

# 盐碱复合胁迫下2种长富2号苹果砧穗组合的光合及生理特性

高立杨,贾旭梅,朱祖雷,赵 通,刘 兵,张 瑞,  
张夏焱,黄宗昌,王延秀

(甘肃农业大学园艺学院,甘肃 兰州 730070)

**摘 要:**以‘垂丝海棠(*Malus halliana* Koehne)’(cs)和‘平邑甜茶(*Malus hupehensis*)’(py)为基础,其上分别嫁接‘长富2号’(fs)形成的2种砧穗组合(cs+fs,py+fs)为试材,通过盆栽浇灌 Hoagland 营养液加盐(100 mmol·L<sup>-1</sup>, NaCl 与 NaHCO<sub>3</sub>按摩尔比1:1混合)的方法,研究盐碱复合胁迫对2种砧穗组合光合、抗氧化酶以及渗透调节的影响。结果表明:随着胁迫时间的延长,2种砧穗组合叶绿素合成受阻,光合电子传递受到抑制,渗透调节及抗氧化酶系统被破坏。其中,cs+fs的光合能力优于py+fs,胁迫至40 d时,cs+fs和py+fs的净光合速率分别较其对照降低了8.31%和45.88%;cs+fs的SOD、POD活性以及Pro含量的峰值比py+fs晚出现10 d,且其峰值分别较py+fs峰值高21.04%、15.94%和99.03%。胁迫至40 d时,cs+fs的叶绿素a+b、P<sub>n</sub>、G<sub>s</sub>、T<sub>r</sub>分别比py+fs高178.49%、92.12%、296.64%、38.20%,而C<sub>i</sub>相较于py+fs降低27.92%;cs+fs的SOD、POD活性和Pro含量分别比py+fs高45.71%、17.96%、114.50%。综上,盐碱复合胁迫下,cs+fs的光合能力以及清除活性氧、渗透调节及热耗散保护能力均强于py+fs。因此,cs+fs的耐盐碱能力优于py+fs。

**关键词:**盐碱复合胁迫;苹果;砧穗组合;逆境生理;光合

**中图分类号:**S661.1 **文献标志码:**A

## Photosynthetic and physiological characteristics of two rootstock combinations with Changfu 2 as scion under saline-alkali stress

GAO Liyang, JIA Xumei, ZHU Zulei, ZHAO Tong, LIU Bing, ZHANG Rui,  
ZHANG Xiayi, HUANG Zongchang, WANG Yanxiu

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

**Abstract:** The rootstocks of ‘*Malus halliana* Koehne’ (cs) and ‘*Malus hupehensis*’ (py) were grafted with ‘Chang fu 2’ (fs) as the potting experiment materials, and irrigated by Hoagland nutrient solution with salt (100 mmol·L<sup>-1</sup>, NaCl and NaHCO<sub>3</sub> mixed in molar ratio 1:1). The effects of saline-alkali stress on photosynthesis, antioxidant enzymes and osmoregulation of two scion-rootstock were studied. The results showed that with the prolongation of stress time, the chlorophyll synthesis of the two combinations was blocked, the photosynthetic electron transport was suppressed, and the osmotic regulation and antioxidant enzyme system were destroyed. Among them, the photosynthetic capacity of cs+fs was better than that of py+fs, the net photosynthetic rate of cs+fs and py+fs decreased by 8.31% and 45.88%, respectively, when stressed to 40 days, and the peak value of SOD, POD activity, and Pro content of cs+fs appeared 10 days later than that of py+fs, and the peak value was 21.04%, 15.94%, and 99.03% higher than that of py+fs, respectively. After stressed 40 days, the chlorophyll a+b, P<sub>n</sub>, G<sub>s</sub>, and Tr of cs+fs were 178.49%, 92.12%, 296.64%, and 38.20% higher than those of py+fs, respectively, while C<sub>i</sub> was 27.92% lower than py+fs. The SOD, POD activity, and Pro content of cs+fs were 45.71%, 17.96%, and 114.50% higher

than those of py+fs, respectively. In summary, under combined salt-alkali stress, photosynthetic capacity, scavenging reactive oxygen species, osmotic adjustment, and heat dissipation protection of cs+fs were stronger than those of py+fs. Therefore, the salt-alkali tolerant ability of cs+fs was better than that of py+fs.

**Keywords:** combined saline-alkali stress; apple; rootstock combination; stress physiology; photosynthesis

苹果 (*Malus domestica* Borkh.) 是世界性果品<sup>[1]</sup>。西北黄土高原产区是我国苹果的优势产区,具有海拔高、光照充足、昼夜温差大等特点,但该地区土壤多为石灰质,盐渍化严重 (pH 7.98 ~ 8.92)<sup>[2]</sup>,已成为影响苹果生长发育和果实产量品质的重要因素<sup>[3]</sup>。优良的砧木可有效改善树体生长,提高果实品质,提高植株的抗逆性<sup>[4]</sup>。李小红等<sup>[5]</sup>研究发现盐碱复合胁迫对苹果不同砧穗组合的抗盐碱化和遗传改良具有重要影响,砧木通过影响接穗叶片的叶绿素含量,进而提高植株的光合效率,增加树体的抗性。因此,选择抗性较强的砧木进行嫁接,可有效缓解盐碱复合胁迫对接穗生长带来的不利影响,对苹果种植优势具有重要意义。

盐碱逆境对植物生理生化特性的影响已成为近年来国内外专家研究的热点。盐碱复合胁迫会对植物产生渗透、离子胁迫及改变液泡和细胞质的 pH 等危害<sup>[6]</sup>,同时胁迫能不同程度地减弱植物的同、异化功能,当盐分浓度超过植物叶片耐盐阈值时,植物常常发生萎蔫或枯死现象<sup>[7]</sup>。Yang 等<sup>[8]</sup>研究证实紫花苜蓿在盐碱复合胁迫下,净光合速率、气孔导度等光合参数显著下降;颜宏等<sup>[9]</sup>在羊草上证实了盐碱复合胁迫下光合色素含量呈下降趋势;金微微等<sup>[10]</sup>报道盐碱复合胁迫下高丹草叶片的  $F_0$  (初始荧光)、 $F_m$  (最大荧光)、 $qP$  (光化学猝灭系数)、 $F_v/F_m$  (最大光化学效率) 逐渐下降,脯氨酸 (Pro)、超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化物酶 (POD) 在盐碱复合胁迫下均有不同程度的上升。高剑<sup>[11]</sup>研究表明龙葵幼苗通过大量积累脯氨酸以及 SOD、POD 升高来缓解盐碱复合胁迫带来的伤害。近年来,对单盐或单碱的研究较多,盐碱复合胁迫较少,尤其是在西北黄土高原产区苹果砧穗互作的研究鲜见报道。

垂丝海棠 (*Malus halliana* Koehne) 原产于甘肃河西走廊,性喜阳光,抗寒性强,在微酸或微碱性土壤中均可生长<sup>[12]</sup>。平邑甜茶 (*Malus hupehensis*) 是我国宝贵但又紧缺的苹果砧木资源,与不同苹果品种嫁接亲和性好,易于繁殖,嫁接树生长较旺,且群体内个体在形态特征上整齐一致<sup>[13]</sup>。‘长富 2 号’是国内生产中应用较多的苹果品种,其果实品质在现有富士系中最优,具有肉质细、致密、多汁,酸甜

适度等优点<sup>[14]</sup>。本试验以垂丝海棠和平邑甜茶 2 种砧木为基础,分别嫁接‘长富 2 号’,探讨不同砧穗组合在盐碱复合胁迫下叶绿素、抗氧化酶及光合荧光特性,比较不同砧穗组合的耐盐碱复合胁迫能力,以期为西北盐碱地区苹果的种植提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料及其处理

试验于 2017 年 5—8 月在甘肃农业大学避雨棚 (103°34'E, 36°10'N) 中进行,2015 年 4 月在甘肃靖远播种,2016 年 5 月嫁接,选取生长一致的垂丝海棠/长富 2 号 (cs+fs)、平邑甜茶/长富 2 号 (py+fs) 2 a 生苗各 20 株,移入盛装基质 (20% 蛭石, 20% 珍珠岩, 60% 泥炭)、重量为 0.65 kg 的花盆 (内径 25 cm, 深 38 cm) 中,每盆 1 株,统一管理 30 d。翌日进行胁迫处理,以 Hoagland 营养液浇灌为对照,表示为 cs+fs (CK) 和 py+fs (CK); 营养液+盐碱复合胁迫 (NaCl 与 NaHCO<sub>3</sub> 按摩尔比 1 : 1 混合,浓度 100 mmol · L<sup>-1</sup>) 为处理,表示为 cs+fs 和 py+fs。每个处理 10 株,为避免盐激反应,处理浓度按 50 mmol · L<sup>-1</sup> 每天递增,待全部处理达到设定浓度后,开始计算胁迫时间。每隔 5 d,于 17 : 00 ~ 18 : 00 定期定时浇灌 500 mL Hoagland 营养液 (保证每次浇灌水分不从盆底渗出),并在花盆下放置塑料托盘,每次浇灌用营养液冲洗托盘浇入花盆,进一步防止盐的流失,保证胁迫浓度的一致。

### 1.2 测定项目与测定方法

1.2.1 光合、荧光参数及叶绿素含量的测定 光合指标分别于 0、20、40 d 测定,采用便携式光合仪 (LI-6400, LI-COR, Linco ln, NE, USA) 于晴天早上 9 : 00 ~ 11 : 00,选取接穗向阳、成熟的叶片测定净光合速率 ( $P_n$ )、蒸腾速率 ( $T_r$ )、胞间 CO<sub>2</sub> ( $C_i$ )、气孔导度 ( $G_s$ ),重复 6 次。光合仪系统控制叶片温度 25℃,测定系统采用开放式气路,自然光源,光合有效辐射为 400~600 μmol · m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup>,叶室内空气流量设定为 500 mL · min<sup>-1</sup>,室内 CO<sub>2</sub> 浓度为 (385±10) μL · L<sup>-1</sup>。

荧光参数测定天数同光合指标,且叶片同属同一节位叶片。用黑膜包裹,暗处理 30 min 后采用叶绿素荧光成像仪 (IMAGING-PAM, Walz, Effeltrich, Germany) 测定荧光参数,主要为初始荧光 ( $F_0$ )、最

大荧光( $F_m$ )、最大光能转化率( $F_v/F_m$ )、光化学猝灭系数( $qP$ )、量子产额 $Y(NO)$ 、非调节性能量耗散量子产量 $Y(NPQ)$ ,并用 Imaging WinGegE software 软件分析数据。

叶绿素含量从处理当天(0 d)开始,每隔 10 d 测定 1 次,每次测定重复 6 次。摘下叶片,剪掉叶脉并洗净磨碎。称取新鲜样品 0.2 g 于玻璃试管中,加入 10 ml 80% 丙酮提取,暗处理 24 h,在波长 645 nm 和 663 nm 下测定吸光度,应用公式计算叶绿素 a (Chl a)、叶绿素 b (Chl b) 含量<sup>[15]</sup>。

1.2.2 生理指标测定 分别胁迫 0、10、20、30、40 d 后,取植株中上部功能性叶片,剪掉叶脉并洗净磨碎,用于测定生理指标。游离脯氨酸含量采用酸性茚三酮法<sup>[16]</sup>,SOD 酶活性的测定采用氮蓝四唑光化还原法<sup>[16]</sup>,POD 酶活性的测定采用愈创木酚法<sup>[17]</sup>。

### 1.3 数据分析

用 Microsoft Office Excel 2013 及 Origin 2017 进行数据处理及作图,采用 SPSS 22.0 单因素 ANOVA 的 LSD 比较差异的显著水平( $\alpha=0.05$ )。

## 2 结果与分析

### 2.1 盐碱复合胁迫对不同砧穗组合叶片光合色素含量的影响

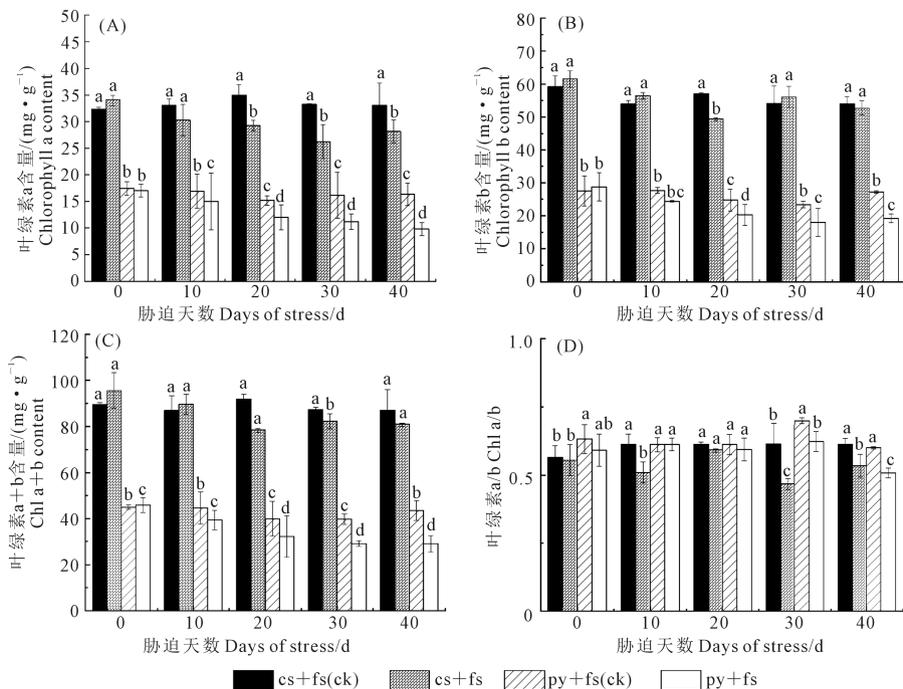
由图 1 可得,随胁迫时间的延长,cs+fs 的叶绿素 a 含量呈先降后升的趋势,叶绿素 b 含量和叶绿

素 a+b 含量呈降-升-降的趋势,叶绿素 a/b 呈降-升-降-升趋势。胁迫至 20 d 时,叶绿素 b 含量和叶绿素 a+b 含量达最低值。胁迫至 30 d 时,叶绿素 a 含量和叶绿素 a/b 达最低值。胁迫至 40 d 时,叶绿素 b 含量和叶绿素 a+b 含量相比对照分别下降了 3.72% 和 5.86%,但无显著差异;叶绿素 a 含量和叶绿素 a/b 显著低于对照( $P<0.05$ ),相比于对照分别降低了 14.07% 和 12.95%。

而 py+fs 的叶绿素 a 含量和叶绿素 a+b 含量呈逐渐降低趋势,叶绿素 b 含量呈先降后升趋势,叶绿素 a/b 呈升-降-升-降趋势。胁迫至 30 d 时,叶绿素 b 含量达最低值;胁迫至 40 d 时,叶绿素 a 含量、叶绿素 a+b 含量和叶绿素 a/b 达最低值,且叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量、叶绿素 a+b 和叶绿素 a/b 均显著低于对照( $P<0.05$ ),相比于对照分别降低了 40.15%、41.29%、32.61% 和 15.36%。

### 2.2 盐碱复合胁迫对不同砧穗组合叶片光合特性的影响

图 2 表明,盐碱复合胁迫下,整个胁迫过程中,cs+fs 的  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $T_r$  均高于 py+fs,cs+fs 的  $C_i$  低于 py+fs。随着胁迫时间延长,cs+fs 的  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $T_r$  均呈降低趋势, $C_i$  呈上升趋势。胁迫至 20 d,cs+fs 的  $P_n$  与对照并无显著差异, $G_s$ 、 $T_r$  均显著低于对照( $P<0.05$ ), $C_i$  显著高于对照( $P<0.05$ )。胁迫至 40 d,cs+fs 的  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $T_r$  均显著低于对照( $P<0.05$ ),比对照分别降



注:图中不同小写字母表示处理间差异显著( $P<0.05$ )。下同。

Note: Different lowercase letters in the figure indicate significant difference among treatments ( $P<0.05$ ). The same below.

图 1 盐碱复合胁迫对不同砧穗组合叶绿素含量的影响

Fig.1 Effects of saline-alkali stress on chlorophyll content of different scion-rootstock combinations

低了 8.31%、51.20%、28.20%； $C_i$  则显著高于对照 ( $P < 0.05$ )，比对照上升了 34.05%。

由图 2 可得，随着胁迫时间延长，py+fs 的  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $T_r$  均呈降低趋势， $C_i$  呈上升趋势。胁迫至 20 d，py+fs 的  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $T_r$  均显著低于对照 ( $P < 0.05$ )， $C_i$  显著高于对照 ( $P < 0.05$ )。胁迫至 40 d，cs+fs 的  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $T_r$  均显著低于对照 ( $P < 0.05$ )，相比对照分别降低了 45.88%、52.20%、44.82%； $C_i$  则显著高于对照 ( $P < 0.05$ )，相比对照上升了 59.95%。

### 2.3 盐碱复合胁迫对不同砧穗组合叶片荧光参数的影响

盐碱复合胁迫下，整个胁迫过程中，cs+fs 的  $F_m$ 、 $F_v/F_m$ 、 $qP$  均高于 py+fs， $F_0$ 、 $Y(\text{NO})$  则低于 py+fs (图 3)。随胁迫时间的延长，cs+fs 的  $F_0$ 、 $F_m$ 、 $F_v/F_m$ 、 $qP$  均呈降低趋势， $Y(\text{NO})$ 、 $Y(\text{NPQ})$  呈上升趋势。胁迫至 20 d，与对照相比， $F_0$ 、 $F_m$ 、 $F_v/F_m$ 、 $qP$  均出现下降， $Y(\text{NO})$  出现上升，其中  $F_0$ 、 $F_v/F_m$  均显著低于对照 ( $P < 0.05$ )， $Y(\text{NO})$ 、 $Y(\text{NPQ})$  显著高于对照 ( $P < 0.05$ )， $qP$ 、 $F_m$  与对照相比无显著差异 ( $P > 0.05$ )。胁迫至 40 d， $F_0$ 、 $F_m$ 、 $F_v/F_m$ 、 $qP$  进一步下降，均显著低于对照 ( $P < 0.05$ )，相比于对照分别下降 25.45%、9.52%、2.59% 和 5.45%； $Y(\text{NO})$ 、 $Y(\text{NPQ})$  则进一步升高，均显著高于对照 ( $P < 0.05$ )，分别上升 24.24% 和 72.06%。

由图 3 可得，随着胁迫时间的延长，py+fs 的  $F_0$ 、 $F_m$ 、 $F_v/F_m$ 、 $qP$ 、 $Y(\text{NPQ})$  均呈降低趋势， $Y(\text{NO})$  呈上升

趋势。胁迫至 20 d，与对照相比， $F_0$ 、 $F_m$ 、 $F_v/F_m$ 、 $qP$ 、 $Y(\text{NPQ})$  均出现下降，显著低于对照 ( $P < 0.05$ )， $Y(\text{NO})$  出现上升，显著高于对照 ( $P < 0.05$ )。胁迫至 40 d， $F_0$ 、 $F_m$ 、 $F_v/F_m$ 、 $qP$ 、 $Y(\text{NPQ})$  进一步下降，均显著低于对照 ( $P < 0.05$ )，相比于对照分别下降了 33.33%、21.05%、3.38%、31.67% 和 76.47%； $Y(\text{NO})$  进一步上升，显著高于对照 ( $P < 0.05$ )，相比对照上升了 51.35%。

### 2.4 盐碱复合胁迫对不同砧穗组合叶片游离脯氨酸含量的影响

由图 4 可知，随着胁迫时间的延长，cs+fs 的游离脯氨酸含量均呈先升后降的趋势。胁迫至 20 d，cs+fs 游离脯氨酸含量显著高于对照 ( $P < 0.05$ )，相比对照升高 34.62%，且达到峰值。胁迫至 40 d，cs+fs 组合游离脯氨酸含量出现下降，且显著低于对照，相比对照降低了 9.35% ( $P < 0.05$ )。随着胁迫时间的延长，py+fs 的游离脯氨酸含量均呈先升后降的趋势。胁迫至 10 d，py+fs 游离脯氨酸含量显著高于对照 ( $P < 0.05$ )，相比对照升高 24.95%，且达到峰值。胁迫至 40 d，py+fs 的游离脯氨酸含量显著高于对照 ( $P < 0.05$ )，相比对照升高 17.13%。

### 2.5 盐碱复合胁迫对不同砧穗组合叶片抗氧化酶活性的影响

随着胁迫时间的延长，2 种砧穗组合的 SOD 和 POD 活性均呈先升后降的趋势 (图 5)。cs+fs 的 SOD、POD 活性均在胁迫 30 d 时达到峰值，分别比对照高 42.66% 和 10.62%；胁迫至 40 d 时，cs+fs 的

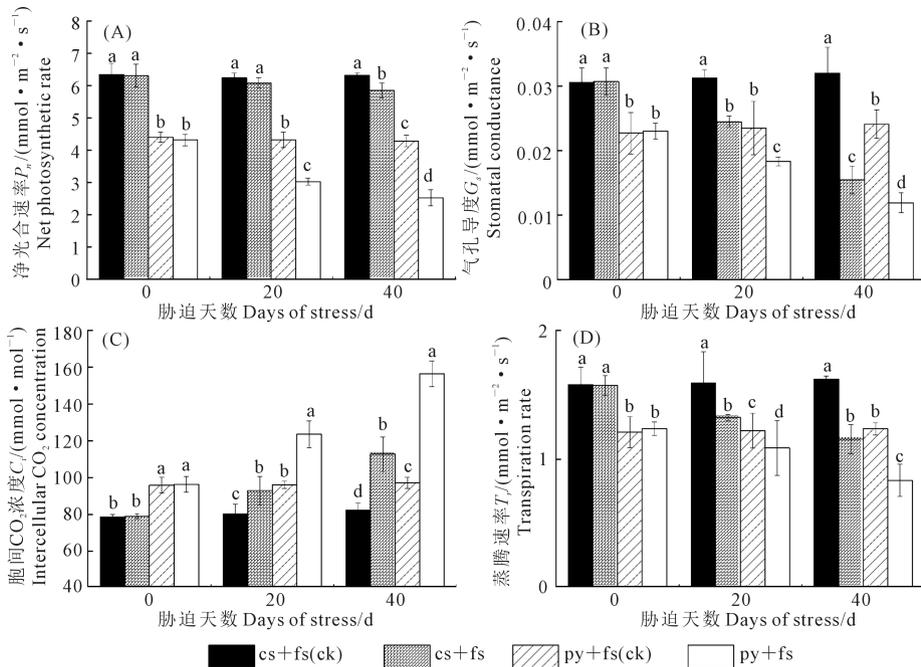


图 2 盐碱复合胁迫对不同砧穗组合光合特性的影响

Fig.2 Effects of saline-alkali stress on photosynthetic parameters of different scion-rootstock combinations

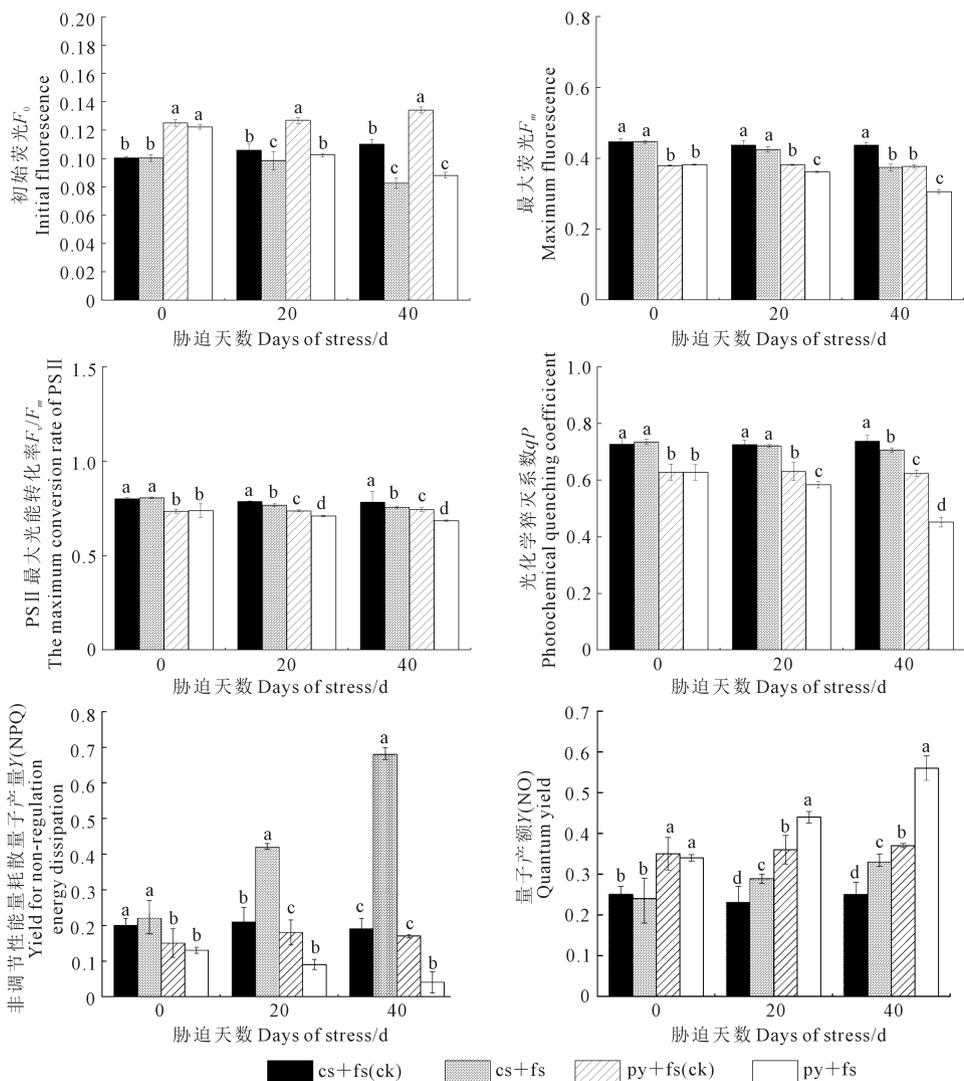


图 3 盐碱复合胁迫对不同砧穗组合叶绿体荧光参数的影响

Fig.3 Effects of saline-alkali stress on chloroplast fluorescence parameters of different scion-rootstock combinations

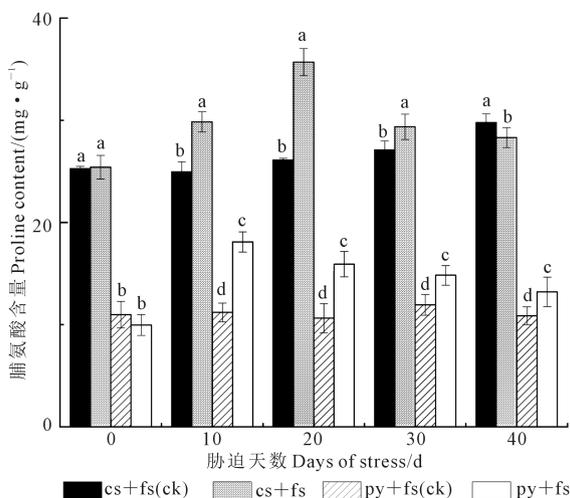


图 4 盐碱复合胁迫对不同砧穗组合游离脯氨酸含量的影响  
Fig.4 Effects of saline-alkali stress on free proline content of different scion-rootstock combinations

SOD、POD 活性出现下降, 仍显著高于对照 ( $P < 0.05$ ), 分别比对照高 34.11%、5.03%。py + fs 的 SOD、POD 活性均在 20 d 时达到峰值, 分别比对照高 35.36% 和 10.90%。胁迫至 40 d 时, py+fs 的 SOD、POD 活性出现下降, 仍显著高于对照 ( $P < 0.05$ ), 分别比对照高 6.02%、3.64%。

### 3 讨论

#### 3.1 盐碱复合胁迫对不同砧穗组合光合荧光特性的影响

叶绿素是植物光合作用的主要色素, 其含量高在一定程度上可衡量植株的耐盐性<sup>[15]</sup>。王伟华等<sup>[18]</sup>研究发现, 盐碱复合胁迫引起的高 pH, 破坏了离子稳态, 使与叶绿素合成有关离子如  $Fe^{2+}$ 、 $Mg^{2+}$ 、 $Cu^{2+}$  等沉淀, 进而打破了叶绿素合成与分解的动态平衡, 导致叶绿素含量降低。本试验中, 胁迫初期, 2

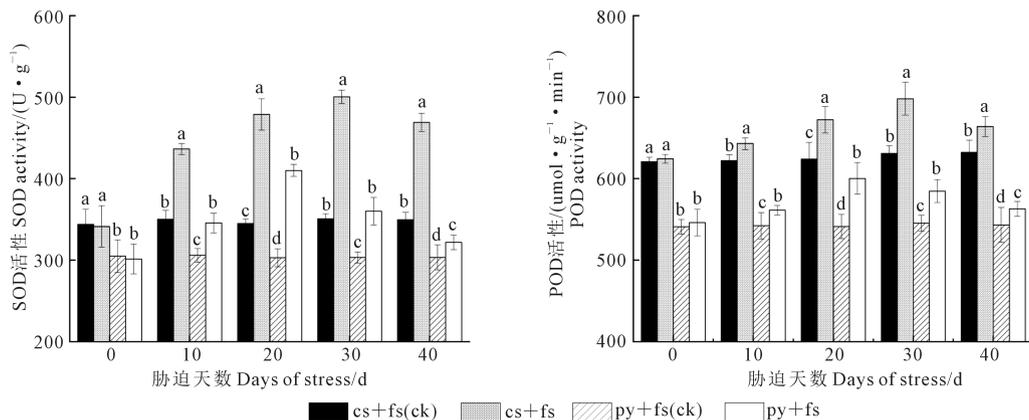


图 5 盐碱复合胁迫对不同砧穗组合 SOD、POD 活性的影响

Fig.5 Effects of saline-alkali stress on SOD and POD activity of different scion-rootstock combinations

种砧穗组合的叶绿素含量均逐渐降低,说明此时 2 种砧穗组合均未适应胁迫,可能是胁迫抑制了根系对相关离子的吸收,从而导致叶绿素合成受阻。这与厉书豪等<sup>[19]</sup>在黄瓜上的研究结果一致。随着胁迫时间的延长,2 种砧穗组合的叶绿素 b 含量出现最低值的时间点均早于叶绿素 a,说明叶绿素 b 对盐碱复合胁迫的敏感性高于叶绿素 a。2 种砧穗组合中,cs+fs 叶绿素 a 含量在胁迫后 30 d 达到最低值,40 d 时又出现上升,而 py+fs 的叶绿素 a 含量呈降低趋势,说明 40 d 时 cs+fs 已经适应了盐碱复合胁迫,而 py+fs 尚未适应。因此,认为 cs+fs 的耐盐碱能力强于 py+fs。吴玉霞等<sup>[20]</sup>发现平邑甜茶相较于其他砧木耐性较差,而石晓昀<sup>[21]</sup>和胡亚<sup>[22]</sup>证明垂丝海棠是一种耐性较强的砧木。这些结果为垂丝海棠是一种耐盐碱的苹果砧木提供了依据。此外,整个胁迫过程中 cs+fs 的叶绿素含量均高于 py+fs,说明 cs+fs 有较强的光能利用率,进一步说明 cs+fs 的耐盐碱性强于 py+fs。

光合作用可作为判断植物长势和抗逆性强弱的重要指标<sup>[21]</sup>。大量的研究表明,盐碱复合胁迫下影响光合作用的因素包括气孔和非气孔因素,当  $C_i$  和  $G_s$  同时降低时,光合速率降低是由气孔因素引起的,反之  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $T_r$  均呈逐渐降低趋势, $C_i$  呈上升趋势,说明此时叶肉细胞对  $CO_2$  利用率较低,光合速率的下降主要由非气孔因素引起的<sup>[23]</sup>。有研究表明非气孔因素对光合的影响途径除了叶绿素含量的下降还包括叶绿体结构破坏、光合酶活性降低、活性氧代谢功能破坏等<sup>[24]</sup>。本试验中,2 种砧穗组合的光合作用均受到了抑制,可能是盐碱复合胁迫诱导的渗透胁迫、离子毒害和高 pH 损害 PS II 氧化侧的放氧复合物的功能,使它向 PS II 反应中心提供的电子数量减少;而金微微等<sup>[10]</sup>认为胁迫阻断 PS II

还原侧从  $Q_A$  向  $Q_B$  的电子传递,进而导致叶绿体对光能的吸收利用率降低,使光合速率下降。整个胁迫过程中,cs+fs 的  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $T_r$  均显著高于 py+fs, $C_i$  显著低于 py+fs,且 cs+fs 的  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $T_r$  的降幅均小于 py+fs, $C_i$  上升幅度小于 py+fs,说明盐碱复合胁迫对 cs+fs 的影响小于 py+fs。

叶绿素荧光是光合作用的探针,可以反映胁迫对光合的内在影响<sup>[25]</sup>。本试验中,随着胁迫时间延长,2 种砧穗组合  $F_0$ 、 $F_m$ 、 $F_v/F_m$ 、 $qP$  均逐渐降低,且在胁迫 40 d 后显著低于对照。 $F_0$  是 PS II 反应中心处于完全开放时的荧光产量,其变化程度可推测植物的光保护机制和 PS II 反应中心的状况<sup>[26]</sup>,唐秀梅等和云菲等<sup>[27-28]</sup>认为, $F_0$  的降低主要是 PS II 天线色素的热耗散引起, $F_0$  的变化与叶绿素含量密切相关,会随叶绿素含量的降低而降低,说明盐碱复合胁迫下 2 种砧穗组合  $F_0$  的降低可能是由叶绿素含量的降低引起的。 $F_m$  是 PS II 反应中心完全关闭时荧光的产量,可反映 PS II 电子传递情况<sup>[29]</sup>,盐碱复合胁迫下  $F_m$  降低说明 2 种砧穗组合的 PS II 电子传递均受到了抑制。这与吕星光等<sup>[30]</sup>在甜瓜上的研究结果一致。 $F_v/F_m$  反映暗适应条件下 PS II 的最大光化学效率<sup>[31]</sup>,盐碱复合胁迫下, $F_v/F_m$  降低表明叶片发生了明显的光抑制,Lavinsky 等<sup>[32]</sup>在格尼帕果幼苗上也证明了此观点。 $qP$  是光化学猝灭系数,表示植物所吸收的光能被用于光化学电子传递的量,可在一定程度上反映植物光合能力的强弱<sup>[28]</sup>,盐碱复合胁迫下, $qP$  降低说明植物光合能力受到了明显削弱,这与 Mohammed Mouradi 等<sup>[33]</sup>在紫花苜蓿上的研究结果一致。 $Y(NPQ)$  反映光系统 II 耗散过剩光能进行自我保护下的调节作用,盐碱复合胁迫下, $Y(NPQ)$  升高,说明植物通过热耗散来进行自我保护。 $Y(NO)$  是植物非调节性能量耗散的量子

产额,参数  $Y(\text{NO})$  过大,一方面表明光化学能量转换和自我保护调节机制比较脆弱,另一方面表明植物已经无法耗散过多的光能,由此可判断植物受到伤害的程度<sup>[34]</sup>。本试验中,2种组合  $F_0$ 、 $F_m$ 、 $F_v/F_m$ 、 $qP$  均逐渐降低,说明盐碱复合胁迫下,2种组合的光合电子传递均受到抑制,进而不同程度削弱了其光合能力,且多余的光能触发了这2种组合的光保护机制<sup>[35]</sup>, $\text{cs}+\text{fs}$  的下降幅度小于  $\text{py}+\text{fs}$ ,说明盐碱复合胁迫对  $\text{py}+\text{fs}$  的伤害更严重,这与王延秀等<sup>[36]</sup>的研究结果一致。此外,盐碱复合胁迫下, $\text{cs}+\text{fs}$  的  $Y(\text{NPQ})$  呈上升趋势,而  $\text{py}+\text{fs}$  的  $Y(\text{NPQ})$  呈下降趋势,整个胁迫过程中  $\text{py}+\text{fs}$  的  $Y(\text{NO})$  显著高于  $\text{cs}+\text{fs}$ ,说明  $\text{cs}+\text{fs}$  的光保护机制较强,是通过热耗散来实现光保护,而  $\text{py}+\text{fs}$  的光保护机制较为脆弱,在胁迫初期热耗散系统就受到了严重伤害,这进一步说明盐碱复合胁迫对  $\text{py}+\text{fs}$  的伤害更严重。

### 3.2 盐碱复合胁迫对不同砧穗组合生理特性的影响

盐碱复合胁迫下,由于植物光合作用被抑制,过剩的光能会对植物的膜系统造成破坏,产生大量的活性氧、自由基,形成渗透胁迫和氧化胁迫,对植物正常生长造成严重伤害<sup>[37]</sup>。脯氨酸是植物体内主要的渗透调节物质,植物受到逆境胁迫时渗透势会降低,植物通过积累体内脯氨酸来调节渗透势,降低植物伤害<sup>[38]</sup>。本试验中,2种砧穗组合游离脯氨酸含量均呈先升后降的趋势,说明植物通过积累游离脯氨酸来抵抗盐碱复合胁迫。 $\text{cs}+\text{fs}$  和  $\text{py}+\text{fs}$  的游离脯氨酸含量分别在 30 d 和 20 d 达到峰值,表明达到了2种组合对盐碱复合胁迫的最大耐受性,超过植株最大耐受性后,2种组合的渗透调节系统被破坏,植株体内脯氨酸含量开始降低,这与左凤月<sup>[39]</sup>在白刺上的研究结果一致。整个胁迫过程中, $\text{cs}+\text{fs}$  的游离脯氨酸含量显著高于  $\text{py}+\text{fs}$ ,且  $\text{cs}+\text{fs}$  的峰值出现晚于  $\text{py}+\text{fs}$ ,说明  $\text{cs}+\text{fs}$  最大耐受性高于  $\text{py}+\text{fs}$ ,可能是由于砧木耐性差异造成。此外,谷艳芳等<sup>[40]</sup>在小麦上的研究也表明盐胁迫下游离脯氨酸含量会呈现出上升趋势,与本文研究相一致。

SOD、POD 能够清除生物体内超氧阴离子自由基,保护机体免受自由基的伤害<sup>[41]</sup>。本试验中,2种砧穗组合的 SOD、POD 活性均呈先升后降的趋势,在胁迫初期,2种组合的抗氧化酶活性均上升,说明抗氧化酶系统启动开始缓解胁迫,而后  $\text{cs}+\text{fs}$  的2种酶活性在 30 d 时达到峰值, $\text{py}+\text{fs}$  则在 20 d 达到峰值,说明已经达到了植物最大耐受性,当胁迫突破临界值时又开始下降,这与米永伟等<sup>[42]</sup>在菘蓝幼苗上的研究结果一致,即在盐胁迫下,菘蓝幼

苗 SOD、POD 活性均呈现先升后降的趋势。在盐碱复合胁迫下,植物通过抗氧化酶系统的启动清除活性氧,缓解植物在胁迫下所受的渗透伤害<sup>[43]</sup>,当胁迫超过植株最大耐受性,抗氧化酶系统完全被破坏的时 SOD、POD 活性出现下降。整个胁迫过程中, $\text{cs}+\text{fs}$  的 SOD、POD 活性显著高于  $\text{py}+\text{fs}$ ,且  $\text{cs}+\text{fs}$  的峰值出现晚于  $\text{py}+\text{fs}$ ,说明  $\text{cs}+\text{fs}$  最大耐受性高于  $\text{py}+\text{fs}$ 。

综上,盐碱复合胁迫下, $\text{cs}+\text{fs}$  与  $\text{py}+\text{fs}$  2种砧穗组合均通过降低  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $T_r$ ;大量积累渗透调节物质以及启动抗氧化系统来维持光合系统伤害与修复的动态平衡。且  $\text{cs}+\text{fs}$  在复合盐碱胁迫下的表现优于  $\text{py}+\text{fs}$ 。

### 参考文献:

- [1] 翟衡,赵政阳,王志强,等.世界苹果产业发展趋势分析[J].果树学报,2005,(1):44-50.
- [2] 杨世琦,张爱平,杨正礼,等.黄土高原果园土壤 pH 变化分析[J].中国生态农业学报,2010,18(6):1385-1387.
- [3] 穆长安,徐明.我国果树生产现状与提高果品质量的关键措施[J].农业科技通讯.2016,(5):215-217.
- [4] 何旺,孙军利,赵宝龙,等.不同砧木对‘赤霞珠’葡萄果实白藜芦醇含量及其相关酶活性的影响[J/OL].果树学报(2019-04-09),https://doi.org/10.13925/j.cnki.gssb.20180497.
- [5] 李小红,周凯,谢周,等.不同葡萄砧木对矢富罗莎葡萄嫁接苗光合作用的影响[J].果树学报,2009,26(1):90-93.
- [6] Paz R C, Reinoso H, Espasandin F D, et al. Alkaline, saline and mixed saline-alkaline stresses induce physiological and morpho-anatomical changes in *Lotus tenuis* shoots [J]. Plant Biology, 2014, 16(6):1042-1049.
- [7] 张振兴,孙锦,郭世荣,等.钙对盐胁迫下西瓜光合特性和果实品质的影响[J].园艺学报,2011,38(10):1929-1938.
- [8] 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.
- [9] 颜宏,赵伟,尹尚军,等.羊草对不同盐碱胁迫的生理响应[J].草业学报,2006,15(6):49-55.
- [10] 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.
- [11] 高剑.中性盐和碱性盐对龙葵 (*Solanum nigrum* L.) 的胁迫作用研究[D].黑龙江:牡丹江师范学院.2017.
- [12] Jia X M, Wang H, Svetla S, et al. Comparative physiological responses and adaptive strategies of apple *Malus halliana* to salt, alkali and saline-alkali stress [J]. Scientia Horticulturae, 2019, 245:154-162.
- [13] 郑永强,邓烈,何绍兰,等.几种砧木对哈姆林甜橙植株生长、产量及果实品质的影响[J].园艺学报,2010,37(4):532-538.
- [14] 张丽之,张昕,左希亚,等.外源葡萄糖对‘长富2号’苹果花芽生理分化期可溶性糖和相关基因表达的影响[J].园艺学报,2019,46(1):11-24.
- [15] 马宗琪,崔静,王秀,等.树木叶片叶绿素含量三种测定方法的比较[J].林业科技,2016,41(5):42-45.
- [16] 邓辉茗,龙颖颖,蔡仕珍,等.不同水分胁迫对绵毛水苏幼苗形态和生理特性的影响[J].西北植物学报,2018,38(6):1099-1108.
- [17] 党士坤,王胜芳,史森,等.茉莉酸甲酯对木豆不定根染料木素含量及抗氧化系统影响[J].植物研究,2019,39(3):466-470.

- [18] 王伟华,张希明,闫海龙,等.盐处理对多枝怪柳光合作用和渗透物质的影响[J].干旱区研究,2009,26(4):561-568.
- [19] 厉书豪,李曼,张文东,等.CO<sub>2</sub> 加富对盐胁迫下黄瓜幼苗叶片光合特性及活性氧代谢的影响[J].生态学报,2019,39(6):2122-2130.
- [20] 吴玉霞,焦晓峰,王璞璞,等.缺铁胁迫对 4 种苹果砧木幼苗生理特性的影响[J].新疆农业科学,2016,53(5):826-831.
- [21] 石晓响. 3 个苹果砧木对长期水分胁迫的响应特性[D].兰州:甘肃农业大学,2017.
- [22] 胡亚.缺铁胁迫下苹果砧木垂丝海棠幼苗的生理特性和转录组学分析[D].兰州:甘肃农业大学,2018.
- [23] 叶子飘,郑卓,康华靖,等.自然条件下中熟籼稻初穗期剑叶光合的气孔和非气孔限制特征[J].生态学杂志,2019,(4):1004-1012.
- [24] 高冠龙,冯起,张小由,等.植物叶片光合作用的气孔与非气孔限制研究综述[J].干旱区研究,2018,35(4):929-937.
- [25] 李尚中,樊廷录,王勇,等.不同覆膜集雨种植方式对旱地玉米叶绿素荧光特性、产量和水分利用效率的影响[J].应用生态学报,2014,25(2):458-466.
- [26] 赵通,程丽,王城,等.不同苹果砧木组合的生长及光合特性[J].西北植物学报,2018,38(9):1707-1716.
- [27] 唐秀梅,钟瑞春,揭红科,等.间作遮荫对花生光合作用及叶绿素荧光特性的影响[J].西南农业学报,2011,24(5):1073-1077.
- [28] 云菲,刘国顺,史宏志,等.光氮互作对烤烟光合作用及叶绿素荧光特性的影响[J].中国农业科学,2010,43(5):932-941.
- [29] 吴坤,吴中红,郇付菊,等.镉胁迫对烟草叶激素水平、光合特性、荧光特性的影响[J].生态学报,2011,31(16):4517-4524.
- [30] 吕星光,周梦迪,李敏.低温胁迫对甜瓜嫁接苗和自根苗生长及生理特性的影响[J].中国蔬菜,2016,(5):53-57.
- [31] Jones D T, Sah J P, Ross M S, et al. Responses of twelve tree species common in Everglades tree islands to simulated hydrologic regimes [J]. Wetlands, 2006, 26(3):830-844.
- [32] Lavinsky A O, Souza Sant' Ana C, Mielke M S, et al. Effects of light availability and soil flooding on growth and photosynthetic characteristics of *Genipa americana* L. Seedlings [J]. New Forests, 2007, 34(1):41-50.
- [33] Mohammed M, Abdelaziz B, Mohamed F, et al. Seed osmo-priming improves plant growth, nodulation, chlorophyll fluorescence and nutrient uptake in alfalfa (*Medicago sativa* L.) -rhizobia symbiosis under drought stress [J]. Scientia Horticulturae, 2016, 213:232-242.
- [34] 郭春芳,孙云,唐玉海,等.水分胁迫对茶树叶片叶绿素荧光特性的影响[J].中国生态农业学报,2009,17(3):560-564.
- [35] 陈锋,田纪春,孟庆伟,等.短期高温胁迫对高产小麦品系灌浆后期旗叶光系统II功能的影响[J].应用生态学报,2006,17(10):1854-1858.
- [36] 王延秀,贾旭梅,石晓响,等.三种苹果砧木应对干旱胁迫的超微及解剖结构响应特性[J].植物生理学报,2018,54(4):594-606.
- [37] 朱燕芳.混合盐碱胁迫下苹果砧木的抗性生理和蛋白组学分析[D].兰州:甘肃农业大学,2018.
- [38] 梁坤伦,贾存智,孙金豪,等.高寒地区垂穗披碱草种质对低温胁迫的生理响应及其耐寒性评价[J].草业学报,2019,28(3):111-121.
- [39] 左凤月.盐胁迫对 3 种白刺生长、生理生化及解剖结构的影响[D].重庆:西南大学,2013.
- [40] 谷艳芳,丁圣彦,李婷婷,等.盐胁迫对冬小麦幼苗干物质分配和生理生态特性的影响[J].生态学报,2009,29(2):840-845.
- [41] 王俊刚,陈国仓,张承烈.水分胁迫对 2 种生态型芦苇 (*Phragmites communis*) 的可溶性蛋白含量、SOD、POD、CAT 活性的影响[J].西北植物学报,2002,22(3):561-565.
- [42] 米永伟,王国祥,龚成文,等.盐胁迫对松蓝幼苗生长和抗性生理的影响[J].草业学报,2018,27(6):43-51.
- [43] 张瑞,贾旭梅,朱祖雷,等.‘烟富 6 号’在不同砧木上响应的光合及生理特性[J].果树学报,2019,(6):718-728.

### (上接第 163 页)

- [19] 秦舒浩,曹莉,张俊莲,等.轮作豆科植物对马铃薯连作田土壤速效养分及理化性质的影响[J].作物学报,2014,40(8):1452-1458.
- [20] 张东艳,赵建,杨水平,等.川明参轮作对烟地土壤微生物群落结构的影响[J].中国中药杂志,2016,41(24):4556-4563.
- [21] Ashworth A J, Allen F L, Debruyne J M, et al. Crop rotations and poultry litter affect dynamic soil chemical properties and soil biota long term [J]. Journal of Environmental Quality, 2018, 47(6):1327-1338.
- [22] Nielsen D C, Vigil M F. Wheat yield and yield stability of eight dryland crop rotations [J]. Agronomy Journal, 2018, 110(2):594-601.
- [23] Qin S, Yeboah S, Cao L, et al. Breaking continuous potato cropping with legumes improves soil microbial communities, enzyme activities and tuber yield [J]. PLoS One, 2017, 12(5):e175934.
- [24] Aparicio V, Costa J L. Soil quality indicators under continuous cropping systems in the Argentinean Pampas [J]. Soil & Tillage Research, 2007, 96(1):155-165.
- [25] Acosta-Martinez V, Cano A, Johnson J. Simultaneous determination of multiple soil enzyme activities for soil health-biogeochemical indices [J]. Applied Soil Ecology, 2018, 126(5):121-128.
- [26] 谷岩,邱强,王振民,等.连作大豆根际微生物群落结构及土壤酶活性[J].中国农业科学,2012,45(19):3955-3964.
- [27] 刘素慧,刘世琦,张自坤,等.大蒜连作对其根际土壤微生物和酶活性的影响[J].中国农业科学,2010,43(5):1000-1006.
- [28] 陈丹梅,陈晓明,梁永江,等.种植模式对土壤酶活性和真菌群落的影响[J].草业学报,2015,24(2):77-84.
- [29] 黄玉茜,韩立思,韩梅,等.花生连作对土壤酶活性的影响[J].中国油料作物学报,2012,34(1):96-100.
- [30] 高扬,高小丽,张东旗,等.连作对荞麦产量、土壤养分及酶活性的影响[J].土壤,2014,(6):1091-1096.
- [31] 郭俊霞,李青苗,杨玉霞,等.丹参连作土壤水提液对其幼苗生长的影响[J].甘肃中医学院学报,2013,30(3):76-79.
- [32] 唐成林,罗夫来,赵致,等.半夏根系分泌物化感作用研究[J].北方园艺,2017,(15):129-135.
- [33] 黄小芳,李勇,丁万隆.人参根系分泌物对种子萌发的自毒效应[J].种子,2009,28(10):4-7.
- [34] Deng J, Zhang Y, Hu J, et al. Autotoxicity of phthalate esters in tobacco root exudates: effects on seed germination and seedling growth [J]. Pedosphere, 2017, (6):1073-1082.
- [35] Huang Y Q, Han X R, Yang J F, et al. Autotoxicity of peanut and identification of phytotoxic substances in rhizosphere soil [J]. Allelopathy Journal, 2013, 31(2):297-308.
- [36] Jiang G Y, Li Y B, Liu J G. Autotoxicity potential of cotton tissues and root exudates and identification of its autotoxins [J]. Allelopathy Journal, 2013, 32(2):279-288.