

Na₂CO₃胁迫对赖草叶片光合、叶绿素荧光、超微结构的影响

王凯鑫, 杜利霞

(山西农业大学 草业学院/农业农村部饲草高效生产模式创新重点实验室, 山西 太谷 030801)

摘要: 赖草作为黄土高原乡土草, 具有耐盐碱的特点。为揭示黄土高原乡土草赖草(*Leymus secalinus*)的抗碱能力, 采用盆栽控制试验, 设置8个Na₂CO₃浓度梯度(0、50、75、100、150、200、300、400 mmol/L)对赖草幼苗进行胁迫, 研究Na₂CO₃胁迫对赖草幼苗的光合作用和叶绿素荧光的影响, 并采用透射电镜观察叶肉细胞超微结构的变化。结果表明, 随着Na₂CO₃胁迫浓度的升高, 赖草幼苗的净光合速率、叶绿素含量、初始荧光(Fo)和最大荧光(Fm)呈现先升高后降低的趋势, PS II最大光化学量子产量(Fv/Fm)、PSII的潜在活性(Fv/Fo)逐渐降低。150 mmol/L Na₂CO₃胁迫时赖草叶片净光合速率、Fo和Fm达到最大, 叶绿素含量较高; 当Na₂CO₃浓度大于200 mmol/L时, 赖草幼苗叶片叶绿素含量、净光合速率和Fo下降显著。透射电镜观察结果显示, 50 mmol/L Na₂CO₃胁迫下, 叶绿体外膜清晰, 基粒片层扭曲; 150 mmol/L Na₂CO₃胁迫下, 叶绿体的内外膜有解体迹象, 线粒体膜有破损趋势, 但结构完整; 400 mmol/L胁迫下, 叶绿体、线粒体内外膜解体, 细胞结构严重受损。赖草对150 mmol/L以下的Na₂CO₃胁迫表现出一定的适应性, 叶片结构未受损伤。

关键词: 赖草; Na₂CO₃胁迫; 光合特性; 叶绿素荧光; 叶肉细胞超微结构

中图分类号: S543.9 **文献标识码:** A **文章编号:** 1002-2481(2024)01-0086-08

Effect of Na₂CO₃ Stress on Photosynthesis, Chlorophyll Fluorescence, and Ultrastructure of *Leymus secalinus* Leaves

WANG Kaixin, DU Lixia

(Key Laboratory for Model Innovation in Forage Production Efficiency, Ministry of Agriculture and Rural Affairs/College of Grassland Science, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, China)

Abstract: As the native grass in loess Plateau, *Leymus secalinus* has the characteristics of salt-alkali tolerance. To reveal the alkali resistance of native grass(*Leymus secalinus*) in the Loess Plateau, in this experiment, a pot-control test was used, the seedlings were stressed by eight Na₂CO₃ concentration gradients(0, 50, 75, 100, 150, 200, 300, and 400 mmol/L) to investigate the effect of Na₂CO₃ stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in *Leymus secalinus* seedlings, transmission electron microscopy was also used to observe the ultrastructural changes in mesophyll cells. The results showed that, with the increasing stress concentration of Na₂CO₃, the net photosynthetic rate(Pn), chlorophyll content, Fo and Fm showed a trend of first increase and then decrease, Fv/Fm, and Fv/Fo were gradually decreased. The net photosynthetic rate, Fo and Fm reached the maximum with high chlorophyll content at 150 mmol/L of Na₂CO₃ stress. Leaf chlorophyll content, net photosynthetic rate, and Fo decreased significantly at the Na₂CO₃ concentrations greater than 200 mmol/L. Transmission electron microscopy results revealed clear chloroplast outer membrane, basal lamellae distortion under 50 mmol/L stress, under 150 mmol/L stress, the inner and outer membranes of the chloroplasts showed signs of disintegration, and the mitochondrial membrane tended to be damaged, but the structure was intact, under 400 mmol/L stress, the chloroplast and mitochondria inner and outer membrane were disintegrated, and the cell structure was severely damaged. It showed that *Leymus secalinus* had some adaptability to Na₂CO₃ stress below 150 mmol/L concentration without damaged leaf structure.

Key words: *Leymus secalinus*; Na₂CO₃ stress; photosynthetic characteristics; chlorophyll fluorescence; mesophyll cell ultrastructure

随着全球环境的加剧恶化, 气候变暖导致土壤水分加剧蒸发, 土壤盐碱化加重, 黄土高原存在降

雨量低(150~800 mm)、蒸发量高(900~1 300 mm)、碱性黄土(pH均值为8.5)等特征^[1-2], 盐土中含有碳

收稿日期: 2023-03-21

基金项目: 山西省重点研发计划(农业领域)(202102140601006); 山西农业大学“十四五”生物育种工程项目(YZGC134)

作者简介: 王凯鑫(1996-), 女, 山西运城人, 在读硕士, 研究方向: 牧草种质资源与育种。

通信作者: 杜利霞(1978-), 女, 内蒙古呼和浩特人, 副教授, 博士, 主要从事牧草种质资源及牧草育种、牧草抗性生理研究工作。

酸根,是以碳酸钠为主的苏打盐碱土壤^[3],选育适应盐碱地的耐盐碱植物^[4],可以将盐碱地开发利用起来。土壤盐碱化不仅会使植物幼苗的株高、生物量等表型性状受到显著抑制,还会导致叶绿体结构变形、膜系统解体^[5],使叶绿素含量下降,植物光系统 I 和光系统 II 被影响^[6]。因此,光合作用、叶绿素荧光和细胞结构变化可以系统地衡量逆境胁迫对植物的伤害机理^[7-8]。郜新强等^[9]研究表明,在低 Na₂CO₃浓度时,金丝楸的叶绿素总量和光合速率高于对照,随着胁迫浓度的增加,金丝楸的叶绿素总量显著下降并且光合速率受到明显抑制。刘建等^[10]对柳枝稷的研究发现,随着盐碱浓度的增加,F_v/F_m、F_v/F_o呈逐渐降低的趋势。张慧芳等^[11]研究表明,随着盐碱浓度的增加,唐古特白刺叶肉细胞的叶绿体发生变形,基粒片层破坏,嗜铁颗粒及淀粉粒出现。这些研究结果为探究植物的抗盐碱能力提供了重要依据,对盐碱地改良中的抗盐碱植物的选育具有重要作用。

赖草(*Leymus secalinus*)作为多年生禾草,具有根茎发达、无性繁殖能力强、耐盐碱^[12]、营养价值高等特点,能在 pH 值为 9~10 的盐碱地上正常生长,是可合理利用的优质牧草^[13]。目前,对赖草的研究主要集中在植物群落特征及生态恢复等方面,对赖草抗性方面的研究报道较少。培养和选育黄土高原区域耐盐碱植物,对实践应用和理论研究都具有很重要的意义^[14]。

本试验以 Na₂CO₃溶液模拟碱胁迫,通过研究胁迫对赖草叶片光合作用、叶绿素荧光及细胞超微结构影响,以探究赖草的抗盐碱能力,为盐碱环境下耐碱赖草的选育提供一定的理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

试验赖草种子于山西省右玉县(112°19'E、39°59'N)采集,海拔 1 329 m,属温带大陆性季风气候。年平均气温 4.7℃,生长季平均气温 16.7℃,全年月平均最高气温 22.4℃,全年月平均最低气温 -17℃;年降水量为 435 mm。土壤 pH 值为 9.2,属于中度盐渍化草地。

1.2 试验设计

试验在晋中市太谷区山西农业大学草业学院日光温室采取盆栽方式进行,昼夜温度 25℃/17℃,相对湿度 65%~80%。以基质蛭石和珍珠岩按 2:1 的比例均匀混合并装盆(直径 25 cm、高

20 cm),选取饱满一致的赖草种子温水浸泡 24 h 后播种。在出苗后用 Hoagland 营养液浇灌,每周一次,用称重法每天确定失水量,并在 17:00—20:00 用蒸馏水对盆栽进行补充。出苗 2~3 周后定苗,并于 2 个月后(苗高 15 cm 左右)设置 7 个浓度(50、75、100、150、200、300、400 mmol/L)Na₂CO₃进行胁迫,每处理重复 3 次,为避免盐渍伤害,第 1 次浇 Na₂CO₃浓度为 50 mmol/L,此后每天按 50 mmol/L 浓度梯度进行递增,直到达到处理浓度;对照(CK)只浇灌 Hoagland 营养液。每个处理胁迫 10 d。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 叶绿素含量的测定 胁迫 10 d 后,每个处理选取 3 个长势一致且良好的赖草植株,用丙酮浸提法测定叶绿素含量^[15]。

1.3.2 光合指标的测定 胁迫 10 d 后,选取长势良好且一致的植株 3 株,选好叶片后标记固定。在天气晴朗的 9:00—11:00,用 Li-6400 便携式光合测定系统测定赖草的净光合速率(Pn)、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(Gs)、胞间 CO₂浓度(Ci)^[16]。每株重复记录 3 个观测值。

1.3.3 荧光参数的测定 胁迫 10 d 后,用便携式叶绿素荧光仪(PAM-2500)的叶夹夹住待测叶片进行暗处理 25~30 min 后,测定初始荧光(F_o)、最大荧光(F_m),计算可变荧光(F_v)、PS II 最大光化学量子产量(F_v/F_m)及 PSII 的潜在活性(F_v/F_o)。每个处理重复 5 次。

光响应曲线分别用 0、1、5、63、140、270、473、784、1 159、1 662、2 439 μmol/(m²·s)光化光照射叶片 20 s,测定各光强下的实际光合量子产量(Y(II))、光化学猝灭系数(qP)、非光化学猝灭系数(NPQ)、表观电子传递速率(ETR)^[17-18],取 5 次测定的平均值。

1.3.4 叶片超微结构的观察 胁迫结束后剪下自上至下第 2 片叶片,去除叶脉后切成小段(0.5 mm×1.0 mm),用 3% 戊二醛溶液在 0~4℃前固定 4 d 后用 0.1 mol/L PBS(pH 值 7.2)漂洗 3 次后,样品制备参照罗孟容等^[19]的方法,Epon-812 环氧树脂渗透包埋,超薄切片机(Leica EMUC6)切片,醋酸双氧铀和柠檬酸铅双染色,透射电镜(日本 JEM-1400)观察、拍照。

1.4 数据处理

利用 SPSS 26.0 和 Microsoft Excel 2016 进行数据整理与分析;单因素方差分析后用 LSD 进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 Na₂CO₃胁迫对赖草幼苗叶片色素含量的影响

由表 1 可知,Na₂CO₃胁迫对叶绿素含量的影响较明显,总叶绿素含量最大为 11.93 mg/L,最小为 6.78 mg/L;在胁迫浓度为 300 mmol/L 时,叶绿素 a、

叶绿素 b 和总叶绿素含量与对照间差异显著($P < 0.05$)。叶绿素 a/b 的值在 2.7~3.3,变化范围更大。当 Na₂CO₃ 在 75 mmol/L 浓度以下时,类胡萝卜素含量相较于 CK 无显著差异,在大于 100 mmol/L 浓度时含量开始显著下降($P < 0.05$)。

表 1 Na₂CO₃胁迫下赖草叶片中色素含量变化
Tab.1 The change of chlorophyll content in leaves of *L. secalinus* under stress of Na₂CO₃

Na ₂ CO ₃ 浓度/(mmol/L) Na ₂ CO ₃ concentration	叶绿素 a/(mg/L) Chlorophyll a	叶绿素 b/(mg/L) Chlorophyll b	总叶绿素/(mg/L) Total chlorophyll	叶绿素 a/叶绿素 b Chlorophyll a/b	类胡萝卜素/(mg/L) Carotenoid
CK	8.361±0.135ab	2.610±0.087b	10.971±0.212ab	3.210±0.071a	1.703±0.033a
50	6.675±0.163cd	2.495±0.072b	9.170±0.224bc	2.677±0.048c	1.896±0.059a
75	8.800±0.451a	3.125±0.093a	11.925±0.475a	2.819±0.151b	1.734±0.097a
100	6.194±0.155cd	2.030±0.009cde	8.224±0.146c	3.052±0.090ab	1.338±0.037b
150	6.890±0.124c	2.320±0.045bcd	9.210±0.130b	2.972±0.080b	1.423±0.044b
200	7.135±0.600bc	2.483±0.227bc	9.618±0.797b	2.888±0.168b	1.452±0.128b
300	5.425±0.522de	2.021±0.145de	7.446±0.659cd	2.678±0.113c	1.218±0.031b
400	5.202±0.888e	1.576±0.312e	6.778±1.188d	3.336±0.221a	1.264±0.170b

注:同列不同小写字母表示浓度间差异显著($P < 0.05$)。表 2—3 同。

Note: Different lowercase letters in the same column represented significant difference ($P < 0.05$). The same as Tab.2-3.

2.2 Na₂CO₃胁迫对赖草幼苗光合特性的影响

从图 1 可以看出,当胁迫浓度低于 150 mmol/L 时,Pn 随胁迫浓度的升高逐渐升高,并在浓度达到 150 mmol/L 时最大,浓度高于 150 mmol/L 后随胁迫浓度的增加 Pn 开始下降,在 400 mmol/L 时降到最低,较对照组显著降低了 49% ($P < 0.05$)。Tr 在低的胁迫浓度时,比 CK 增加了 42%;当胁迫浓度达到

100 mmol/L 时开始下降,胁迫浓度为 400 mmol/L 时较对照组显著降低 32% ($P < 0.05$)。Gs 值在 50 mmol/L 胁迫浓度下达到最大,之后逐渐下降,当胁迫浓度升到 400 mmol/L 时比对照组降低了 43%。Ci 的变化与 Tr 的变化一致,胁迫对 Ci 的影响与对照组相比差异不显著。

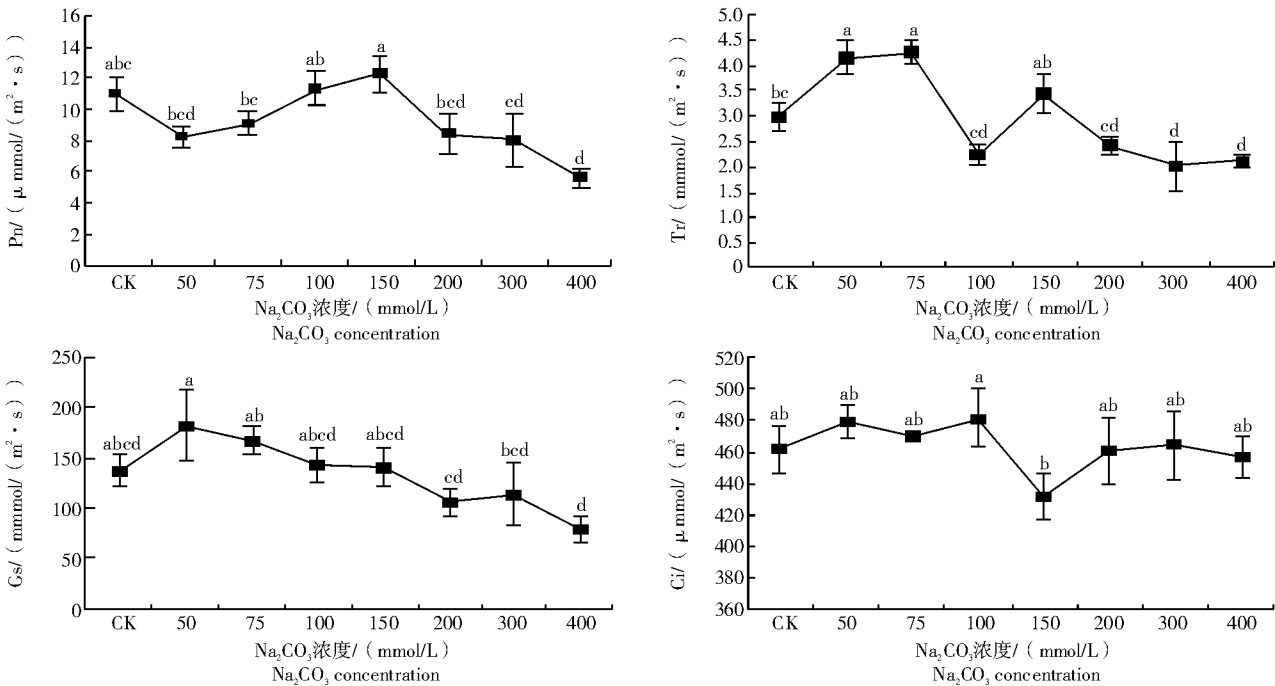


图 1 Na₂CO₃胁迫对赖草幼苗 Pn、Tr、Gs 和 Ci 的影响
Fig.1 Effects of Na₂CO₃ stress on Pn, Tr, Gs, and Ci in *L. secalinus* seedlings

2.3 Na₂CO₃胁迫对赖草幼苗叶绿素荧光参数的影响

从表2可以看出,F_o随Na₂CO₃浓度的升高而增加,在300 mmol/L的胁迫下F_o与对照差异显著(P<0.05),在400 mmol/L胁迫时差异最大;F_m在

不同的胁迫浓度下均无显著差异;在胁迫浓度小于50 mmol/L时,F_v/F_m和F_v/F_o的变化趋势一致均有增加趋势,之后随Na₂CO₃浓度的增加逐渐降低,F_v/F_o的下降幅度比较大,比对照组显著降低了88.4%(P<0.05)。

表2 Na₂CO₃胁迫对赖草叶绿素荧光参数的影响
Tab.2 Effects of Na₂CO₃ stress on chlorophyll fluorescence parameters in *L. secalinus*

Na ₂ CO ₃ 浓度/(mmol/L) Concentration	F _o	F _m	F _v /F _m	F _v /F _o
CK	0.303±0.262cd	1.565±1.352a	0.806±0.802a	4.164±4.043ab
50	0.248±0.206d	1.508±1.064a	0.821±0.752a	5.254±2.993a
75	0.318±0.276cd	1.556±1.230a	0.786±0.721ab	3.994±2.566b
100	0.337±0.298cd	1.577±1.335a	0.777±0.701ab	3.770±2.696b
150	0.368±0.306c	1.489±1.231a	0.741±0.615ab	3.202±1.908b
200	0.339±0.301cd	1.642±1.566a	0.793±0.766ab	3.887±3.327b
300	0.586±0.516b	1.562±1.188a	0.635±0.519bc	1.030±0.609c
400	0.734±0.663a	1.475±1.103a	0.533±0.336c	0.482±0.003c

2.4 Na₂CO₃胁迫对赖草幼苗光响应曲线荧光参数的影响

所有Na₂CO₃胁迫浓度下的Y(II)均随光合有效辐射(PAR)的增强而下降(图2);在0~

140 μmol/(m²·s)范围内下降迅速,之后变得平缓。Na₂CO₃浓度为50~75 mmol/L的曲线与CK一致,均高于高浓度下Y(II)曲线。

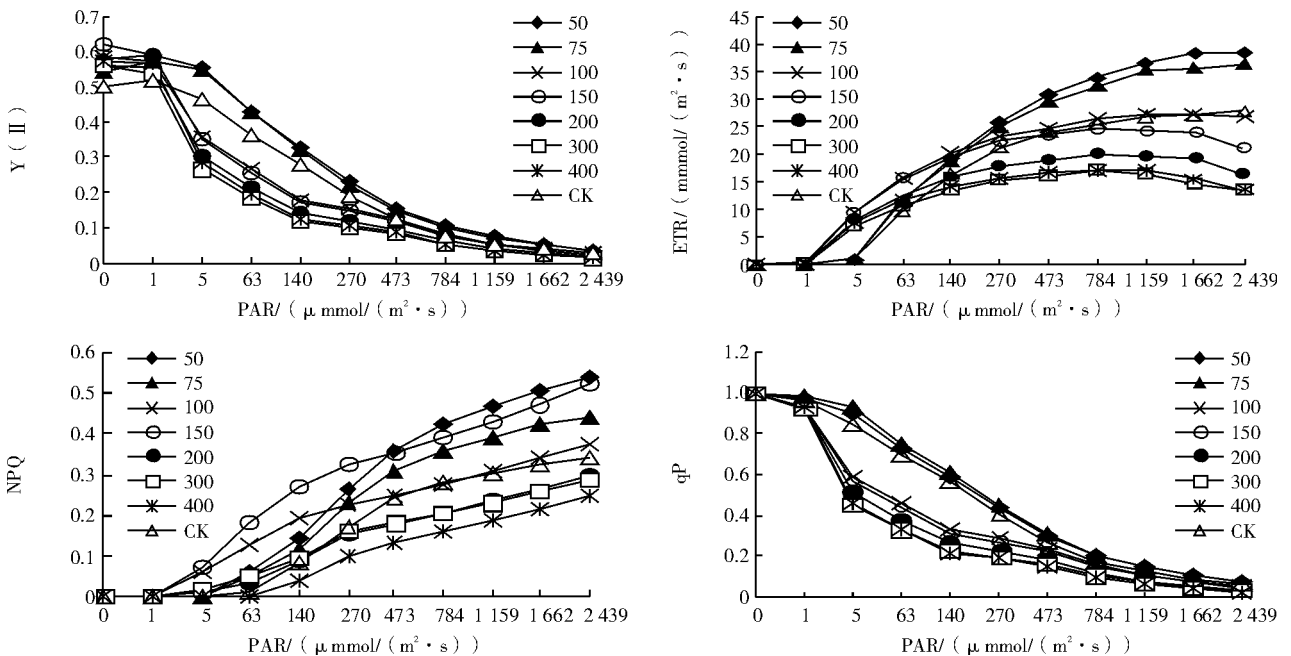


图2 不同浓度Na₂CO₃胁迫赖草幼苗实际光合量子产量、电子传递速率、非光化学猝灭系数、光化学猝灭系数对光强的响应

Fig.2 Response curves of Y(II), ETR, NPQ, and qP in *L. secalinus* seedlings under Na₂CO₃ stress to light intensity

ETR-PAR为不同光强下通过PSII的表观电子传递速率。PAR小于270 μmol/(m²·s),随着光强的增加,ETR先迅速增加后缓慢增加;ETR-PAR曲线在PAR升高到1159 μmol/(m²·s)时出现分歧:浓度为50、75 mmol/L的曲线随光强增加

而升高,CK及100 mmol/L的曲线趋于稳定,浓度高于100 mmol/L的曲线随光强的增加开始下降(图2)。

由图2可知,在试验光强范围内,NPQ随光强的增加而增大,且增速较快,NPQ未达到稳定状

态,此时赖草幼苗把多余的光量子通过快速的热耗散消耗掉。浓度为 300~400 mmol/L Na_2CO_3 胁迫的 NPQ 曲线在最下面, NPQ 增加缓慢,热耗散慢,受到了光抑制,使 ETR 传递的速率下降。qP 随着 PAR 的增加而降低,当 PAR 小于 $475 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,所有浓度下的 qP 均先迅速下降,后趋于平缓,并在 $2000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 左右达到稳定。对照和浓度小于 100 mmol/L 的 qP 曲线下降速度较慢, qP 越大, PSII 的电子传递活性越强(图 2)。

2.5 Na_2CO_3 胁迫对赖草幼苗光响应曲线拟合参数的影响

初始斜率在 Na_2CO_3 浓度低于 100 mmol/L 时增加(表 3),随后随浓度增加而降低;最大电子传递速率 ETR_{max} 不同浓度下均显著小于 CK,在 200 mmol/L 开始迅速下降。对强光的耐受能力 I_k 随浓度增加而降低,所有胁迫浓度下 I_k 与 CK 均差异显著($P < 0.05$)。

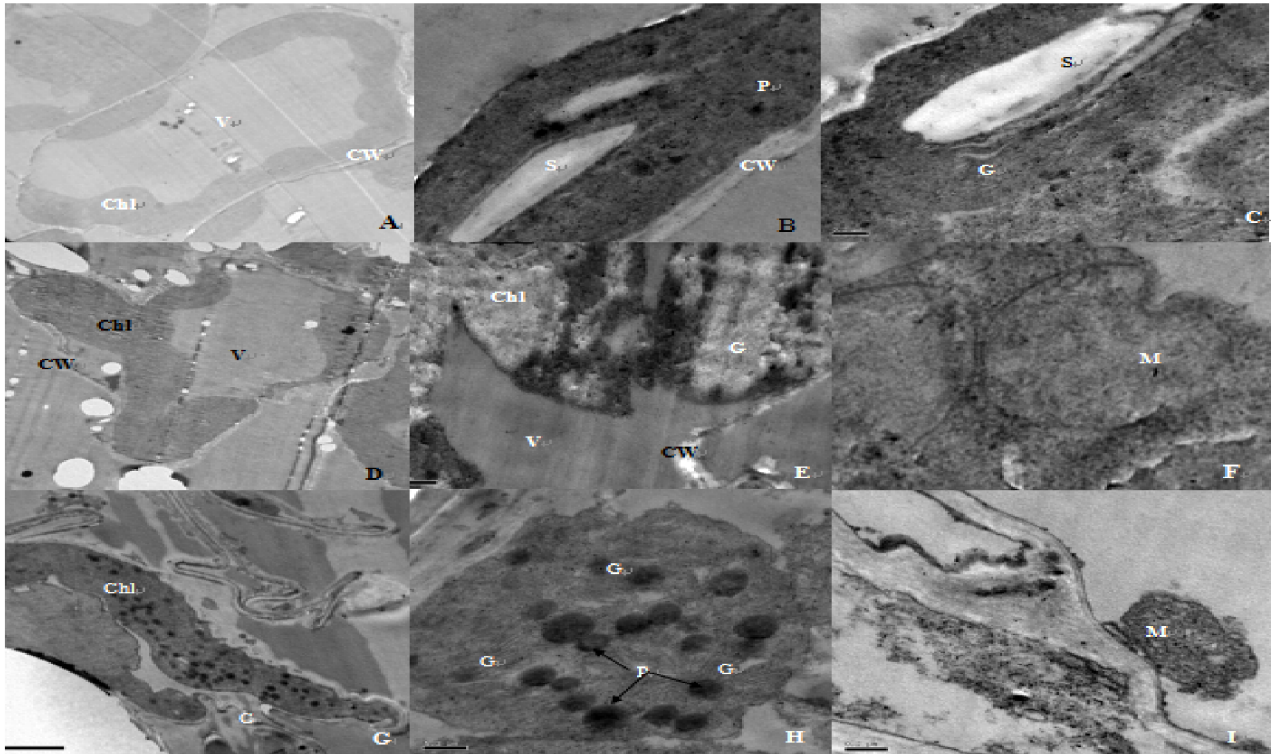
表 3 Na_2CO_3 胁迫对赖草幼苗光响应曲线荧光拟合参数的影响
Tab.3 Effects of Na_2CO_3 stress on fitted parameters of light response curves in *L. secalinus* seedlings

Na_2CO_3 浓度/ (mmol/L) Na_2CO_3 con- centration	初始斜率 Initial slope	$\text{ETR}_{\text{max}}/$ ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)	半饱和光强(I_k)/ ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$) Half-saturation light intensity	Na_2CO_3 浓度/ (mmol/L) Na_2CO_3 con- centration	初始斜率 Initial slope	$\text{ETR}_{\text{max}}/$ ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)	半饱和光强(I_k)/ ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$) Half-saturation light intensity
CK	$0.211 \pm 0.018\text{bc}$	$56.767 \pm 12.681\text{a}$	$275.930 \pm 78.381\text{a}$	150	$0.180 \pm 0.009\text{cd}$	$27.100 \pm 4.024\text{bc}$	$148.850 \pm 19.567\text{b}$
50	$0.257 \pm 0.017\text{a}$	$39.400 \pm 5.386\text{b}$	$160.350 \pm 26.638\text{b}$	200	$0.171 \pm 0.013\text{cd}$	$20.067 \pm 1.989\text{c}$	$119.250 \pm 11.688\text{b}$
75	$0.250 \pm 0.010\text{a}$	$38.317 \pm 1.743\text{b}$	$153.533 \pm 5.213\text{b}$	300	$0.140 \pm 0.014\text{d}$	$16.850 \pm 1.389\text{c}$	$123.233 \pm 10.273\text{b}$
100	$0.209 \pm 0.018\text{c}$	$29.617 \pm 4.594\text{bc}$	$146.433 \pm 25.987\text{b}$	400	$0.160 \pm 0.009\text{d}$	$17.917 \pm 2.924\text{c}$	$112.983 \pm 18.472\text{b}$

2.6 Na_2CO_3 胁迫对赖草叶肉细胞超微结构的影响

由图 3-A 可知,在 50 mmol/L 胁迫下,赖草叶肉细胞的液泡较大,叶绿体在细胞壁周围。叶绿体

外膜清晰,基粒片层扭曲(图 3-C);有淀粉粒,嗜锇体小且数量较少(图 3-B)。



A-C 为 50 mmol/L Na_2CO_3 ; D-F 为 150 mmol/L Na_2CO_3 ; G-I 为 400 mmol/L Na_2CO_3 ; Chl. 叶绿体; G. 叶绿体基粒; S. 淀粉体; V. 液泡; P. 嗜锇体; CW. 细胞壁; M. 线粒体(图 A. Bar=5 μm ; D, G. Bar=2 μm ; E, F. Bar=0.5 μm ; B, C, H, I. Bar=0.2 μm)

A-C was 50 mmol/L of Na_2CO_3 ; D-F was 150 mmol/L of Na_2CO_3 ; G-I was 400 mmol/L of Na_2CO_3 ; Chl. chloroplast; G granum; S. starch grain; V. vacuole; P. Osmiophilic body; CW. cell wall; M. mitochondrion(Fig. A. Bar=5 μm ; D, G. Bar=2 μm ; E, F. Bar=0.5 μm ; B, C, H, I. Bar=0.2 μm)

图 3 Na_2CO_3 胁迫下赖草叶绿体超微结构
Fig.3 Ultrastructure of chloroplast in *L. secalinus* under Na_2CO_3 stress

由图 3-D 可知,在 150 mmol/L 胁迫下,叶肉细胞形状不规则,叶绿体与细胞壁存在一定程度的分离现象,液泡缩小。叶绿体的内外膜有解体迹象,类囊体片层排列不整齐,有增宽现象,基粒片层排列松散且扭曲(图 3-E)。嗜锲体小,但数量增多,无淀粉粒。线粒体膜有破损趋势,但结构完整,能观察到嵴结构(图 3-F)。

在 400 mmol/L 胁迫下,细胞呈不规则形状,细胞壁折叠扭曲严重,液泡所占比例很小(图 3-G)。多个叶绿体融合粘连,难以区分,片层间隙增大、基粒排列混乱,嗜锲体显著增多,增大;叶绿体内外膜解体,有大的嗜锲体游离在外,有少量淀粉粒。解体的叶绿体内出现空洞(图 3-H)。线粒体膜解体,结构不完整,嵴消失(图 3-I)。

3 结论与讨论

在逆境胁迫下,叶绿素的合成效率降低而降解速率增加,最终导致叶片中的叶绿素含量降低^[19]。有研究发现,低浓度的盐胁迫对西瓜叶片中叶绿素含量的提高有促进作用,而高浓度则存在显著抑制作用^[20]。本试验结果表明,低浓度 Na₂CO₃ 胁迫后,赖草幼苗的叶绿素 a、b 高于对照组但显著不差异,但当 Na₂CO₃ 的浓度逐渐升高后,导致叶绿素 a、b 的含量均显著降低,叶绿素 a/b 显著变化($P < 0.05$)。而叶绿素含量能够反映光合作用强弱,光合作用是植物生长发育的重要过程^[21]。李焕勇等^[22]研究表明,随着 Na₂CO₃ 胁迫浓度的升高,甜樱桃叶片的净光合速率、气孔导度显著下降。本试验结果表明,在一定浓度 Na₂CO₃ 胁迫下赖草能够维持正常的光合作用。对赖草光合作用指标进一步测定发现,Pn 和 Gs 在低浓度 Na₂CO₃ 胁迫下与对照组均无显著差异,但 Pn 在高浓度 400 mmol/L 时显著下降。但郑国琦等^[23]研究表明,Pn 降低,Ci 下降,是气孔限制;Pn 降低,Ci 升高,是非气孔限制。赖草的 Ci 浓度在整个胁迫浓度下较高,与对照组相比无显著变化,说明气孔不是赖草 Pn 降低的主要限制因子,这可能是由于胁迫造成赖草叶片的光合结构受损导致。低浓度胁迫处理促进叶绿素合成和光合速率,而在高浓度胁迫下叶绿素合成和光合速率受到抑制,与 SANTOS^[24]不一致,但与郜新强等^[9]的研究结果一致,这可能与物种的差异有关,也可能与试验设计的胁迫过程有关,有待进一步研究。

初始荧光(F_o)是暗适应的 PSII 中心全部开放时的荧光强度,F_o 增加量越多,表明植物受损程度

越严重^[25],且光能转化效率(F_v/F_m)是早期检测逆境胁迫的最佳指标^[26]。本试验结果显示,低盐碱浓度(50~75 mmol/L Na₂CO₃)下 F_o 降低,之后逐渐上升;同时 F_v/F_m、F_v/F_o 也随 Na₂CO₃ 浓度增加而降低,在 300 mmol/L 胁迫下与 CK 出现显著差异。正常叶片的 F_v/F_m 在 0.8 左右,300 mmol/L Na₂CO₃ 胁迫,使 F_v/F_m 的值下降,进而导致 PSII 的潜在光合活性降低。本试验表明,低浓度盐碱处理对赖草叶片的 PSII 反应中心影响不大,但高浓度盐碱处理使植物细胞结构受损,细胞的光合结构破坏,降低了植株对光能的利用率,这与亚麻^[27]的相关研究结果一致。在低光强范围内,ETR 会随光强的增加而增大,光强达到一定强度后就会稳定,稳定后多余的光能就会以热耗散的方式消耗掉(NPQ),若热耗散达到饱和,则会损伤植物(Y(NO))。在低 Na₂CO₃ 浓度胁迫下,Y(II)和 qP 的曲线比高浓度下的曲线高,说明低浓度(50~75 mmol/L)胁迫下幼苗能够正常生长,叶绿素吸收的光量子充分进行光合作用,随着胁迫浓度逐渐增加,叶片结构被破坏,光合能力则逐渐下降。NPQ 作为光保护的重要指标,在试验光强范围内随 PAR 的增加而增大,并在所有胁迫浓度下均未达到稳定状态,表明赖草幼苗能忍受一定程度的高光强照射;F_v/F_m 随胁迫浓度升高而下降的主要原因是 NPQ 增加及非光化学能量耗散的加强。

叶绿体是植物光合作用的场所,其结构完整性能够直接影响光合作用的强弱,植物受到逆境时,叶绿体结构变形,可作为植物受损的标志^[28]。赖草幼苗在 400 mmol/L Na₂CO₃ 胁迫下,虽然叶绿体的内外膜消失,但基粒片层存在,叶肉细胞中存在叶绿体,这与韦存虚等^[29]高浓度胁迫下叶绿体片层结构消失的研究结果不一致,从这点来说,赖草的耐碱能力更强。嗜锲体是由叶绿体解体、脂类物质聚集而成的,可用来指示叶绿体膜的完整性。本试验中,Na₂CO₃ 浓度在 150 mmol/L 时嗜锲体增加不明显,Na₂CO₃ 浓度在 400 mmol/L 时体积增大,数量增加。这与郑文菊等^[30]对碱茅的研究一致,增多的嗜锲体能提高细胞质浓度、减少水分的流失,提高抗盐能力,赖草叶肉细胞中嗜锲体的增多受碱胁迫或是抵抗碱胁迫的结果有待进一步研究。作为光合作用的产物,影响淀粉粒增加的主要原因有 2 个,一是由于夜间低温使得光合产物运输受阻,导致其增加;二是由于增多增大的淀粉粒,不仅为细胞的活动提供能量,而且能提高渗透压,保证了水分的

吸收和利用^[31],所以植物抵抗逆境的表现会使淀粉粒增多。该研究在低浓度的 Na₂CO₃胁迫下,能观察到较大的淀粉粒,而当浓度高于 150 mmol/L 几乎没有淀粉粒,可能由于高浓度导致叶绿体结构破坏使得光合受阻,光合产物很少或没有,也可能是叶绿体结构破坏,光合产物合成速率小于运输速率,有待进一步研究。

低浓度至中浓度(50~150 mmol/L Na₂CO₃)的碱胁迫下,赖草对碱害表现出一定适应性。高浓度 Na₂CO₃胁迫导致赖草叶片叶绿体片层结构损伤,光合速率下降,幼苗生长受阻。嗜饿体增多和淀粉粒的增加,体现赖草对盐碱胁迫的适应力较强。

参考文献:

- [1] LIU Q, WANG Y Q, ZHANG J, et al. Filling gullies to create farmland on the loess plateau[J]. Environmental Science & Technology, 2013, 47(14): 7589-7590.
- [2] PENG S Z, DING Y X, WEN Z M, et al. Spatiotemporal change and trend analysis of potential evapotranspiration over the Loess Plateau of China during 2011-2100[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2017, 233: 183-194.
- [3] 冯辽. 山西省盐碱地改良研究[D]. 太谷:山西农业大学, 2017. FENG L. The control measures of alkali-saline land in Shanxi Province[D]. Taigu: Shanxi Agricultural University, 2017.
- [4] 杨鹤. 习近平主持召开深入推动黄河流域生态保护和高质量发展座谈会并发表重要讲话[EB/OL]. (2021-10-22). https://www.gov.cn/xinwen/2021-10/22/content_5644385.htm#1. YANG H. Xi Jinping presided over a symposium on promoting ecological protection and high-quality development of the Yellow River Basin and delivered an important speech[EB/OL]. (2021-10-22). https://www.gov.cn/xinwen/2021-10/22/content_5644385.htm#1.
- [5] LI N, ZHANG Z H, GAO S, et al. Different responses of two Chinese cabbage (*Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis*) cultivars in photosynthetic characteristics and chloroplast ultrastructure to salt and alkali stress[J]. Planta, 2021, 254(5): 102.
- [6] OI T, ENOMOTO S, NAKAO T, et al. Three-dimensional ultrastructural change of chloroplasts in rice mesophyll cells responding to salt stress[J]. Annals of Botany, 2020, 125(5): 833-840.
- [7] BAKER N R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis *in vivo*[J]. Annual Review of Plant Biology, 2008, 59: 89-113.
- [8] 汪月霞, 孙国荣, 王建波, 等. NaCl胁迫下星星草幼苗MDA含量与膜透性及叶绿素荧光参数之间的关系[J]. 生态学报, 2006, 26(1): 122-129. WANG Y X, SUN G R, WANG J B, et al. Relationships among MDA content, plasma membrane permeability and the chlorophyll fluorescence parameters of *Puccinellia tenuiflora* seedlings under NaCl stress[J]. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(1): 122-129.
- [9] 郜新强, 王小艳, 焦伟, 等. 金丝楸幼苗响应盐碱胁迫的生理和转录组分析[J]. 林业科学研究, 2023, 36(1): 166-178. GAO X Q, WANG X Y, JIAO W, et al. Physiological and transcriptomic analysis of *Catalpa bungei* seedlings in response to saline-alkali stresses[J]. Forest Research, 2023, 36(1): 166-178.
- [10] 刘建, 齐宝林, 于洪柱, 等. 盐碱胁迫对3种柳枝稷生长性状、叶片性状及叶绿素荧光特性的影响[J]. 黑龙江畜牧兽医, 2023(1): 85-91. LIU J, QI B L, YU H Z, et al. Effects of saline alkali stress on growth traits, leaf traits and chlorophyll fluorescence of three switchgrass species[J]. Heilongjiang Animal Science and Veterinary Medicine, 2023(1): 85-91.
- [11] 张慧芳, 闫海冰, 冯帆, 等. 碱胁迫对唐古特白刺生长及叶片超微结构的影响[J]. 中国水土保持科学(中英文), 2021, 19(1): 35-42. ZHANG H F, YAN H B, FENG F, et al. Effects of alkali stress on the growth and ultrastructure of *Nitraria tangutorum* [J]. Science of Soil and Water Conservation, 2021, 19(1): 35-42.
- [12] CUN W. Epicuticular wax of leaf epidermis: a functional structure for salt excretion in a halophyte *Puccinellia tenuiflora*[J]. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24(11): 2451-2456.
- [13] 郭瑞. 松嫩平原四种禾本科植物耐盐碱生理生态机制研究[D]. 长春:东北师范大学, 2010. GUO R. The study of saline and alkaline tolerant eco-physiological metabolism in four Gramineae in the Songnen grasslands[D]. Changchun: Northeast Normal University, 2010.
- [14] 杜利霞, 董宽虎, 乔志宏, 等. NaCl胁迫对赖草幼苗生理特性的影响[J]. 草原与草坪, 2013, 33(1): 1-4, 10. DU L X, DONG K H, QIAO Z H, et al. Effect of NaCl stress on physiological characteristics of *Leymus secalinus* seedling[J]. Grassland and Turf, 2013, 33(1): 1-4, 10.
- [15] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京:高等教育出版社, 2006: 15-17, 74-77. GAO J F. Experimental guidance for plant physiology[M]. Beijing: Higher Education Press, 2006: 15-17, 74-77.
- [16] 王喆, 李萌, 郝瑞丽, 等. 糜子穗型突变体光合特性比较[J]. 山西农业科学, 2020, 48(6): 879-883. WANG Z, LI M, HAO R L, et al. Comparison of photosynthetic characteristics of broomcorn millet spike mutants[J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2020, 48(6): 879-883.
- [17] 杜利霞. 赖草对盐碱胁迫的生理响应及LsCDPK基因的克隆与功能分析[D]. 太谷:山西农业大学, 2015. DU L X. Physiological responses of *Leymus secalinus* seedling under saline-alkali stress and the clone and function analysis of LsCDPK gene[D]. Taigu: Shanxi Agricultural University, 2015.
- [18] 杨娟, 王有科, 李捷, 等. 不同枸杞品种叶绿素荧光参数差异分析[J]. 干旱区研究, 2014, 31(3): 550-555. YANG J, WANG Y K, LI J, et al. Parameter difference of chlorophyll fluorescence in leaves of different cultivars of *Lycium barbarum*[J]. Arid Zone Research, 2014, 31(3): 550-555.
- [19] 罗孟容, 梁文斌, 杨艳, 等. 干旱胁迫对椴子光合作用及叶绿体超微结构的影响[J]. 经济林研究, 2021, 39(3): 165-174. LUO M R, LIANG W B, YANG Y, et al. Effect of drought stress on photosynthesis and chloroplast ultrastructure of *Gardenia jasminoides*[J]. Non-Wood Forest Research, 2021, 39(3): 165-174.
- [20] 孙凤岭, 陈昆, 姜涛, 等. 盐胁迫对西瓜幼苗光合色素、光合特

- 性及抗氧化保护酶系统的影响[J]. 园艺与种苗, 2022, 42(12):4-6.
- SUN F L, CHEN K, JIANG T, et al. Effects of salt stress on photosynthetic pigments, photosynthetic characteristics and antioxidant protective enzyme system of watermelon seedlings[J]. Horticulture & Seed, 2022, 42(12):4-6.
- [21] DEMMIG-ADAMS B, ADAMS W W III. Photoprotection and other responses of plants to high light stress[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1992, 43:599-626.
- [22] 李焕勇, 廖方舟, 刘景超, 等. 盐胁迫对甜樱桃砧木生理特性及光合荧光参数的影响[J]. 西北植物学报, 2023, 43(1):127-135.
- LI H Y, LIAO F Z, LIU J C, et al. Effect of salt stress on physiological characteristics and photosynthetic fluorescence parameters of sweet cherry rootstock[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2023, 43(1):127-135.
- [23] 郑国琦, 许兴, 徐兆桢, 等. 盐胁迫对枸杞光合作用的气孔与非气孔限制[J]. 西北植物学报, 2002, 22(6):75-79.
- ZHENG G Q, XU X, XU Z Z, et al. The effect of salt stress on the stomatal and non-stomatal limitation of photosynthesis of *Lycium barbarum*[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2002, 22(6):75-79.
- [24] SANTOS C V. Regulation of chlorophyll biosynthesis and degradation by salt stress in sunflower leaves[J]. Scientia Horticulturae, 2004, 103(1):93-99.
- [25] 李旭新, 刘炳响, 郭智涛, 等. NaCl胁迫下黄连木叶片光合特性及快速叶绿素荧光诱导动力学曲线的变化[J]. 应用生态学报, 2013, 24(9):2479-2484.
- LI X X, LIU B X, GUO Z T, et al. Effects of NaCl stress on photosynthesis characteristics and fast chlorophyll fluorescence induction dynamics of *Pistacia chinensis* leaves[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2013, 24(9):2479-2484.
- [26] WANG L Z, WANG L M, XIANG H T, et al. Relationship of photosynthetic efficiency and seed-setting rate in two contrasting rice cultivars under chilling stress[J]. Photosynthetica, 2016, 54(4):581-588.
- [27] 张晓艳, 孙宇峰, 曹焜, 等. 苏打盐碱胁迫对汉麻光合特性的影响[J]. 江西农业学报, 2022, 34(8):53-59, 64.
- ZHANG X Y, SUN Y F, CAO K, et al. Effects of soda saline-alkali stress on photosynthetic characteristics of hemp[J]. Acta Agriculturae Jiangxi, 2022, 34(8):53-59, 64.
- [28] 周蕴薇, 刘艳萍, 戴思兰. 用叶绿素荧光分析技术鉴定植物抗寒性的剖析[J]. 植物生理学通讯, 2006, 42(5):945-950.
- ZHOU Y W, LIU Y P, DAI S L. Identification of cold resistant plants by chlorophyll fluorescence analysis technique[J]. Plant Physiology Communications, 2006, 42(5):945-950.
- [29] 韦存虚, 张军, 王建军, 等. 星星草营养器官适应盐胁迫的结构特征[J]. 植物资源与环境学报, 2006(1):51-56.
- WEI C X, ZHANG J, WANG J J, et al. Observation on structural characters of vegetative organs of *Puccinellia tenuiflora* under salt stress[J]. Journal of Plant Resources and Environment, 2006(1):51-56.
- [30] 郑文菊, 王勋陵, 沈禹颖. 几种盐地生植物同化器官的超微结构研究[J]. 电子显微学报, 1999, 18(5):507-512.
- ZHENG W J, WANG X L, SHEN Y Y. A study on the ultrastructure of assimilative organs of some plants in saline habitate [J]. Journal of Chinese Electron Microscopy Society, 1999, 18(5):507-512.
- [31] 刘卫国, 丁俊祥, 邹杰, 等. NaCl对齿肋赤藓叶肉细胞超微结构的影响[J]. 生态学报, 2016, 36(12):3556-3563.
- LIU W G, DING J X, ZOU J, et al. Ultrastructural responses of *Syntrichia caninervis* to a gradient of NaCl stress[J]. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(12):3556-3563.