

盐胁迫对不同倍性金银花光合特性的影响

颜 坤¹, 赵世杰², 徐化凌³, 吴从稳¹, 陈小兵¹

(¹中国科学院烟台海岸带研究所/中国科学院海岸带环境过程与生态修复重点实验室, 山东烟台 264003; ²山东农业大学/作物生物学国家重点实验室, 山东泰安 271018; ³东营市农业科学研究院, 山东东营 257091)

摘要:【目的】研究四倍体和二倍体金银花叶片光合作用对盐胁迫的响应, 特别是盐胁迫对 PS I 和 PS II 性能以及协调性的影响, 比较盐胁迫下叶片光合特性的差异, 分析盐胁迫对叶片 Na^+ 、 Cl^- 和丙二醛含量以及叶片生物量的影响, 揭示不同倍性金银花耐盐胁迫的能力, 为盐碱地栽培品种的选择提供参考。【方法】选用四倍体和二倍体金银花为试验材料, 采用叶绿素荧光快速诱导动力学曲线和 820 nm 光反射曲线同步测定技术, 结合气体交换参数, 研究中度 ($150 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NaCl}$) 和重度 ($300 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{ NaCl}$) 盐胁迫对四倍体和二倍体金银花叶片光合作用和光合机构的影响。金银花植株定植于装有石英砂的塑料盆中, Hoagland 营养液培养。营养液中加入 NaCl 用于盐处理, 每天递增 $50 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 到达处理浓度 (150 和 $300 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$), 处理持续 15 d。以不加入 NaCl 的营养液培养对照植株。盐处理过程中选取枝条中部全展的叶片用于指标测定。【结果】中度盐胁迫下, 四倍体和二倍体金银花叶片光合速率、气孔导度和胞间 CO_2 浓度显著降低, 但四倍体下降幅度小于二倍体, 说明中度盐胁迫下光合速率的降低是由气孔限制引起的, 四倍体叶片光合作用受气孔限制程度较小。重度盐胁迫下, 四倍体和二倍体金银花叶片光合速率也显著降低, 但四倍体下降幅度小于二倍体, 能维持较高的光合活性。重度盐胁迫 7 d 后, 二倍体金银花叶片 Rubisco 酶的活化状态和羧化效率显著降低, 诱发 PS II 光抑制, 降低向 PS I 电子传递的量子产额。因此, PS I 的还原受到抑制, 820 nm 光反射曲线应该显示 PS I 氧化幅度增加。但结果相反, PS I 氧化幅度却显著降低。重度盐胁迫下, 二倍体金银花叶片 PS I 也发生了光抑制, 不能有效推动电子向 PS I 受体侧传递, 抑制了 PS I 的氧化, 而 PS I 光抑制程度高于 PS II, 导致 PS I 氧化幅度显著降低, 破坏了 PS II 与 PS I 的协调性。重度盐胁迫 15 d 后, 四倍体金银花叶片 Rubisco 酶活化状态和羧化效率显著下降, 但下降幅度小于二倍体金银花, PS II 和 PS I 的性能未受显著影响, 维持了 PS II 和 PS I 的协调性。因此, 相对于二倍体, 四倍体金银花叶片在重度盐胁迫下也具有较高的光合活性。盐胁迫 15 d 后, 二倍体金银花叶片 Na^+ 、 Cl^- 和丙二醛含量显著增加, 整株叶片干重显著降低, 其变化幅度大于四倍体金银花, 说明四倍体金银花受离子毒害的影响较轻, 这可能是其在盐胁迫下维持较高光合性能的原因。【结论】盐胁迫下, 四倍体金银花叶片能维持较高的气孔导度和 Rubisco 酶的活化状态, 保持了 PS II 和 PS I 的协调性, 因而具有较高的光合活性, 能够积累较多的生物量。因此, 四倍体金银花耐盐胁迫的能力强于二倍体, 更适于盐碱地栽培。

关键词: 金银花; 光系统; 光合电子传递; 气孔限制; 羧化效率

Effects of Salt Stress on Photosynthetic Characters in Honeysuckle with Different Ploidies

YAN Kun¹, ZHAO Shi-jie², XU Hua-ling³, WU Cong-wen¹, CHEN Xiao-bing¹

(¹ Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences/Key Laboratory of Coastal Environmental Processes and Ecological Remediation, Chinese Academy of Sciences, Yantai 264003, Shandong; ² Shandong Agricultural University/State Key Laboratory of Crop Biology, Tai'an 271018, Shandong; ³ Dongying Academy of Agricultural Sciences, Dongying 257091, Shandong)

收稿日期: 2014-11-24; 接受日期: 2015-03-06

基金项目: 国家自然科学基金 (41201292)、中国科学院“一三五”规划项目 (Y254021031)、海洋公益性行业专项 (201105020)

联系方式: 颜坤, Tel: 13626456450; E-mail: kyan@yic.ac.cn. 通信作者陈小兵, Tel: 05352109111; E-mail: xbchen@yic.ac.cn

Abstract: 【Objective】 In order to provide a reference for cultivar selection of saline land, leaf photosynthetic responses to salt stress in diploid and tetraploid honeysuckle, especially the effects of salt stress on PS I and PS II performance and coordination were studied, the difference in leaf photosynthetic characters under salt stress was compared and the effects of salt stress on leaf Na^+ , Cl^- and malondialdehyde contents and the leaf biomass were analyzed so that revealed salt tolerance of the honeysuckle with different ploidies. **【Method】** Tetraploid and diploid honeysuckle plants were used as experimental materials to study the effects of moderate ($150 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl) and severe ($300 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl) salt stress on photosynthesis and photosynthetic apparatus by simultaneously analyzing chlorophyll a fluorescence transient and light reflection at 820 nm as well as gas exchange parameters. Honeysuckle plants were planted in plastic pots filled with quartz sand and cultured with Hoagland nutrient solution. NaCl was added to nutrient solution incrementally by $50 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ step per day to provide final concentrations of 150 and $300 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ for salt treatment, and the treatment lasted for 15 days. The control plants were cultured with nutrient solution without adding NaCl. During salt treatment, expanded leaves from the middle of a shoot were sampled for measuring parameters. **【Result】** Under moderate salt stress, leaf photosynthetic rate, stomatal conductance and intercellular CO_2 concentration were significantly decreased in diploid and tetraploid honeysuckle, and the decrease was lower in the tetraploid, indicating less stomatal inhibition on photosynthesis. Under severe salt stress, leaf photosynthetic rate was also significantly decreased in diploid and tetraploid honeysuckle, and the tetraploid could maintain higher photosynthetic activity than the diploid due to the lower decrease in leaf photosynthetic rate. After 7 days of severe salt stress, leaf carboxylation rate and Rubisco activation state were significantly decreased in diploid honeysuckle. PS II photoinhibition was induced, resulting in the decline of quantum yield of electron transport to PS I. Therefore, PS I reduction was inhibited, and the increased PS I oxidation should be observed in the 820 nm reflection transient. On the contrary, PS I oxidation was significantly decreased. Under severe salt stress, PS I photoinhibition also occurred in the leaves of diploid honeysuckle, which could not effectively drive electrons to its acceptor side and then inhibited PS I oxidation. The significant decrease of PS I oxidation resulted from the greater photoinhibition in PS I than PS II, and the coordination between PS II and PS I was destroyed. After 15 days of severe salt stress, leaf carboxylation rate and activation state of Rubisco enzyme were significantly decreased in tetraploid honeysuckle, and the decrease was lower than that in diploid honeysuckle. The capacity of PS II and PS I was not significantly affected, and their coordination was maintained in tetraploid honeysuckle under severe salt stress. Thus, tetraploid honeysuckle also had higher leaf photosynthetic activity than the diploid upon severe salt stress. After salt stress for 15 days, leaf Na^+ , Cl^- and malondialdehyde contents were significantly increased in diploid honeysuckle, whereas leaf dry weight per plant was significantly reduced, and the change amplitude was greater than that in tetraploid honeysuckle, indicating lower leaf ionic toxicity in the tetraploid, which might be responsible for maintaining higher photosynthetic capacity under salt stress. **【Conclusion】** Under salt stress, tetraploid honeysuckle possesses higher leaf photosynthetic activity in terms of greater leaf stomatal conductance, higher Rubisco activation state and normal PS II and PS I coordination, and then could accumulate greater biomass. Therefore, tetraploid honeysuckle has stronger salt tolerance and is more suitable for cultivation in saline land.

Key words: honeysuckle; photosystem; photosynthetic electron transport; stomatal limitation; carboxylation efficiency

0 引言

【研究意义】 中国滨海盐碱地面积广大, 筛选耐盐经济植物, 发展盐土农业, 是利用盐碱地的有效途径^[1-2]。金银花是中国传统中药材, 种植收益高, 抗逆能力强, 可尝试用于盐碱地栽培。光合作用是植物生长和产量形成的基础, 对逆境胁迫敏感。染色体多倍化是植物发育进化的重要方式, 有助于植物适应不利环境^[3]。因此, 研究多倍体金银花光合作用对盐胁迫的响应规律以及光合系统的协调机制, 具有重要的理论意义, 也有助于筛选耐盐品种。 **【前人研究进展】** 植物光合作用对盐胁迫敏感, 盐胁迫通过离子毒害和渗透胁迫等方式导致光合作用的气孔限制, 抑制

Rubisco 酶活性, 影响光合碳同化过程, 进而诱发光抑制^[4-8]。研究证明, 盐胁迫降低植物 PS II 最大光化学效率 (Fv/Fm), 造成 PS II 损伤, 但也有研究表明盐胁迫对 PS II 功能没有显著的影响, 这可能是不同的试验材料和处理方式造成的^[9-15]。传统观念认为 PS II 对逆境胁迫较为敏感, 容易发生光抑制, 而 PS I 比较稳定, 因为逆境下, PS II 的光抑制主要是 D1 蛋白的伤害, D1 蛋白在光下能够通过快速周转而修复, 所以逆境胁迫解除后 PS II 活性能较快恢复^[16-17]。PS I 光抑制是指光合作用暗反应受阻引起光合还原力 NADPH 积累, 抑制 PS I 受体侧电子传递, 引起活性氧积累, 导致 PS I 蛋白复合体多肽组分降解和光能利用率下降。PS I 中没有像 D1 蛋白一样的快速周转机制, 在逆境

胁迫解除后 PS I 活性恢复很慢甚至无法恢复^[18-19]。目前, 盐胁迫对植物 PS I 功能影响的研究很少, 结论也不一致^[20-22]。高温胁迫下, PS II 首先发生光抑制, 能够限制光合电子向 PS I 传递, 降低活性氧产生几率, 保护 PS I 免受损伤^[23-24]。低温弱光胁迫诱发 PS II 光抑制, 在一定程度上限制了光合电子向 PS I 传递, 但不能避免 PS I 发生光抑制, 特别是低温胁迫解除后, PS II 功能快速恢复, 增加了向 PS I 传递的光合电子, 不利于 PS I 的恢复^[25-26]。目前, 盐胁迫下 PS II 与 PS I 的相互作用机制尚不明确。大部分研究证实, 四倍体植株耐盐能力高于二倍体, 原因是四倍体在盐胁迫下能维持正常的离子平衡、较高的抗氧化活性和较低的甲基化和去甲基化比率^[27-32]。但是, Mouhaya 等^[33]报道盐胁迫下, 四倍体柑橘叶片积累较多 Na⁺和 Cl⁻, PS II 损伤较重, 耐盐能力低于二倍体。【本研究切入点】四倍体金银花叶片单位面积质量大、表皮和栅栏组织厚、表面绒毛浓密, 渗透调节能力高于二倍体金银花, 在干旱胁迫下能维持较高的光合效率^[34]。目前, 四倍体金银花与二倍体金银花的抗盐能力未见报道。四倍体金银花与二倍体金银花光合作用对盐胁迫响应机制的差异, 特别是盐胁迫下 PS I 和 PS II 功能以及相互作用机制的差异仍不明确。【拟解决的关键问题】本研究利用叶绿素荧光快速诱导动力学曲线和 820 nm 光反射曲线同步测定技术, 结合气体交换参数, 研究中度 (150 mmol·L⁻¹ NaCl) 和重度 (300 mmol·L⁻¹ NaCl) 盐胁迫对二倍体和四倍体金银花光合特性的影响, 比较不同倍性金银花耐盐胁迫的能力。

1 材料与方法

1.1 试验材料

四倍体金银花品种九丰一号是以传统主栽二倍体品种大毛花为亲本, 采用多倍体育种技术培育而成, 具有茎枝粗壮, 叶片厚大, 绒毛多, 节间短, 徒长枝少, 结花枝多等特点^[35]。从九间棚农业科技有限公司 (山东省平邑县) 选购九丰一号和大毛花当年生裸根苗木, 定植于装有石英砂的塑料盆中, 放置在人工气候室内培养, 光照周期为光照 12 h/黑暗 12 h, 光强为 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 光照和黑暗温度分别为 25℃和 18℃, 空气湿度设定为 70%。每天用 Hoagland 营养液 (pH5.7) 浇灌, 培养 2 个月后, 每个品种选择 50 株长势一致的苗木用于盐处理。营养液中加入 NaCl 用于盐处理, 每天递增 50 mmol·L⁻¹ 到达处理浓度 (150 和 300 mmol·L⁻¹) 后, 再持续处理 15 d。以不加入 NaCl

的营养液培养对照植株。每天更换一次培养液, 更换前用培养液充分淋洗基质, 避免盆内盐分累积。盐处理过程中选取枝条中部全展的叶片用于各项生理指标测定。

1.2 叶片干重测定

盐处理结束后, 采集植株叶片, 105℃杀青 10 min, 70℃烘干至恒重, 记录叶片质量。

1.3 Na⁺和 Cl⁻含量测定

盐处理结束后, 叶片烘干粉碎, 参照 Song 等^[36]的方法, 利用原子吸收分光光度计 (中国, TAS-990) 测定 Na⁺含量, 利用电极电位法测定 Cl⁻含量。

1.4 丙二醛含量测定

盐处理结束后, 将 0.5 g 叶片在液氮中研磨, 加入 5 mL 含有 1 mmol·L⁻¹ EDTA 和 2%聚乙烯吡咯烷酮 (PVP) 的磷酸缓冲液 (50 mmol·L⁻¹, pH 7.8) 匀浆, 离心 (10 000 r/min, 10 min) 留上清液, 硫代巴比妥酸显色法测定丙二醛 (MDA) 含量^[37]。

1.5 气体交换参数的测定

盐处理 0、3、7、11 和 15 d 后, 采用 LI-6400 光合作用测定系统 (美国, Li-Cor), 分别设定叶室内温度、光强和 CO₂ 浓度为 25℃、1000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 400 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, 测定叶片的光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、胞间 CO₂ 浓度 (C_i)。在叶室温度和光强不变的条件下, 设定 400、300、200、150、100 和 50 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 等不同浓度的 CO₂, 测定同一个叶片的 P_n 和 C_i , 并绘制 P_n - C_i 响应曲线, 曲线初始斜率为羧化效率 (carboxylation efficiency, CE)。

1.6 Rubisco 酶活性的测定

盐处理 0、7 和 15 d 后, 采集植株叶片, 参照 Sun 等^[38]的方法, 利用紫外分光光度计 (日本, 岛津 UV1800) 测定 NADH 的氧化速率, 指示 Rubisco 酶活性。将 0.2 g 叶片在液氮中研磨, 加入 2 mL 含有 10 mmol·L⁻¹ MgCl₂、0.5 mmol·L⁻¹ EDTA 和 1%PVP 的 HEPES-KOH 缓冲液 (50 mmol·L⁻¹, pH 8.0) 匀浆, 离心 (10 000 r/min, 10 min) 留上清液, 用于测定 Rubisco 初始酶活性。上清液 (0.1 mL) 中加入 0.4 mL 含有 33 mmol·L⁻¹ HEPES-KOH (pH8.0)、33 mmol·L⁻¹ MgCl₂、0.67 mmol·L⁻¹ EDTA、10 mmol·L⁻¹ NaHCO₃ 的活化液, 30℃培养 10 min, 用于测定 Rubisco 总酶活性。Rubisco 酶的活化状态为 Rubisco 初始酶活性与总酶活性的比值。

1.7 叶绿素快速荧光诱导动力学曲线和 820 nm 光反射曲线的测定

盐处理 0、7 和 15 d 后, 参考 Strasser 等^[39]的方法,

利用 MPEA 型多功能植物效率仪 (英国, Hansatech) 同时测定叶片叶绿素快速荧光诱导动力学 (O-J-I-P) 曲线和 820 nm 光反射曲线。仪器打光次序为 1 s 红光 (650 nm, $5\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、10 s 远红光 (735 nm, $500\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 和 2 s 红光。参考 Schansker 等^[40]的方法, 以第三阶段 820 nm 光反射最大值与最小值的差值相对值 ($\Delta\text{MR}/\text{MR}_0$) 作为 PS I 最大氧化还原能力的指标。O-J-I-P 荧光诱导曲线用 JIP-test 进行分析^[41], 计算 F_v/F_m 和用于电子传递的量子产额 (ETo/ABS)。

1.8 统计分析

文中数据为 5 个重复植株的平均值, 利用 Excel 2010 计算平均值和标准差。使用 SPSS 16.0 软件进行统计分析, 采用双因素方差分析方法, 并通过最小显著差异法比较不同盐处理下指标差异的显著性。利用 Sigmaplot 12.5 作图。

2 结果

2.1 盐胁迫对叶片生物量、离子含量和 MDA 含量的影响

双因素方差分析表明, 盐处理浓度、倍性及其交互作用对四倍体和二倍体金银花叶片干重、叶片 Na^+ 、 Cl^- 和 MDA 含量均有显著影响 (表 1)。中度盐胁迫下, 四倍体和二倍体金银花整株叶片干重分别降低了 10.3% 和 25.8%, 叶片 Na^+ 和 Cl^- 含量分别增加了 50.17% 和 42.79% 以及 127.36% 和 76.64%。重度盐胁迫

下, 四倍体和二倍体金银花整株叶片干重分别降低了 22.5% 和 48.5%, 叶片 Na^+ 和 Cl^- 含量分别增加了 105.14% 和 99.81% 以及 204.1% 和 162.17% (表 1)。盐胁迫下, 二倍体金银花以上指标的变化幅度大于四倍体金银花, 说明四倍体金银花受影响较轻, 耐盐能力较强。MDA 含量反映膜质过氧化的损伤程度^[42]。盐胁迫下四倍体金银花叶片 MDA 含量较对照没有发生显著变化, 而二倍体金银花叶片 MDA 含量较对照显著上升 (表 1), 说明盐胁迫导致二倍体金银花叶片的氧化损伤, 但对于四倍体金银花叶片却没有显著影响。

2.2 盐胁迫对叶片气体交换参数的影响

双因素方差分析表明, 盐处理浓度对四倍体和二倍体金银花叶片 P_n 、 G_s 、 C_i 和 CE 的影响显著 (图 1)。中度盐胁迫下, 四倍体和二倍体金银花叶片羧化效率未受显著影响, 但叶片 P_n 、 G_s 和 C_i 显著降低 ($P < 0.05$), 四倍体金银花叶片 P_n 和 G_s 下降幅度低于二倍体 (图 1)。重度盐胁迫下, 四倍体金银花叶片 P_n 、 G_s 和 C_i 显著下降, 羧化效率在第 7 天显著降低 ($P < 0.05$) (图 1)。重度盐胁迫显著降低二倍体金银花叶片 P_n 和 G_s , 但增加了 C_i , CE 在第 3 天显著降低, 二倍体金银花叶片 P_n 、 G_s 和 CE 的下降幅度大于四倍体 (图 1)。

2.3 盐胁迫对叶片 Rubisco 酶活性和活化状态的影响

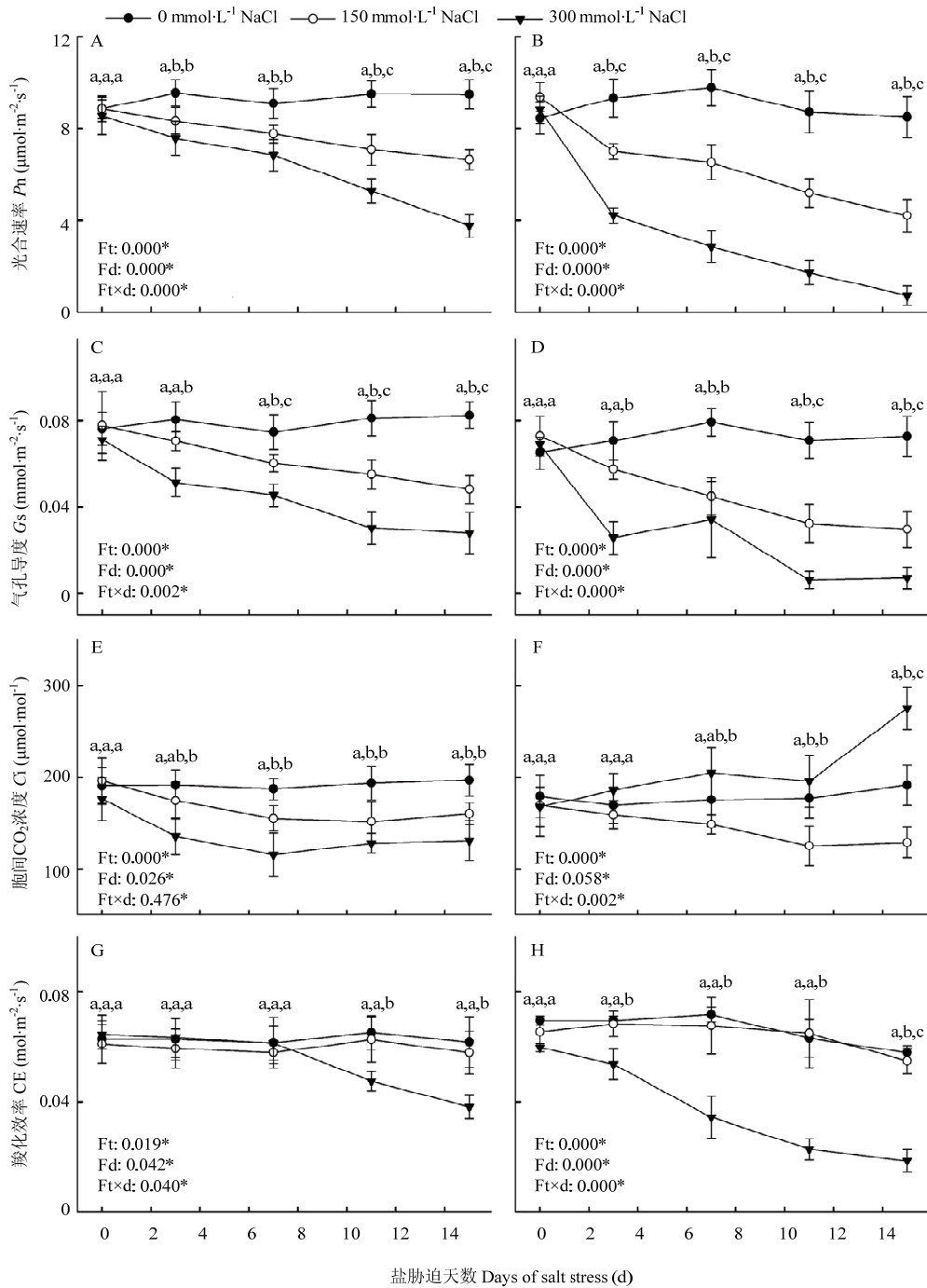
双因素方差分析表明, 盐处理浓度对四倍体和二

表 1 盐处理 15 d 后整株叶片干重, 叶片 Na^+ 、 Cl^- 和 MDA 含量的变化

Table 1 Changes in leaf dry weight, leaf Na^+ , Cl^- and MDA contents after 15 days of salt treatments

倍性	处理	叶片干重	叶片 Na^+ 含量	叶片 Cl^- 含量	叶片 MDA 含量
Ploidy	Treatments ($\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)	Leaf DW (g/plant)	Leaf Na^+ content ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ DW)	Leaf Cl^- content ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ DW)	Leaf MDA content ($\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$ DW)
四倍体 Tetraploid	0	$3.10 \pm 0.22\text{a}$	$8.89 \pm 1.08\text{a}$	$10.47 \pm 0.65\text{a}$	$0.70 \pm 0.08\text{a}$
	150	$2.78 \pm 0.19\text{ab}$	$13.35 \pm 1.92\text{b}$	$14.95 \pm 1.29\text{b}$	$0.72 \pm 0.10\text{a}$
	300	$2.40 \pm 0.13\text{b}$	$18.24 \pm 2.06\text{c}$	$20.92 \pm 2.04\text{c}$	$0.69 \pm 0.03\text{a}$
二倍体 Diploid	0	$2.54 \pm 0.10\text{b}$	$8.99 \pm 1.66\text{a}$	$10.23 \pm 0.78\text{a}$	$0.68 \pm 0.03\text{a}$
	150	$1.89 \pm 0.16\text{c}$	$20.44 \pm 0.75\text{c}$	$18.07 \pm 1.56\text{c}$	$0.89 \pm 0.06\text{b}$
	300	$1.31 \pm 0.12\text{d}$	$32.01 \pm 1.66\text{d}$	$26.82 \pm 2.84\text{d}$	$1.19 \pm 0.04\text{c}$
	Ft	0.000*	0.000*	0.000*	0.000*
	Fp	0.000*	0.000*	0.005*	0.000*
	Ft×p	0.028*	0.000*	0.038*	0.000*

DW: 干重。表中数值为 5 次重复的均值 (\pm SD)。同一列数据后的不同字母表示不同处理间差异达 5% 显著水平。Ft: 盐处理效应; Fp: 倍性效应; Ft×p: 盐处理与倍性交互效应。* 代表效应达 5% 显著水平
 DW: Dry weight. Data in the table indicate the mean of five replicates (\pm SD). Within each column, means followed by the different letters are significantly different at $P < 0.05$ under different treatments. Ft: Salt treatment effect; Fp: Ploidy effect; Ft×p: Interaction effect of salt treatment and ploidy. * indicates the effect is at the significant level of 5%



图中数据为 5 次重复的均值 (\pm SD)，图中不同小写字母表示同一倍性植株的不同盐处理间差异达 5% 显著水平。Ft: 盐处理浓度效应; Fd: 盐处理时间效应; Ft×d: 盐处理浓度与处理时间交互效应。*代表影响达 5% 显著水平。下同

Data in the figure indicate the mean of five replicates (\pm SD), and different small letters in the figure indicate significant difference among various salt treatments at $P < 0.05$ in plants with the same ploidy. Ft: Concentration effect of salt treatment; Fd: Time effect of salt treatment; Ft×d: Interaction effect between concentration and time of salt treatment. * indicates the effect is at the significant level of 5%. The same as below

图 1 盐胁迫对四倍体 (A、C、E、G) 和二倍体 (B、D、F、H) 金银花叶片光合速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度和羧化效率的影响

Fig. 1 Effects of salt stress on photosynthetic rate, stomatal conductance and intercellular CO₂ concentration, carboxylation efficiency in the leaves of tetraploid (A, C, E, G) and diploid (B, D, F, H) honeysuckle under salt stress

倍体金银花叶片 Rubisco 初始酶活性和活化状态的影响显著，而且盐处理浓度与处理时间有显著的交互作用（图 2）。盐胁迫下，四倍体和二倍体金银花叶片 Rubisco 酶的总活性未发生显著变化（图 2-C, 图 2-D）。重度盐胁迫 7 d 后，二倍体金银花叶片 Rubisco 初始酶活性和活化状态下降了 44.65% 和 48.01%，与对照的差异达到显著水平 ($P < 0.05$)，胁迫 15 d 后，下降幅度达到 73.21% 和 72.26%（图 2-B, 图 2-F）。重度

盐胁迫 15 d 后，四倍体金银花叶片 Rubisco 初始酶活性和活化状态显著下降 ($P < 0.05$)，下降幅度为 31.73% 和 28.89%，小于二倍体的下降幅度（图 2-A, 图 2-E）。

2.4 盐胁迫对叶绿素快速荧光诱导动力学曲线和 820 nm 光反射曲线的影响

中度盐胁迫下，四倍体和二倍体金银花叶片叶绿素快速荧光动力学曲线和 820 nm 光反射曲线未发生

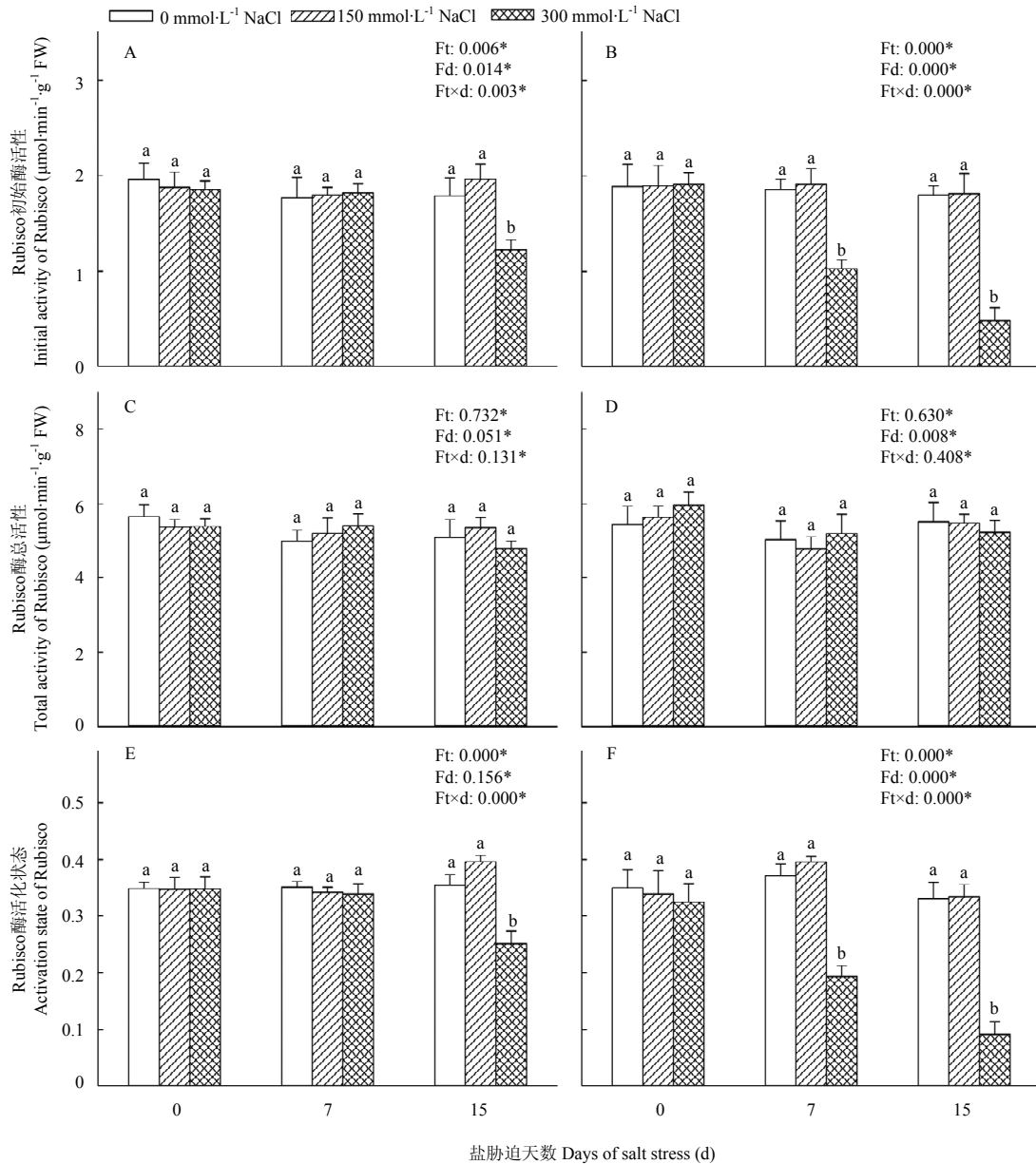


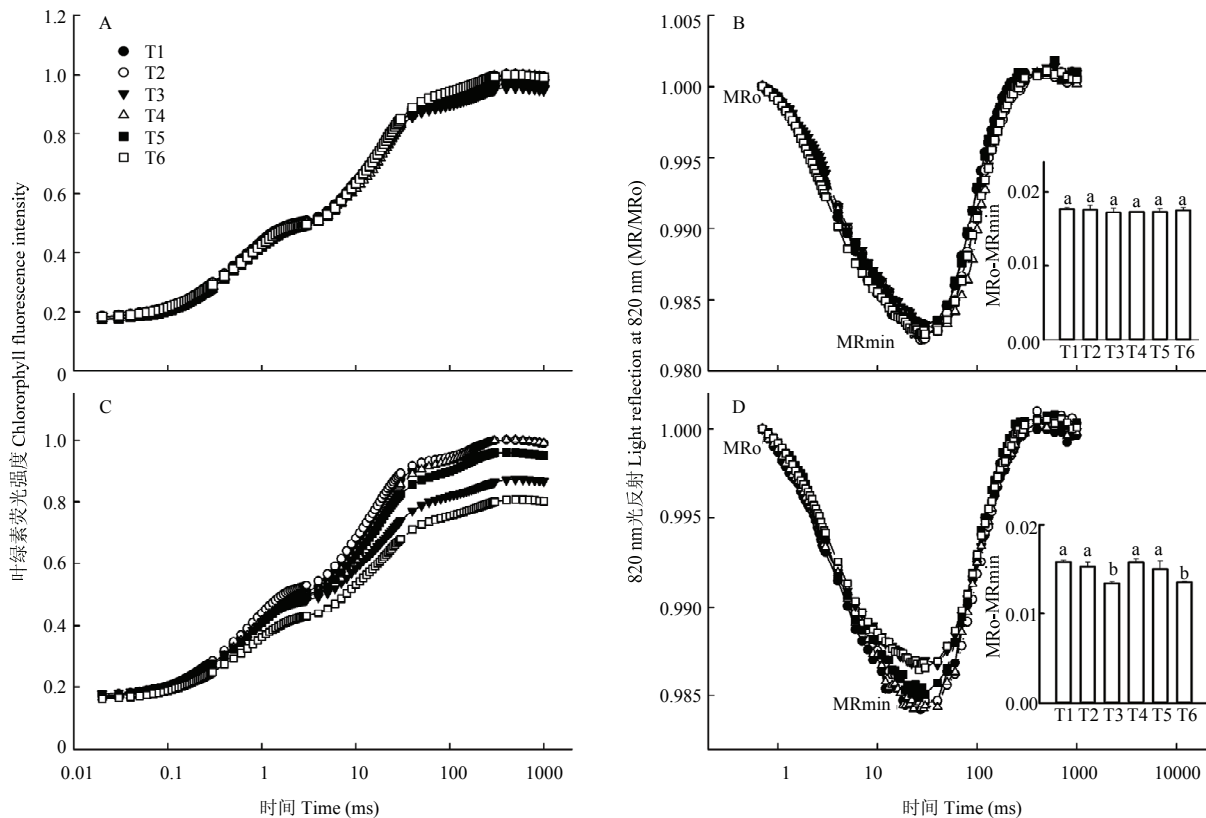
图 2 盐胁迫对四倍体 (A、C、E) 和二倍体 (B、D、F) 金银花叶片 Rubisco 初始酶活性、酶总活性和活化状态的影响
 Fig. 2 Effects of salt stress on initial activity, total activity and activation state of Rubisco in the leaves of tetraploid (A, C, E) and diploid (B, D, F) honeysuckle

显著变化(图 3)。重度盐胁迫下,四倍体金银花叶片叶绿素快速荧光诱导动力学曲线和 820 nm 光反射曲线未发生显著变化(图 3-A,图 3-B),二倍体金银花叶片叶绿素快速荧光诱导动力学曲线发生显著变化,表明 PS II 性能受到显著影响(图 3-C)。叶片暗适应后,PS I 反应中心处于完全还原状态,照光后,PS I 逐渐氧化,820 nm 光反射强度逐渐下降,MRo 为初始 820 nm 光反射信号,820 nm 光反射曲线最低点(MRmin)是 PS I 氧化还原的转折点,MRo-MRmin 反映了 PS I 的氧化幅度。来自于 PS II 的电子促进 PS I 还原,820 nm 光反射强度转为上升^[37]。820 nm 光反射曲线同时受到 PS I 和 PS II 活性的影响,能够反映 PS I 和 PS II 协调性。重度盐胁迫改变了二倍体金

银花叶片 820 nm 光反射曲线,显著降低 PS I 的氧化幅度,破坏了 PS I 与 PS II 的协调性(图 3-D)。

2.5 盐胁迫对 PS II 和 PS I 性能的影响

双因素方差分析表明,盐处理浓度显著影响二倍体金银花 Fv/Fm、ETo/ABS 和 $\Delta MR/MRo$,而且盐处理浓度与处理时间有显著的交互作用(图 4)。中度盐胁迫对四倍体和二倍体金银花叶片 Fv/Fm、ETo/ABS 和 $\Delta MR/MRo$ 影响不显著(图 4)。重度盐胁迫 7 d 后,二倍体金银花叶片 Fv/Fm、ETo/ABS 和 $\Delta MR/MRo$ 下降 4.05%、9.66%和 30.56% ($P < 0.05$) (图 4-B、图 4-D 和图 4-F)。重度盐胁迫下四倍体金银花叶片 Fv/Fm、ETo/ABS 和 $\Delta MR/MRo$ 与对照相比无显著变化(图 4-A、图 4-C 和图 4-E)。



MR/MRo 表示 820 nm 光反射信号,MRo 为初始 820 nm 光反射信号(在 0.7 ms)。MRmin 是 MR/MRo 的最低点的数值,大约在 29 ms,MRo-MRmin 反映了 PS I 的氧化幅度,在图 B 和图 D 的插图中显示。T1、T2 和 T3 分别表示 0、150 和 300 mmol·L⁻¹ NaCl 处理 7 d; T4、T5 和 T6 分别表示 0、150 和 300 mmol·L⁻¹ NaCl 处理 15 d

The 820 nm reflection signals are presented by MR/MRo ratio, where MRo is the initial 820 nm reflection signal (at 0.7 ms). MRmin is the minimal value of MR/MRo at about 29 ms, and MRo-MRmin indicates PS I oxidation amplitude, which is presented in the insert panels of Fig. B and Fig. D. T1, T2 and T3 respectively indicate the treatments with 0, 150 and 300 mmol·L⁻¹ NaCl for 7 days; T4, T5 and T6 respectively indicate the treatments with 0, 150 and 300 mmol·L⁻¹ NaCl for 15 days

图 3 盐胁迫对四倍体(A、B)和二倍体(C、D)金银花叶片叶绿素快速荧光诱导动力学曲线和 820 nm 光反射曲线的影响
Fig. 3 Effects of salt stress on chlorophyll a fluorescence transient and 820 nm reflection transient in the leaves of tetraploid (A, B) and diploid (C, D) honeysuckle

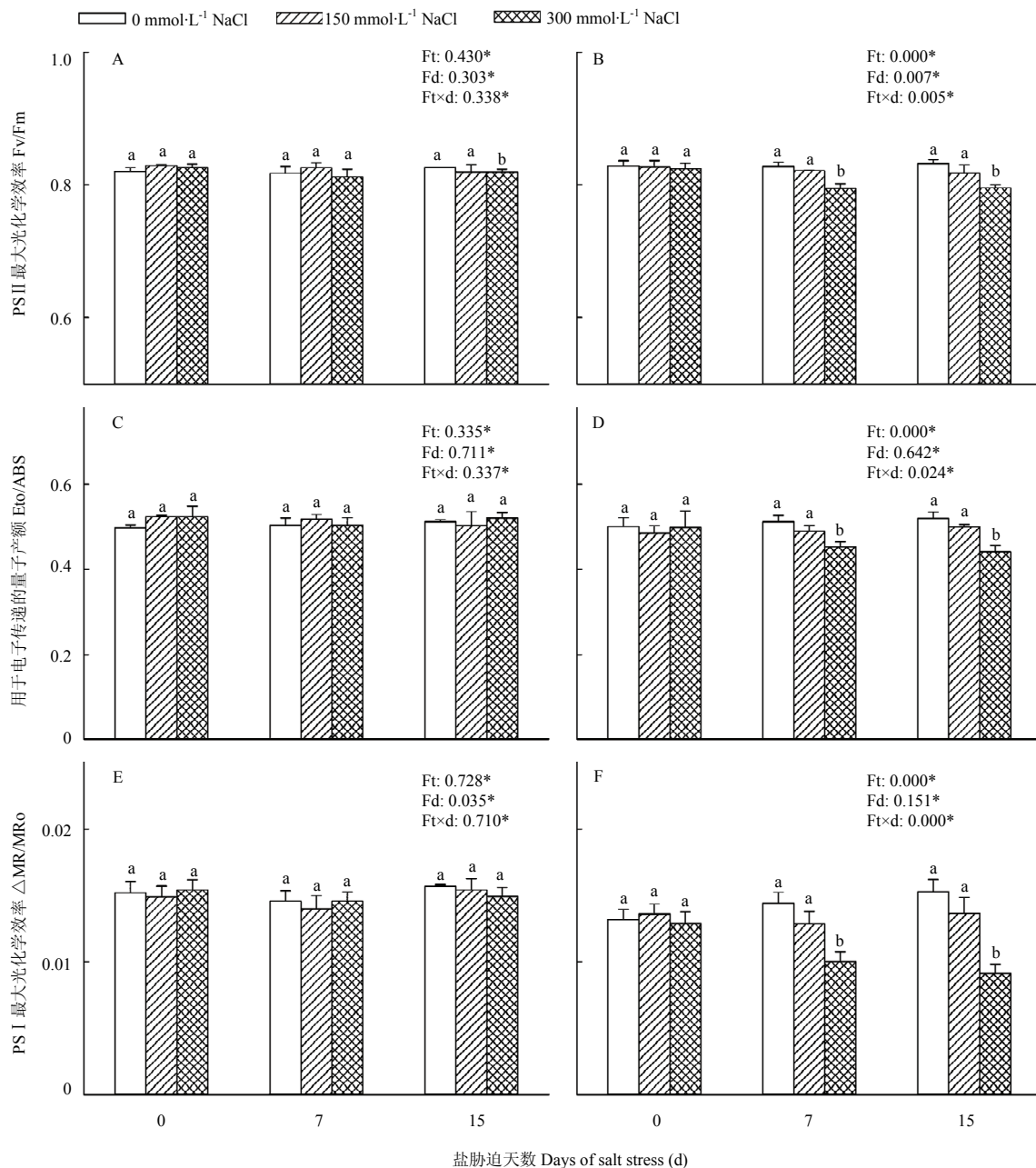


图 4 盐胁迫对四倍体 (A、C、E) 和二倍体 (B、D、F) 金银花叶片 PS II 最大光化学效率、电子传递的量子产额和 PS I 最大氧化还原能力的影响

Fig. 4 Effects of salt stress on the maximal photochemical efficiency of PS II, quantum yield for electron transport and the maximal redox capacity of PS I in the leaves of tetraploid (A, C, E) and diploid (B, D, F) honeysuckle

3 讨论

盐胁迫降低四倍体和二倍体金银花叶片生物量和光合速率, 四倍体的下降幅度小于二倍体, 说明四倍体在盐胁迫下能够维持较高的光合性能, 生物量积累较多, 具有较强的耐盐能力。盐胁迫下, 植

物降低叶片气孔导度是一种主动的适应行为, 能够减少蒸腾作用引起的水分散失, 提高水分利用效率, 但同时也增加了 CO₂ 向叶内的扩散阻力, 不利于植物的光合作用^[5,43]。中度盐胁迫下, 不同倍性金银花叶片气孔导度和胞间 CO₂ 浓度下降, 但羧化效率没有下降, PS I 和 PS II 的性能未受影响, 说明光合速

率的降低源于气孔限制^[44]。四倍体金银花叶片具有单位面积质量大、表皮和栅栏组织厚、表面绒毛浓密等形态特性,能有效防止叶片水分散失,渗透调节能力强^[34],因而在盐胁迫下能维持较高的叶片气孔导度和光合速率。

羧化效率与卡尔文循环关键酶 Rubisco 的活性呈正相关^[45]。重度盐胁迫显著降低不同倍性金银花叶片羧化效率以及 Rubisco 酶的初始活性和活化状态,抑制了 CO₂ 同化过程,而四倍体金银花受影响较小。与 Lu 等^[6]的研究结果不同,金银花叶片 Rubisco 酶的总活性在盐胁迫下没有显著变化。因此,盐胁迫可能没有影响四倍体和二倍体金银花叶片 Rubisco 酶的合成,而是抑制了 Rubisco 酶的活化过程。植物光合碳同化受抑制会导致过剩激发能的累积,增加光系统损伤的几率。本研究表明,重度盐胁迫造成二倍体金银花叶片 PS I 和 PS II 光抑制,破坏了 PS I 与 PS II 协调性。目前的观点认为,PS II 对逆境胁迫敏感,易于发生光抑制,限制光合电子向 PS I 传递,起到保护 PS I 的作用,只是在低温弱光下,PS II 和 PS I 协调性下降,PS I 更容易发生光抑制^[19,26]。宋旭丽等^[21]也证实强光与盐复合胁迫造成甜椒叶片 PS I 光抑制,盐处理浓度越高,光抑制越重,但 PS I 光抑制程度始终低于 PS II。本研究表明二倍体金银花叶片 PS II 光抑制导致向 PS I 电子传递的量子产额下降,不能有效推动 PS I 的还原。因此,820 nm 光反射曲线应显示为 PS I 氧化幅度增加。但结果相反,PS I 氧化幅度却显著降低,这是因为 PSI 也发生了光抑制,不能有效推动电子向受体侧传递,抑制了 PS I 的氧化,而 PS I 光抑制程度高于 PS II,导致 PS I 氧化幅度显著降低。与宋旭丽等^[21]的研究相比较,本研究的光照强度较低,在盐胁迫下没有造成 PS II 的严重损伤,向 PS I 的电子传递能量的下降幅度不大,反而加重了 PS I 光抑制。重度盐胁迫下,虽然四倍体金银花叶片 Rubisco 酶活化过程也受到抑制,但四倍体金银花叶片 PS I 和 PS II 并未发生光抑制,PS I 和 PS II 的协调性也未受显著影响,这可能是光保护机制促进了过剩激发能的耗散。高羊茅耐盐能力强,在盐胁迫下叶片 PS I 和 PS II 性能也未受显著影响,主要是及时启动光能耗散机制,避免了过剩激发能对光合机构的危害^[22]。

Allakhverdiev 等^[46]报道盐胁迫的渗透作用可逆地抑制蓝细菌光合系统的性能,但离子毒害导致光合机构的不可逆损伤。对于高等植物的研究也表明,盐

胁迫增加叶片 Na⁺和 Cl⁻含量,诱发离子毒害,抑制 Rubisco 酶活性,损伤光合机构,而渗透作用对光合系统性能的影响不显著^[47-48]。中度盐胁迫下,不同倍性金银花叶片 Na⁺和 Cl⁻含量增加,但没有显著抑制光合系统的性能,这可能是区隔化作用将过多的毒害离子储存于液泡中,避免了光合机构的损伤^[49]。重度盐胁迫下,二倍体金银花叶片 Na⁺和 Cl⁻含量显著增加,导致 PS I 和 PS II 光抑制,而四倍体金银花叶片 Na⁺和 Cl⁻含量的增加幅度小于二倍体,毒害作用较轻,没有显著影响光合系统的性能。盐胁迫下,毒害离子能够抑制光合电子传递以及呼吸电子传递,导致活性氧增多,诱发氧化胁迫^[50-51]。重度盐胁迫下,二倍体金银花叶片 MDA 含量显著增加,膜脂氧化损伤加重,也进一步证明二倍体金银花受到严重的离子毒害。盐胁迫下,不同倍性金银花 Na⁺和 Cl⁻运移机制是决定耐盐能力差异的根本原因,有待于进一步的研究。

4 结论

盐胁迫下四倍体金银花叶片 Na⁺和 Cl⁻以及 MDA 含量显著低于二倍体金银花,叶片受离子毒害的影响较轻。中度盐胁迫下,四倍体金银花能维持较高的气孔导度,缓解光合作用的气孔限制。重度盐胁迫下,四倍体金银花能维持较高的 Rubisco 酶活化状态,避免了 PS I 和 PS II 光抑制,保持了 PS I 和 PS II 的协调性,缓解了光合速率的下降。因此,四倍体金银花在盐胁迫下能维持较高的光合性能,积累较多的生物量,更适于盐碱地栽培。

References

- [1] 单奇华, 张建锋, 阮伟建, 唐华军, 沈立铭, 陈光才. 滨海盐碱地土壤质量指标对生态改良的响应. 生态学报, 2011, 31(20): 6072-6079.
Shan Q H, Zhang J F, Ruan W J, Tang H J, Shen L M, Chen G C. Response of soil quality indicators to comprehensive amelioration measures in coastal salt-affected land. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(20): 6072-6079. (in Chinese)
- [2] Rozema J, Flowers T. Ecology crops for a salinized world. *Science*, 2008, 322(5907): 1478-1480.
- [3] 杨继. 植物多倍体基因组的形成与进化. 植物分类学报, 2001, 39(4): 357-371.
Yang J. The formation and evolution of polyploid genomes in plants. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 2001, 39(4): 357-371. (in Chinese)

- [4] Munns R, Tester M. Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59: 651-681.
- [5] Chaves M M, Flexas J, Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany*, 2009, 103(4): 551-560.
- [6] Lu K X, Cao B H, Feng X P, He Y, Jiang D A. Photosynthetic response of salt-tolerant and sensitive soybean varieties. *Photosynthetica*, 2009, 47(3): 381-387.
- [7] Feng L L, Han Y J, Liu G, An B G, Yang J, Yang G H, Li Y S, Zhu Y G. Overexpression of sedoheptulose-1,7-bisphosphatase enhances photosynthesis and growth under salt stress in transgenic rice plants. *Functional Plant Biology*, 2007, 34(9): 822-834.
- [8] Takahashi S, Murata N. How do environmental stresses accelerate photoinhibition? *Trends in Plant Science*, 2008, 13(4): 178-182.
- [9] Chen H X, Li W J, An S Z, Gao H Y. Characterization of PSII photochemistry and thermostability in salt-treated *Rumex* leaves. *Journal of Plant Physiology*, 2004, 161(3): 257-264.
- [10] Chen P, Yan K, Shao H, Zhao S. Physiological mechanisms for high salt tolerance in wild soybean (*Glycine soja*) from yellow river delta, China: Photosynthesis, osmotic regulation, ion flux and antioxidant capacity. *PLoS One*, 2013, 8(12): e83227.
- [11] Hussain S, Luro F, Costantino G, Ollitrault P, Morillon R. Physiological analysis of salt stress behaviour of citrus species and genera: Low chloride accumulation as an indicator of salt tolerance. *South African Journal of Botany*, 2012, 81: 103-112.
- [12] Kalaji H M, Govindjee, Bosa K, Koscielniak J, Zuk-Golaszewska K. Effects of salt stress on photosystem II efficiency and CO₂ assimilation of two Syrian barley landraces. *Environmental and Experimental Botany*, 2011, 73: 64-72.
- [13] Tarchoune I, Degl'Innocenti E, Kaddour R, Guidi L, Lachaal M, Navari-Izzo F, Ouerghi Z. Effects of NaCl or Na₂SO₄ salinity on plant growth, ion content and photosynthetic activity in *Ocimum basilicum* L.. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2012, 34(2): 607-615.
- [14] 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.
Sun L, Zhou Y F, Li F X, Xiao M J, Tao Y, Xu W J, Huang R D. Impacts of salt stress on characteristics of photosynthesis and chlorophyll fluorescence of sorghum seedlings. *Scientia Agricultura Sinica*, 2012, 45(16): 3265-3272. (in Chinese)
- [15] 赵莹, 杨克军, 赵长江, 李佐同, 王玉凤, 付健, 郭亮, 李文胜. 外源糖调控玉米光合系统和活性氧代谢缓解盐胁迫. *中国农业科学*, 2014, 47(20): 3962-3972.
Zhao Y, Yang K J, Zhao C J, Li Z T, Wang Y F, Fu J, Guo L, Li W S. Alleviation of the adverse effects of salt stress by regulating photosynthetic system and active oxygen metabolism in maize seedlings. *Scientia Agricultura Sinica*, 2014, 47(20): 3962-3972. (in Chinese)
- [16] Murata N, Takahashi S, Nishiyama Y, Allakhverdiev S I. Photoinhibition of photosystem II under environmental stress. *Biochimica et Biophysica Acta-Bioenergetics*, 2007, 1767(6): 414-421.
- [17] Scheller H V, Haldrup A. Photoinhibition of photosystem I. *Planta*, 2005, 221(1): 5-8.
- [18] Kudoh H, Sonoike K. Irreversible damage to photosystem I by chilling in the light: Cause of the degradation of chlorophyll after returning to normal growth temperature. *Planta*, 2002, 215(4): 541-548.
- [19] Sonoike K. Photoinhibition of photosystem I. *Physiologia Plantarum*, 2011, 142(1): 56-64.
- [20] Stepien P, Johnson G N. Contrasting responses of photosynthesis to salt stress in the glycophyte *Arabidopsis* and the halophyte *Thellungiella*: Role of the plastid terminal oxidase as an alternative electron sink. *Plant Physiology*, 2009, 149(2): 1154-1165.
- [21] 宋旭丽, 胡春梅, 孟静静, 侯喜林, 何启伟, 李新国. NaCl 胁迫加重强光胁迫下超大甜椒叶片的光系统 II 和光系统 I 的光抑制. *植物生态学报*, 2011, 35(6): 681-686.
Song X L, Hu C M, Meng J J, Hou X L, He Q W, Li X G. NaCl stress aggravates photoinhibition of photosystem II and photosystem I in *Capsicum annuum* leaves under high irradiance stress. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, 35(6): 681-686. (in Chinese)
- [22] 姚广, 王鑫, 高辉远, 张立涛, 部建雯. 盐胁迫对高羊茅叶片光系统活性的影响. *中国草地学报*, 2009, 31(2): 46-52.
Yao G, Wang X, Gao H Y, Zhang L T, Bu J W. Effects of salt stress on photosystem activity in leaves of *Festuca arundinacea*. *Chinese Journal of Grassland*, 2009, 31(2): 46-52. (in Chinese)
- [23] Yan K, Chen P, Shao H B, Shao C Y, Zhao S J, Brestic M. Dissection of photosynthetic electron transport process in sweet sorghum under heat stress. *PLoS One*, 2013, 8(5): e62100.
- [24] Yan K, Chen P, Shao H B, Zhao S J. Characterization of photosynthetic electron transport chain in bioenergy crop Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) under heat stress for sustainable cultivation. *Industrial Crops and Products*, 2013, 50: 809-815.
- [25] Zhang Z S, Jia Y J, Gao H Y, Zhang L T, Li H D, Meng Q W. Characterization of PSI recovery after chilling-induced photoinhibition in cucumber (*Cucumis sativus* L.) leaves. *Planta*, 2011,

- 234(5): 883-889.
- [26] 张子山, 张立涛, 高辉远, 贾裕娇, 部建雯, 孟庆伟. 不同光强与低温交叉胁迫下黄瓜 PS I 与 PS II 的光抑制研究. *中国农业科学*, 2009, 42(12): 4288-4293.
- Zhang Z S, Zhang L T, Gao H Y, Jia Y J, Bu J W, Meng Q W. Research of the photoinhibition of PSI and PSII in leaves of cucumber under chilling stress combined with different light intensities. *Scientia Agricultura Sinica*, 2009, 42(12): 4288-4293. (in Chinese)
- [27] Chao D Y, Dilkes B, Luo H B, Douglas A, Yakubova E, Lahner B, Salt D E. Polyploids exhibit higher potassium uptake and salinity tolerance in *Arabidopsis*. *Science*, 2013, 341(6146): 658-659.
- [28] Jiang A, Gan L, Tu Y, Ma H, Zhang J, Song Z, He Y, Cai D, Xue X. The effect of genome duplication on seed germination and seedling growth of rice under salt stress. *Australian Journal of Crop Science*, 2013, 12: 1814-1821.
- [29] Meng H B, Jiang S S, Hua S J, Lin X Y, Li Y L, Guo W L, Jiang L X. Comparison between a tetraploid turnip and its diploid progenitor (*Brassica rapa* L.): The adaptation to salinity stress. *Agricultural Sciences in China*, 2011, 10(3): 363-375.
- [30] Wang Z M, Wang M Y, Liu L, Meng F J. Physiological and proteomic responses of diploid and tetraploid black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) subjected to salt stress. *International Journal of Molecular Sciences*, 2013, 14(10): 20299-20325.
- [31] 朱红菊, 刘文革, 赵胜杰, 路绪强, 何楠, 豆峻岭, 高磊. NaCl 胁迫下二倍体和同源四倍体西瓜幼苗 DNA 甲基化差异分析. *中国农业科学*, 2014, 47(20): 4045-4055.
- Zhu H J, Liu W G, Zhao S J, Lu X Q, He N, Dou J L, Gao L. Comparison between tetraploid watermelon (*Citrullus lanatus*) and its diploid progenitor of DNA methylation under NaCl stress. *Scientia Agricultura Sinica*, 2014, 47(20): 4045-4055. (in Chinese)
- [32] Saleh B, Allario T, Dambier D, Ollitrault P, Morillon R. Tetraploid citrus rootstocks are more tolerant to salt stress than diploid. *Comptes Rendus Biologies*, 2008, 331(9): 703-710.
- [33] Mouhaya W, Allario T, Brumos J, Andres F, Froelicher Y, Luro F, Talon M, Ollitrault P, Morillon R. Sensitivity to high salinity in tetraploid citrus seedlings increases with water availability and correlates with expression of candidate genes. *Functional Plant Biology*, 2010, 37(7): 674-685.
- [34] Li W D, Biswas D K, Xu H, Xu C Q, Wang X Z, Liu J K, Jiang G M. Photosynthetic responses to chromosome doubling in relation to leaf anatomy in *Lonicera japonica* subjected to water stress. *Functional Plant Biology*, 2009, 36(9): 783-792.
- [35] 谭忠, 沈华, 徐常青, 刘嘉坤. 四倍体金银花九丰 1 号高产栽培技术. *安徽农业科学*, 2005, 33(3): 441.
- Tan Z, Shen H, Xu C Q, Liu J K. Cultivation techniques for growing a high-yielding tetraploid cultivar of honeysuckle, Jiufengyihao. *Journal of Anhui Agricultural Science*, 2005, 33(3): 441. (in Chinese)
- [36] Song J, Shi G W, Gao B, Fan H, Wang B S. Waterlogging and salinity effects on two *Suaeda salsa* populations. *Physiologia Plantarum*, 2011, 141(4): 343-351.
- [37] Yan K, Chen W, He X Y, Zhang G Y, Xu S, Wang L L. Responses of photosynthesis, lipid peroxidation and antioxidant system in leaves of *Quercus mongolica* to elevated O₃. *Environmental and Experimental Botany*, 2010, 69(2): 198-204.
- [38] Sun J L, Sui X L, Huang H Y, Wang S H, Wei Y X, Zhang Z X. Low light stress down-regulated Rubisco gene expression and photosynthetic capacity during cucumber (*Cucumis sativus* L.) leaf development. *Journal of Integrative Agriculture*, 2014, 13(5): 997-1007.
- [39] Strasser R J, Tsimilli-Michael M, Qiang S, Goltsev V. Simultaneous in vivo recording of prompt and delayed fluorescence and 820 nm reflection changes during drying and after rehydration of the resurrection plant *Haberlea rhodopensis*. *Biochimica et Biophysica Acta-Bioenergetics*, 2010, 1797: 1313-1326.
- [40] Schansker G, Srivastava A, Govindjee, Strasser R J. Characterization of the 820-nm transmission signal paralleling the chlorophyll a fluorescence rise (OJIP) in pea leaves. *Functional Plant Biology*, 2003, 30(7): 785-796.
- [41] 李鹏民, 高辉远, Strasser R J. 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用. *植物生理与分子生物学报*, 2005, 31(6): 559-566.
- Li P M, Gao H Y, Strasser R J. Application of the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics analysis in photosynthesis study. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2005, 31(6): 559-566. (in Chinese)
- [42] Koca H, Bor M, Ozdemir F, Turkan I. The effect of salt stress on lipid peroxidation, antioxidative enzymes and proline content of sesame cultivars. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, 60(3): 344-351.
- [43] Yan K, Chen P, Shao H, Zhao S, Zhang L, Zhang L, Xu G, Sun J. Responses of photosynthesis and photosystem II to higher temperature and salt stress in sorghum. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2012, 198(3): 218-226.
- [44] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1982, 33: 317-345.

- [45] Voncaemmerer S, Farquhar G D. Some Relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta*, 1981, 153(4): 376-387.
- [46] Allakhverdiev S I, Sakamoto A, Nishiyama Y, Inaba M, Murata N. Ionic and osmotic effects of NaCl-induced inactivation of photosystems I and II in *Synechococcus* sp. *Plant Physiology*, 2000, 123: 1047-1056.
- [47] Chen X Q, Yu B J. Ionic effects of Na⁺ and Cl⁻ on photosynthesis in *Glycine max* seedlings under isoosmotic salt stress. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2007, 33 (4): 294-300.
- [48] 朱新广, 张其德, 匡廷云. NaCl 对小麦光合功能的伤害主要是由离子效应造成的. *植物学通报*, 2000, 17(4): 360-365.
Zhu X G, Zhang Q D, Kuang T Y. Damage to photosynthetic functions of wheat by NaCl results mainly from its ionic effect. *Chinese Bulletin of Botany*, 2000, 17(4): 360-365. (in Chinese)
- [49] Lü S, Jiang P, Chen X, Fan P, Wang X, Li Y. Multiple compartmentalization of sodium conferred salt tolerance in *Salicornia europaea*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2012, 51: 47-52.
- [50] Oukarrouma A, Bussottib F, Goltsev V, Kalaji H M. Correlation between reactive oxygen species production and photochemistry of photosystems I and II in *Lemna gibba* L. plants under salt stress. *Environmental and Experimental Botany*, 2015, 109: 80-88.
- [51] Mittal S, Kumari N, Sharma V. Differential response of salt stress on *Brassica juncea*: Photosynthetic performance, pigment, proline, D1 and antioxidant enzymes. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2012, 54: 17-26.

(责任编辑 李莉)