	CK	0	0	0	0	0	6.87
	低 Low	2	1	0	0	80	7.06
	中 Medium	2	1	0	0	160	8.21
	高 High	2	1	0	0	320	9.44
碱胁迫 Alkali stress	低 Low	0	0	2	1	40	10.12
	中 Medium	0	0	2	1	80	10.26
	高 High	0	0	2	1	120	10.36

中上部功能叶,擦净表面污物后剪碎混匀,每个处理称取0.2 g,均分成3份,分别放入于研钵中,加少量石英砂和碳酸钙粉及10 mL 95%乙醇研磨至组织变白,静止3~5 min后过滤至25 mL棕色容量瓶,以乙醇定容。分别在波长665 nm、649 nm和470 nm下测定吸光度A₆₆₅、A₆₄₉和A₄₇₀。各光合色素含量计算公式为:

叶绿素A浓度(Chl a)=13.95A₆₆₅-6.88A₆₄₉

叶绿素B浓度(Chl b)=24.96A₆₄₉-7.32A₆₆₅

类胡萝卜素浓度(Car)=(1000A₄₇₀-2.05Chl a-114.8Chl b)/245

叶绿素总浓度(Chl T)=Chl a+Chl b

光合色素含量(mg·g⁻¹)=C×V×N/W

其中C为色素浓度(mg·L⁻¹),V为提取液体积,N为稀释倍数,W为样品鲜重。

1.4.2 光合参数 选取中上部分功能叶,利用Li-6400光合仪(Li-Cor,美国)于晴天11:00-13:00点,测定系统采用开放式气路,光合有效辐射为设置为500 μmol·m⁻²·s⁻¹,叶室内空气流量设定为500 mL·min⁻¹。测定净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)、胞间CO₂浓度(C_i)及水分利用效率(WUE),重复5次。

1.4.3 叶绿素荧光参数 采用FMS-2脉冲调制式荧光仪(Hansatech公司,英国)测定初始荧光(F₀)、最大荧光(F_m),最大光化学效率F_v/F_m、PS II实际化学效率ΦPS II,计算得出调节性能量耗散Y(NPQ),非调节性能量耗散Y(NO),光化学猝灭系数qP和非光化学荧光淬灭系数qN。

1.5 数据处理方法

采用Microsoft Excel 2010、SPSS 19.0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,SigmaPlot 12.5进行数据处理和作图。

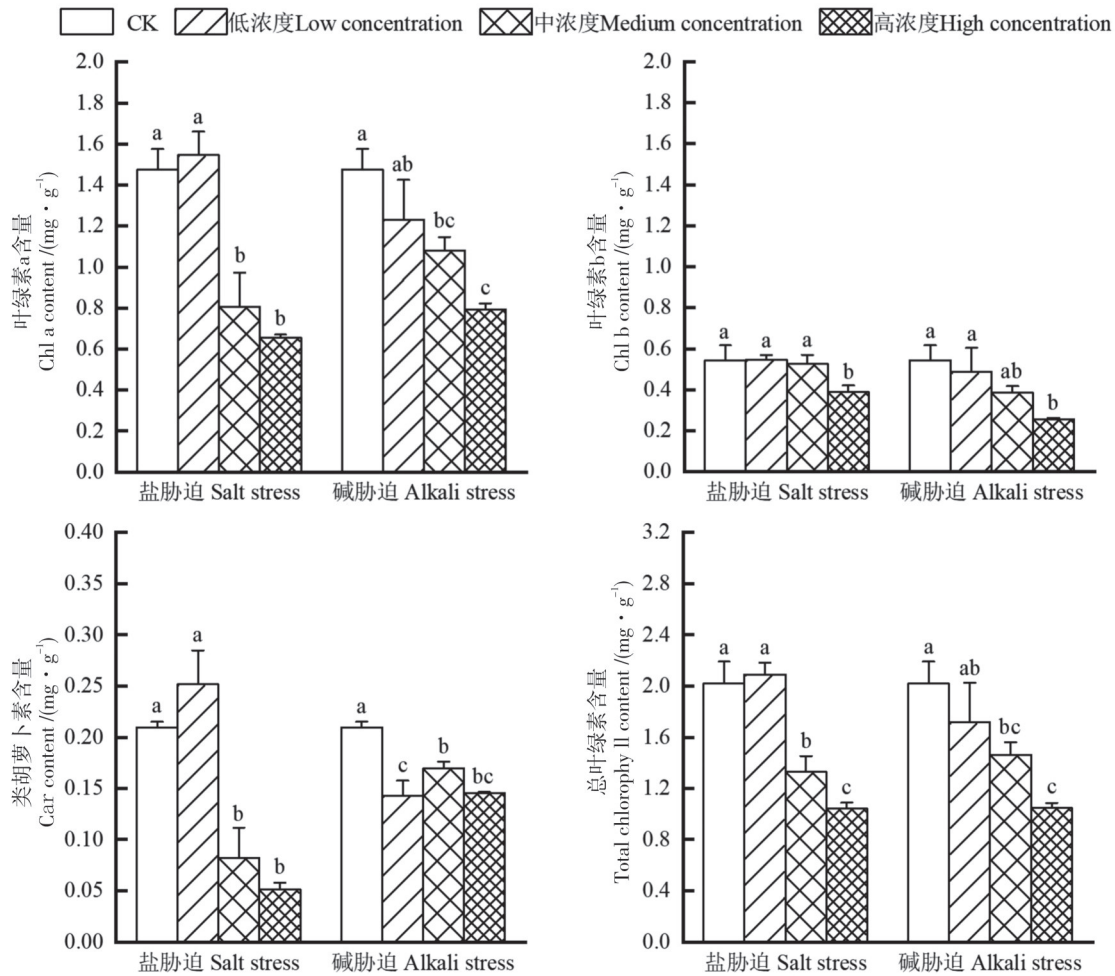
2 结果与分析

2.1 盐碱胁迫对油莎豆幼苗叶片光合色素含量的影响

在不同盐碱胁迫下Chl a、Chl b、Car、Chl T含量均大致表现为下降趋势(图1)。其中随着盐胁迫的程度增加Chl a、Chl T、Car含量均呈现出先升高后降低的趋势,且在低浓度处理下到达最大值后显著下降,在中浓度处理下其含量较CK处理分别降低45.34%、34.06%和60.81%,而Chl b含量表现较为迟钝仅在高浓度处理下显著降低。表明轻度盐胁迫对叶片中光合色素并无显著影响,随盐胁迫的加剧其含量显著降低,且Chl a、Car相较于Chl b更为敏感。随碱胁迫的程度增加Chl a、Chl b、Chl T含量均呈现出逐渐下降的趋势,其中Chl a、Chl T含量均在低浓度下与CK处理无显著差异,在中浓度处理下开始出现显著差异,分别降低26.84%、27.49%,Chl b含量则仅在高浓度处理下显著低于CK,Car含量表现出波动的趋势,且高浓度处理下与中、低浓度处理并无显著差异,且均显著小于CK处理,依次降低31.93%、19.12%和30.55%。表明碱性土壤可显著降低植物中Car含量,但随着土壤中碱性加剧Car含量表现并不敏感。

2.2 盐碱胁迫对油莎豆幼苗叶片光合参数的影响

随盐碱胁迫程度的加深P_n、G_s、T_r、WC均呈下降趋势,且均在低浓度下较CK处理达到显著差异(表2),其中盐胁迫下P_n依次降低35.36%、75.22%、91.46%,碱胁迫下依次降低43.69%、66.67%、65.64%。C_i在盐胁迫下表现为先下降后上升的趋势,且随浓度增加在低浓度下达到最小值减小16.42%,随后较CK处理依次降低2.39%和升高15.85%,而碱胁迫下则呈不断降低的趋势,仅在高



注:盐胁迫低、中、高浓度依次为 80、160、320 mmol·L⁻¹,碱胁迫低、中、高浓度依次设定为 40、80、120 mmol·L⁻¹

Note: The low, medium and high concentrations of salt stress are 80, 160 and 320 mmol·L⁻¹, and the low, medium and high concentrations of alkali stress are 40, 80 and 120 mmol·L⁻¹

图1 盐碱胁迫对油莎豆幼苗叶片光合色素含量的影响

Fig. 1 Effects of different saline-alkali stresses on photosynthetic pigment contents of *Cyperus esculentus* leaves

浓度处理下显著低于CK处理。表明在低浓度下随G_s的减少C_i逐渐减少,而高浓度下因净光合速率显著下降,植物无法有效消耗胞间的CO₂导致C_i显著升高。WUE在盐胁迫下表现为先升高后下降的趋势,其低浓度处理下显著高于其它处理达到最大值,且其它处理间并无显著差异。而碱胁迫下则呈不断增加趋势,仅在高浓度处理达显著水平。

2.3 盐碱胁迫对油莎豆幼苗叶片荧光参数的影响

2.3.1 盐碱胁迫对油莎豆幼苗叶片F₀、F_m、F_v/F_m及ΦPS II的影响 由图2所示,随盐碱胁迫程度的增加F_m、ΦPS II、F_v/F_m均表现为下降的趋势,其中盐胁迫下F_m和F_v/F_m在中度胁迫下较CK处理开始显著降低,分别依次降低11.17%、21.26%和1.25%、1.51%,而ΦPS II则在低浓度下开始显著降低并在高浓度出现回升的趋势,其依次降低6.85%、18.52%、13.34%。而碱胁迫下ΦPS II、F_v/F_m均在低

浓度下开始显著下降,分别依次降低13.08%、17.83%、22.69%和1.4%、1.77%、2.54%。仅F_m在高浓度下显著下降,较CK降低16.05%。F₀随盐胁迫程度增加表现出先升高后下降的趋势,盐胁迫下在低浓度下最高,较CK增加6.62%,其高浓度下显著低于其他处理较其他处理分别下降15.97%、21.18%、15.34%。碱胁迫下在中浓度表现最高较CK处理增加12.13%。

2.3.2 盐碱胁迫对油莎豆幼苗叶片Y(NPQ)、Y(NO)、qP及qN的影响 随盐碱胁迫程度的增加Y(NPQ)和qN均呈现出先增后降的趋势,且均在低浓度下达到最大后开始下降(图3),Y(NPQ)在低、中、高浓度盐和碱胁迫处理下较CK分别依次增加44.71%、2.62%、-21.08%和120.65%、40.03%、36.61%,qN分别依次增加7.18%、-14.74%、-35.61%和37.66%、-6.54%、-11.53%。可看出碱胁迫下Y

表2 不同盐碱胁迫对油莎豆幼苗叶片光合参数的影响

Table 2 Effects of different saline-alkali stress on photosynthetic parameters of *C. esculentus* leaves

处理 Treatment	处理浓度 Concentration / (mmol·L ⁻¹)	净光合速率 Net photosynthetic rate (P _n) / (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	气孔导度 Stomatal conductance (G _s) / (mol·m ⁻² ·s ⁻¹)	胞间 CO ₂ 浓度 Intercellular CO ₂ concentration (C _i) / (μmol·mol ⁻¹)	蒸腾速率 Transpiration (T _r) / (mmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	叶片含水量 Leaf water content (WC) /%	水分利用效率 Water use efficiency (WUE) / (μmol·mmol ⁻¹)
盐胁迫 Salt stress	0	11.10±0.75a	0.1130±0.0182a	265±15.87ab	4.03±0.43a	85.21±0.34a	2.75±0.18b
	80	7.18±0.16b	0.0468±0.0012b	222±21.08b	1.83±0.01b	83.48±0.20b	3.93±0.07a
	160	2.75±0.74c	0.0238±0.0039c	259±13.65ab	0.99±0.16c	84.61±0.58a	2.78±0.32b
	320	0.95±0.12d	0.0161±0.0016c	307±55.68a	0.67±0.06c	82.39±0.40c	1.50±0.21b
碱胁迫 Alkali stress	40	6.25±1.15b	0.0466±0.0053b	251±81.08a	1.88±0.18b	83.82±0.61b	3.27±0.49b
	80	3.70±0.88c	0.0276±0.0077c	220±23.86ab	1.15±0.32c	83.76±0.44b	3.22±0.14b
	120	3.81±0.47c	0.0234±0.0035c	147±10.26b	0.98±0.12c	83.29±0.66b	3.91±0.23a

注: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

Note: The data in the same column, followed by different lowercase letters, are significant different at 0.05 level

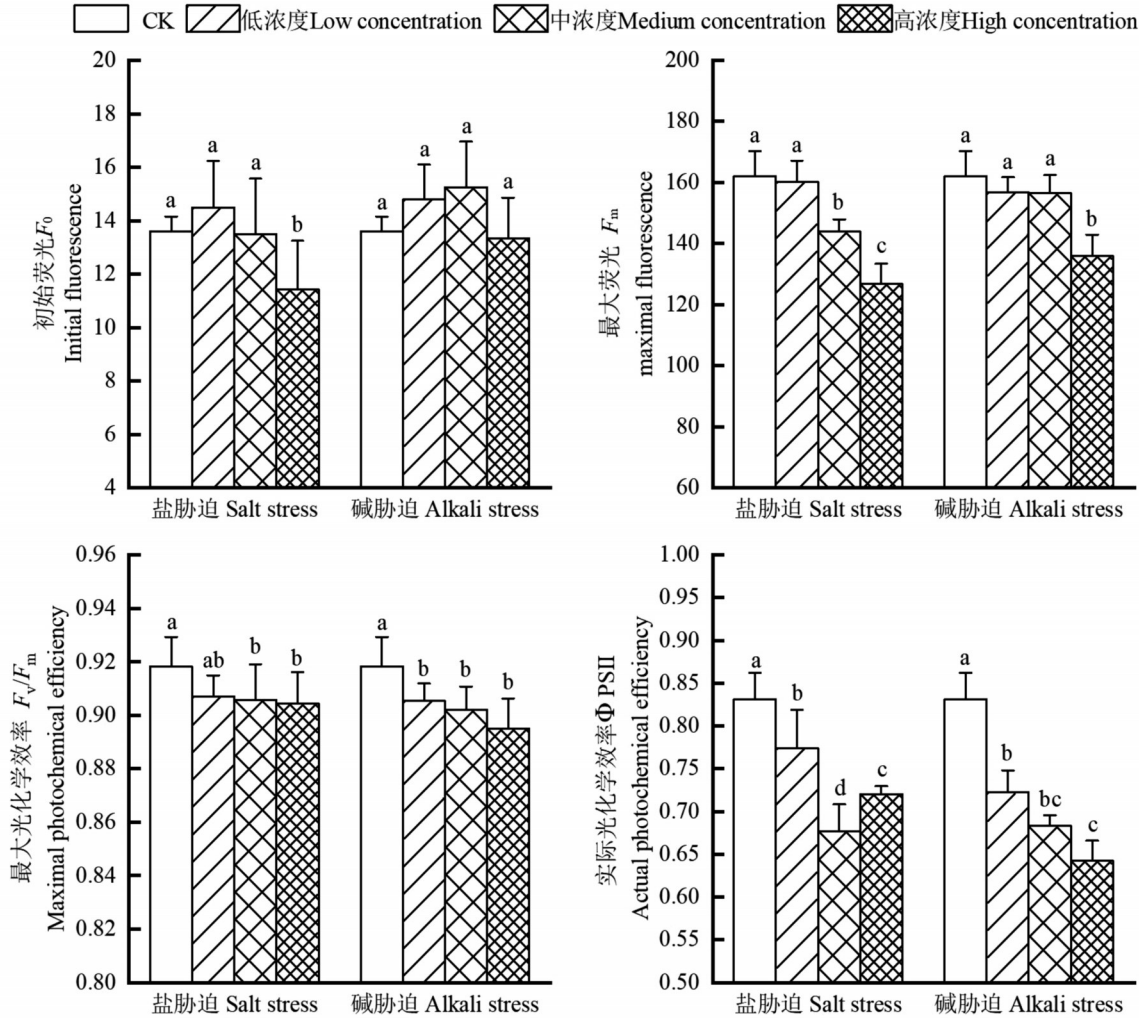


图2 盐碱胁迫对油莎豆幼苗叶片F₀、F_m、F_v/F_m及ΦPS II的影响

Fig. 2 Effects of salt-alkali stress on F₀, F_m, F_v/F_m and ΦPS II of *C. esculentus* leaves

(NPQ)均大于CK处理,而Y(NO)则表现出上升的趋势,在中、高浓度下较CK处理达到显著差异,分别增加84.69%和110.16%。qP随着盐碱胁迫程度增

加表现为下降趋势,盐胁迫处理在低浓度下开始显著降低,依次降低7.6%、12.89%、9.94%,而碱胁迫处理下仅中高浓度较CK处理显著降低,分别降低

12.11%、13.14%。

2.4 油莎豆在光合特征方面耐盐碱能力评价

2.4.1 相关性分析 将油莎豆盐碱胁迫后各项指标进行相关性分析,得到相关系数矩阵。由表3可看出植物中 P_n 与 G_s 、 T_r 、Chl a呈极显著正相关($P<0.01$),与 Car 、Chl T、 F_m 、 $\Phi PS II$ 、 qP ($P<0.05$)呈显著正相关,而与 $Y(NO)$ 表现为显著负相关。

2.4.2 主成分分析 对油莎豆盐碱胁迫下的16个光合生理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9.169、4.055、1.244,方差贡献率分别为57.305%、25.346%、7.778%。累计方差贡献率达到90.429%,符合分析要求。由表4可知第一主成分综合了 P_n 、 G_s 、 T_r 、 WC 、 Car 、Chl T、 F_v/F_m 、 $\Phi PS II$ 、 $Y(NO)$ 、 qP 和 qN 的指标信息。第二主成分综合了 WUE 、 $Y(NPQ)$ 的指标信息,综合得分(F)是每个主成分得分与对应贡献率乘积之和,即 $F=F_1 \times 57.305\% + F_2 \times 25.346\% + F_3 \times 7.778\%$ 。由表5可知,油莎豆在不同处理下的综合得分分别为2.207、1.577、-1.166、-2.836、1.456、-0.039和-1.198。相比较CK处理盐胁迫下随胁迫

程度增加得分依次下降0.629589、3.37354、5.043311,碱胁迫下依次下降0.751051、2.245727、3.405405,其各处理间排名为CK>低浓度盐胁迫>低浓度碱胁迫>中浓度碱胁迫>中浓度盐胁迫>高浓度碱胁迫>高浓度盐胁迫。

3 结论与讨论

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^[11]。在本实验处理中因油莎豆耐盐和碱能力不同,通过前期预备实验,确定了盐胁迫和碱胁迫的浓度范围,其低、中、高浓度处理下碱性盐浓度比同处理下中性盐浓度分别减少了40、80和200 $mmol \cdot L^{-1}$ 。实验结果表明随盐碱胁迫程度的增加,油莎豆叶绿素总量除低浓度盐处理外均成下降趋势。说明盐碱胁迫抑制了Chl T的合成,随其胁迫程度的增加,植物体内叶绿体逐渐发生降解,叶绿素结合蛋白或卟啉的形成速率降低^[14,15],赵佳伟等人^[16]研究发现,随盐胁迫程度的增加杜梨叶片中叶绿素含量呈逐渐下降趋势,而耐盐品种北美豆梨则在25 $mmol \cdot L^{-1}$ 浓度下叶绿素含量较CK处理

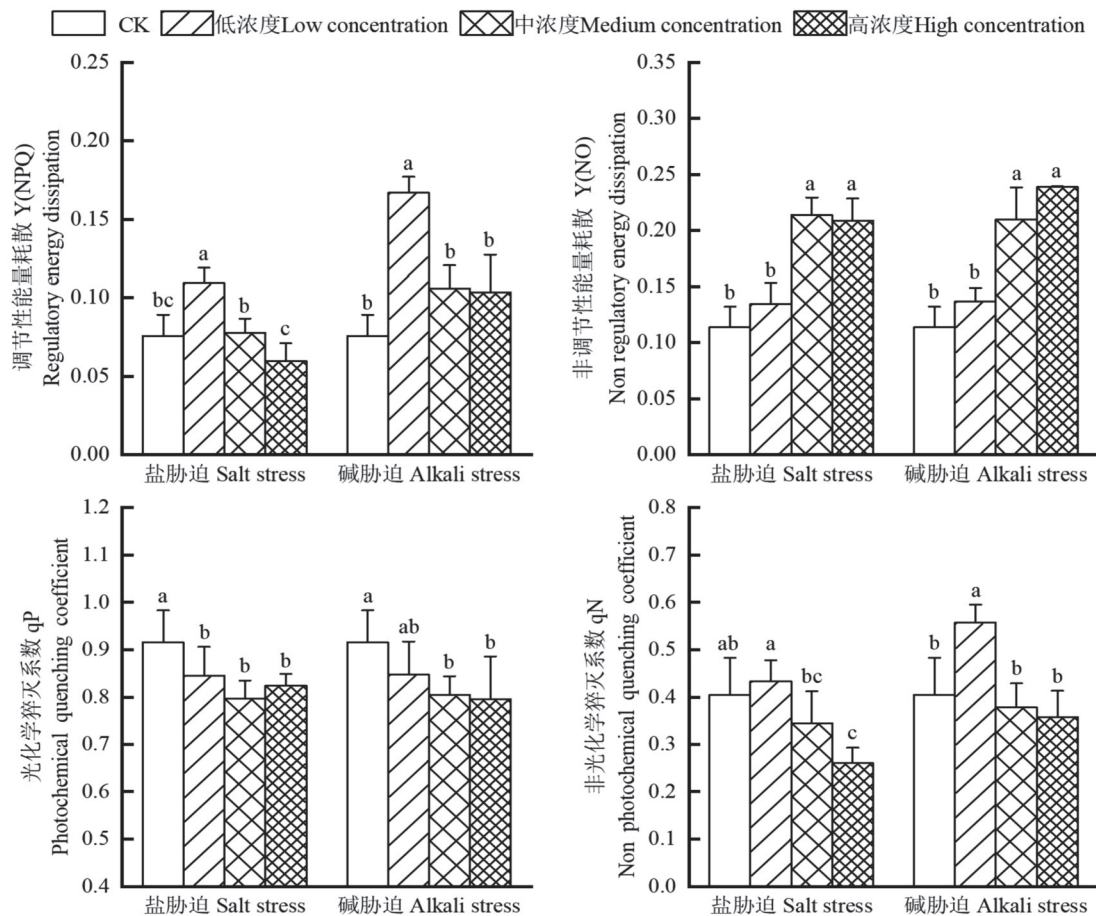


图3 盐碱胁迫对油莎豆幼苗叶片Y(NPQ)、Y(NO)、qP及qN的影响

Fig. 3 Effects of saline-alkali stress on Y(NPQ), Y(NO), qP and qN of *C. esculentus* leaves

表3 盐碱胁迫下油莎豆各指标的相关性分析

Table 3 The correlation analysis of *C. esculentus* indexes under saline-alkali stress

	P _n	G _s	C _i	T _r	WC	WUE	Chl a	Chl b	Car	Chl T
P _n	1									
G _s	0.946**	1								
C _i	-0.05	0.169	1							
T _r	0.957**	0.999**	0.155	1						
WC	0.667	0.708	0.44	0.713	1					
WUE	0.363	0.7	-0.86*	0.099	0.17	1				
Chl a	0.890**	0.75	-0.4	0.770*	0.483	0.471	1			
Chl b	0.559	0.557	0.538	0.567	0.595	-0.075	0.654	1		
Car	0.793*	0.601	-0.404	0.617	0.357	0.706	0.907**	0.35	1	
Chl T	0.868*	0.753	0.103	0.772*	0.544	0.365	0.982**	0.787*	0.829*	1

	P _n	F ₀	F _m	F _v /F _m	ΦPS II	Y(NPQ)	Y(NO)	qP	qN
P _n	1								
F ₀	0.413	1							
F _m	0.807*	0.821*	1						
F _v /F _m	0.728	0.015	0.561	1					
ΦPS II	0.800*	0.027	0.580	0.917**	1				
Y(NPQ)	0.223	0.709	0.466	-0.220	-0.117	1			
Y(NO)	-0.860*	-0.332	-0.762*	-0.807*	-0.9**	-0.312	1		
qP	0.872*	0.045	0.576	0.889**	0.949**	-0.007	-0.893**	1	
qN	0.581	0.743	0.731	0.197	0.263	0.903**	-0.651	0.365	1

注: *在0.05水平上显著相关; **在0.01水平上显著相关
Note: *: significant correlation at 0.05 level; **: significant correlation at 0.01 level

表4 主成分分析的成分载荷矩阵

Table 4 Rotated component matrix of principal component analysis

	第一主成分 The first principal component	第二主成分 The second principal component	第三主成分 The third principal component		第一主成分 The first principal component	第二主成分 The second principal component	第三主成分 The third principal component
P _n	0.968	0.017	-0.18	F _v /F _m	0.796	-0.578	0.038
G _s	0.911	-0.272	-0.204	ΦPS II	0.842	-0.464	0.039
C _i	0.101	-0.812	0.524	Y(NPQ)	0.278	0.754	0.545
T _r	0.927	-0.237	-0.178	Y(NO)	-0.931	0.129	-0.279
WC	0.673	-0.057	-0.287	qP	0.872	-0.415	0.028
WUE	0.295	0.886	-0.292	qN	0.644	0.561	0.462
Car	0.775	0.41	-0.288	特征值 Eigen values	9.169	4.055	1.244
Chl T	0.946	0.09	0.082	方差贡献率 Proportion of variance /%	57.305	25.346	7.778
F ₀	0.495	0.756	0.113	累计贡献率 Cumulative variance /%	57.305	82.651	90.429
F _m	0.889	0.331	0.051				

出现上升趋势。随着植物体内 Na⁺ 的积累,叶绿体中基粒片层和类囊体结构的稳定性等都发生一定程度的损伤,最终造成叶绿素含量和叶绿体功能降低^[17]。但在碱胁迫处理下土壤中 pH 升高,导致铁、镁等合成叶绿素所必需的微量元素发生沉淀,从叶

绿素的合成途径上造成破坏^[18],使碱胁迫处理下油莎豆幼苗的叶绿素含量低于同浓度盐胁迫处理,且在低浓度碱胁迫下幼苗叶绿素含量相比于 CK 处理均呈下降趋势^[19]。在盐处理中各指标均在低浓度下达到最大,表现为促进效果,这与李秀霞等人^[20]研究

表5 油莎豆不同盐碱处理的综合得分及其排名

Table 5 The comprehensive score and ranking of *C. esculentus* under different saline-alkali stress

处理 Treatment		综合得分排名 Comprehensive score ranking			综合得分(F) Comprehensive score	综合得分排名 Comprehensive score ranking
		PC1 (F1)	PC2 (F2)	PC3 (F3)		
CK		4.908 41	-2.221 98	-0.548 15	2.206 946	1
盐胁迫 Salt stress	低 low	2.214 05	1.138 31	0.258 19	1.577 357	2
	中 medium	-1.727 11	-0.590 30	-0.350 45	-1.166 594	5
	高 high	-3.568 48	-3.140 16	0.057 32	-2.836 365	7
碱胁迫 Alkali stress	低 low	1.582 81	1.472 25	2.259 08	1.455 895	3
	中 medium	-0.712 18	1.428 68	0.092 87	-0.038 781	4
	高 high	-2.697 49	1.913 20	-1.768 85	-1.198 459	6

结果一致,实验表明在低浓度处理下碱胁迫已对油莎豆幼苗造成一定伤害,而盐胁迫对油莎豆幼苗并未造成伤害,由此可初步说明油莎豆是耐盐植物。但也可能是在中性盐胁迫处理下,抑制了叶片生长,导致叶绿体收缩,产生“浓缩效应”或油莎豆幼苗为了抵御盐胁迫所带来的生理伤害而表现出的一种适应性生理响应^[21]。

光合作用为植物生长发育提供物质基础,当植物遭受逆境时,其叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(G_i)、蒸腾速率(T_r)、叶绿素含量等均会受到一定程度的影响,且影响程度也因植物种类、品种、胁迫程度、时期等因素的不同而有所差异^[22, 23]。刘建新^[24]等人研究发现,燕麦在盐、碱胁迫下 P_n 、 G_s 、 T_r 均呈下降趋势,其中 P_n 分别在 100、50 $mmol \cdot L^{-1}$ 下开始显著降低,而 G_i 则表现为先下降后上升的趋势,分别在 150、100 $mmol \cdot L^{-1}$ 下开始显著上升。本试验中,随着盐、碱胁迫处理浓度的增加,油莎豆幼苗中 P_n 、 G_s 、 T_r 、WC 呈现出下降趋势,且均在低浓度下显著降低,说明此浓度下植株光合作用已经受到明显抑制。张丽华等人^[15]发现在高盐环境下,植物会通过降低 G_s 从而减少水分的散失,达到保持水分的作用。 T_r 的减少有助于维持水分的平衡,减少植物根系对盐分的吸收。但意味着植物吸收 CO_2 的能力降低,这也是盐碱处理下 G_i 降低的主要原因,间接导致光合碳同化作用降低。但本实验中,在盐胁迫处理下随浓度的增加 G_i 表现为先下降后在中浓度下开始上升,其上升主要原因为光合速率严重减慢,使植物中 CO_2 无法被有效利用而积累在胞间,导致 G_i 显著上升^[25, 26],碱胁迫则表现为下降趋势,表明油莎豆对中高浓度碱胁迫下有一定适应能力,受非气孔因素影响较少。由此可初步判断,在轻度盐碱胁迫下光合速率下降的主要原因是气孔因素引起的 CO_2 供应不足,而随胁迫程度不断加

重其主要原因转变为非气孔因素导致的 CO_2 利用率降低。本实验中随碱胁迫程度递增,WC 逐渐下降,WUE 却不断升高,这表明在碱胁迫下植物可能通过降低 WC,提高 WUE,致使根系吸收较少的盐水,从而躲避盐碱对其造成的伤害,与贾旭梅等人^[27]研究结果基本一致。WUE 增加也可能是植物相应 WC 降低的一种适应性反应,对植物在逆境中生长有重要意义^[28],但在本研究中高浓度盐处理下随 WC 的降低,WUE 显著降低,可能是植物受到不可逆的严重伤害,已失去自我调节能力,使其 P_n 显著降低。

叶绿素荧光参数是直接反映外界胁迫对植物光合作用内在影响的重要指标。 F_0 为 PS II 反应中心完全开放时的最小荧光产量, F_m 为 PS II 反应中心完全关闭时的最大荧光产量,很大程度上与 PS II 反应中心上叶绿素 a 含量有关。 F_v/F_m 为 PS II 的最大光量子产量,反映了植物的潜在最大光合能力^[29]。通过 F_0 、 F_v/F_m 的变化可反映出 PS II 反应中心的变化情况和可能的光保护机制^[30]。在本研究中随盐碱胁迫程度的增加 F_m 、 $\Phi PS II$ 、 F_v/F_m 均大致表现为下降的趋势,表明盐碱胁迫下导致植物光能的利用能力减弱,电子传递效率降低, $\Phi PS II$ 的光能转换效率降低^[31]。植物在遭受盐碱胁迫后,光化学能量转化受到抑制,不能用于光合电子传递的,需要通过热耗散排出过剩的光能,避免器官受到损伤。 $Y(NPQ)$ 、 qN 等叶绿素荧光参数可反映植物排出过剩光能的能力^[32],而 $Y(NO)$ 则是表示植物光损伤的重要指标,其数值越高则说明植物光合器官受损越重。本研究中随盐碱胁迫的加重, $Y(NPQ)$ 、 qN 均表现出先升后降的趋势,且均在低浓度处理下增加^[33]。而 $Y(NO)$ 则随盐碱胁迫的加重表现出上升趋势,且均在中浓度处理显著升高。说明油莎豆在一定浓度盐碱胁迫下,可启动其保护机制以抵御盐碱所带来的危害,但超过其耐受限度后,迅速失去自我保护能

力,开始受到严重损伤。

盐碱条件下对植物光合作用的影响并非单一因素造成,它与多个因素相关,且对其影响程度不一。因此对其多个光合生理指标进行相关性和主成分进行分析尤为重要。本实验中 P_n 与 G_s 、 T_r 、Chl a呈极显著正相关,说明光合速率的减低在色素方面主要与叶绿素a的降低有关,在气孔因素中主要与气孔导度和蒸腾速率有关,与 Car 、Chl T、 F_m 、 $\Phi PS II$ 、 qP 成显著正相关,而与 $Y(NO)$ 表现为显著负相关,因此以上相关指标可评价油莎豆的耐盐碱能力,且表明油莎豆在盐碱胁迫下除 $Y(NO)$ 外, G_s 、 T_r 、Chl a、 Car 、Chl T、 F_m 、 $\Phi PS II$ 和 qP 的降低均会不同程度地导致光合速率下降。在主成分分析中第一主成分综合了 P_n 、 G_s 、 T_r 、 WC 、 Car 、Chl T、 F_v/F_m 、 $\Phi PS II$ 、 Y 、 $Y(NO)$ 、 qP 和 qN 的指标信息。第二主成分综合了 C_i 、 WUE 、 F_0 、 $Y(NPQ)$ 的指标信息。其中, P_n 、 Car 、Chl T、 F_v/F_m 、 $\Phi PS II$ 、 Y 、 $Y(NO)$ 、 qP 是反映受损程度的重要指标, G_s 、 T_r 、 WC 是调节光合作用的重要指标,这说明油莎豆主要通过降低 G_s 、 T_r 、 WC 来适应盐碱胁迫;第二主成分中 WUE 为节水指标, $Y(NPQ)$ 为热耗散保护指标,这说明油莎豆还可以通过提高水分利用率并开启热耗散调节机制来抵御盐碱胁迫。此外,从结果中可以看出,在中性盐和碱性盐浓度分别大于80和40 mmol·L⁻¹后,综合得分开始下降显著,并且在160和80 mmol·L⁻¹时综合得分降幅最大。说明油莎豆具有一定的耐盐碱性,且同浓度下碱胁迫对其伤害更大。

近年来新疆油莎豆种植主要以南疆沙壤土为主,然而除北疆的阿勒泰、伊犁河谷及塔城部分地区土壤含盐较少以外,其它地区均出现不同程度的盐渍化^[34]。结合实际,将盐、碱胁迫下低、中、高浓度可分别换算为4.14、8.29、16.58 g·kg⁻¹和2.2、4.39、6.59 g·kg⁻¹的土壤总盐分含量。根据乔木^[7]等人对塔里木盆地灌区土壤盐渍化分布特点的研究发现,其中天山南麓平原区、塔里木河冲积平原区、喀什三角洲区和叶尔羌河流域区的平均总盐含量均达到15 g·kg⁻¹以上。阿尔金山山前平原区和昆仑山山前平原区平均总盐含量分别为7.13、6.35 g·kg⁻¹,且土壤盐分组成主要以硫酸盐-氯化物为主。结合试验结果推测油莎豆可在塔里木盆地灌区中阿尔金山山前平原区及昆仑山山前平原区推广种植,其他灌区盐渍化程度较严重需要通过改良才可种植。自然环境中盐碱胁迫多以混合胁迫为主,且油莎豆在混合盐碱下的光合生理响应尚不明确,还

需进一步研究。

4 结论

盐胁迫和碱胁迫均会影响油莎豆光合作用,其中盐、碱胁迫下光合速率下降主要与 G_s 、 T_r 、Chl a的降低有关。且油莎豆在盐碱胁迫下可通过降低 G_s 、 T_r 、 WC 和提高 WUE 以及启动热耗散机制来维持水分的供给和光合系统的动态平衡。在不同盐成分处理中中性盐浓度160 mmol·L⁻¹、碱性盐浓度80 mmol·L⁻¹时油莎豆幼苗综合得分降幅最大,在同浓度下碱胁迫抑制程度均大于盐胁迫。

参考文献:

- [1] 杨敏,田丽萍,薛琳.不同油莎豆品种在新疆干旱气候区的产量表现与品质差异[J].中国油料作物学报,2013,35(4):451-454. DOI:10.7505/j.issn.1007-9084.2013.04.017.
- [2] 王子臣,张兵,管永祥,等.油莎豆盐土栽培生理初探[J].土壤,2017,49(6):1126-1131. DOI:10.13758/j.cnki.tr.2017.06.009.
- [3] 杨帆,朱文学.油莎豆研究现状及展望[J].粮食与油脂,2020,33(7):4-6.
- [4] 王瑞元,王晓松,相海.一种多用途的新兴油料作物:油莎豆[J].中国油脂,2019,44(1):1-4. DOI:10.3969/j.issn.1003-7969.2019.01.001.
- [5] Ekeanyanwu R C, Ononogbu C I. Nutritive value of Nigerian tigernut (*Cyperus esculentus* L.) [J]. Agricultural J, 2010, 5(5): 297-302. DOI:10.3923/aj.2010.297.302.
- [6] 阳振乐.油莎豆的特性及其研究进展[J].北方园艺,2017(17):192-201. DOI:10.11937/bfy.20170541.
- [7] 乔木,周生斌,卢磊,等.近25a来塔里木盆地灌区土壤盐渍化时空变化特点与改良治理对策[J].干旱区地理,2011,34(4):604-613. DOI:10.13826/j.cnki.cn65-1103/x.2011.04.013.
- [8] 田长彦,周宏飞,刘国庆.21世纪新疆土壤盐渍化调控与农业持续发展研究建议[J].干旱区地理,2000,23(2):177-181. DOI:10.13826/j.cnki.cn65-1103/x.2000.02.017.
- [9] 郭瑞,李峰,周际,等.亚麻响应盐、碱胁迫的生理特征[J].植物生态学报,2016,40(1):69-79. DOI:10.17521/cipe.2015.0240.
- [10] Capula-Rodríguez R, Valdez-Aguilar L A, Cartmill D L, et al. Supplementary calcium and potassium improve the response of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) to simultaneous alkalinity, salinity, and boron stress [J]. Commun Soil Sci Plant Anal, 2016, 47(4): 505-511. DOI:10.1080/00103624.2016.1141924.
- [11] Yang J Y, Zheng W, Tian Y, et al. Effects of various

- mixed salt-alkaline stresses on growth, photosynthesis, and photosynthetic pigment concentrations of *Medicago ruthenica* seedlings [J]. *Photosynthetica*, 2011, 49(2): 275–284. DOI: 10.1007/s11099-011-0037-8.
- [12] Kalaji H M, Jajoo A, Oukarroum A, et al. Chlorophyll a fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions [J]. *Acta Physiol Plant*, 2016, 38(4): 1–11. DOI: 10.1007/s11738-016-2113-y.
- [13] Cheng T, Chen J, Zhang J, et al. Physiological and proteomic analyses of leaves from the halophyte *Tangut Nitratia* reveals diverse response pathways critical for high salinity tolerance [J]. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 30. DOI: 10.3389/fpls.2015.00030.
- [14] 曹磊, 陈伟楠, 胡增辉, 等. 盐碱胁迫对榉树幼苗生长与光合特性的影响[J]. 北京农学院学报, 2018, 33(4): 86–90. DOI: 10.13473/j.cnki.issn.1002-3186.2018.0418.
- [15] 张丽华, 王晓立, 王梦秋, 等. 苏打盐碱胁迫对香樟幼苗光合特性的影响[J]. 北方园艺, 2012(23): 91–93.
- [16] 赵佳伟, 李清亚, 路斌, 等. NaCl胁迫下北美豆梨和杜梨的光合荧光参数比较[J]. 北方园艺, 2019(22): 97–104. DOI: 10.11937/bfyy.20184002.
- [17] 张潭, 唐达, 李思思, 等. 盐碱胁迫对枸杞幼苗生物量积累和光合作用的影响[J]. 西北植物学报, 2017, 37(12): 2474–2482. DOI: 10.7606/j. issn. 1000-4025.2017.12.2474.
- [18] Lu Y, Duan B, Li C, et al. Physiological responses to drought and enhanced UV-B radiation in two contrasting *Picea asperata* populations [J]. *Can J Forest Res*, 2007, 37(7): 1253–1262. DOI: 10.1139/X07-006.
- [19] 刘庚, 陈士刚, 才巨峰, 等. 盐碱胁迫对唐古特白刺苗期光合特性的影响[J]. 吉林林业科技, 2020, 49(5): 16–20. DOI: 10.16115/j. cnki. issn. 1005-7129.2020.05.005.
- [20] 尹宝丝. 盐胁迫对黑枸杞幼苗生长及光合特性的影响[D]. 北京: 北京林业大学, 2019.
- [21] 于崧, 郑丽娜, 李欣, 等. NaCl和NaHCO₃胁迫对芸豆幼苗生长及光合特性的影响[J]. 北方园艺, 2018(23): 1–8. DOI: 10.11937/bfyy.20182229.
- [22] 刘兵, 贾旭梅, 朱祖雷, 等. 盐碱胁迫对垂丝海棠光合作用及渗透调节物质的影响[J]. 西北植物学报, 2019, 39(9): 1618–1626. DOI: 10.7606/j. issn. 1000-4025.2019.09.1618.
- [23] 王振兴, 吕海燕, 秦红艳, 等. 盐碱胁迫对山葡萄光合特性及生长发育的影响[J]. 西北植物学报, 2017, 37(2): 339–345. DOI: 10.7606/j. issn. 1000-4025.2017.02.0339.
- [24] 刘建新, 王金成, 王瑞娟, 等. 盐、碱胁迫对燕麦幼苗光合作用的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2015, 33(6): 155–160. DOI: 10.7606/j.issn.1000-7601.2015.06.26.
- [25] 张志刚, 尚庆茂. 低温、弱光及盐胁迫下辣椒叶片的光合特性[J]. 中国农业科学, 2010, 43(1): 123–131.
- [26] 杨洋, 王亚娟, 阴法庭, 等. 盐碱胁迫对油菜苗期生理及光合特性的影响[J]. 北方园艺, 2020(15): 1–8. DOI: 10.11937/bfyy.20194532.
- [27] 贾旭梅, 朱燕芳, 王海, 等. 垂丝海棠应对盐碱复合胁迫的生理响应[J]. 生态学报, 2019, 10(17): 6349–6361. DOI: 10.5846/stxb201804230919.
- [28] Yang C W, Wang P, Li C Y, et al. Comparison of effects of salt and alkali stresses on the growth and photosynthesis of wheat [J]. *Photosynthetica*, 2008, 46(1): 107–114. DOI: 10.1007/s11099-008-0018-8.
- [29] 洪鑫. 盐碱胁迫对甜菜生长及光合特性的影响[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2014.
- [30] 李辛, 赵文智. 一年生盐生植物耐盐碱机理研究进展[J]. 甘肃农业大学学报, 2019, 54(2): 1–10. DOI: 10.13432/j.cnki.jgsau.2019.02.001.
- [31] 孙璐, 周宇飞, 李丰先, 等. 盐胁迫对高粱幼苗光合作用和荧光特性的影响[J]. 中国农业科学, 2012, 45(16): 3265–3272. DOI: 10.3864/j. issn. 0578-1752.2012.16.005.
- [32] 杨慧杰, 原向阳, 郭平毅, 等. 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[J]. 中国农业科学, 2017, 50(13): 2508–2518. DOI: 10.3864/j.issn.0578-1752.2017.13.010.
- [33] 金微微, 张会慧, 滕志远, 等. 盐碱互作胁迫对高丹草叶片叶绿素荧光参数的影响[J]. 草业科学, 2017, 34(10): 2090–2098. DOI: 10.11829/j. issn. 1001-0629.2017-0065.
- [34] 邵华伟, 孙九胜, 胡伟, 等. 新疆盐碱地分布特点和成因及改良利用技术研究进展[J]. 黑龙江农业科学, 2014(11): 160–164.

(责任编辑:胡志勇)