

# 氮调控对盐环境下甜菜功能叶光系统II荧光特性的影响

尹海龙<sup>1,2,3\*</sup> 田长彦<sup>1,3\*\*</sup>

<sup>1</sup>中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011; <sup>2</sup>中国科学院大学, 北京 100049; <sup>3</sup>国家绿洲生态与荒漠环境重点实验室, 乌鲁木齐 830011

**摘要** 采用盆栽试验方法, 以NaCl为盐分模拟不同盐度环境, 研究了施氮(N)对盐环境下生长的甜菜(*Beta vulgaris*)功能叶光系统II (PSII)荧光特性的影响及光合色素含量的变化。结果表明: 在轻度、中度及重度盐环境下, 施N均能增大PSII最大光化学效率( $F_v/F_m$ )、PSII潜在活性( $F_v/F_o$ )、PSII实际光量子产量( $Y(II)$ )、非调节性能量耗散的量子产量( $Y(NO)$ )、相对电子传递速率( $ETR$ )及光化学猝灭系数( $q_p$ ), 且在适宜的施N范围内(0–1.2 g·kg<sup>-1</sup>)上述参数随施N量的增加而增大。各叶绿素荧光参数光响应的结果表明, 随着光强的增加, 各处理下调节能量耗散的量子产量( $Y(NPQ)$ )、 $ETR$ 及非光化学猝灭系数( $NPQ$ )呈上升趋势, 相反,  $Y(II)$ 、 $Y(NO)$ 及 $q_p$ 则呈下降趋势, 在有效的光强范围内(0–1 000  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )施N提高了甜菜功能叶PSII反应中心的开放程度, 并且在高光强下调节PSII耗散掉过剩的光能以避免对其反应中心造成伤害。各盐度环境下施N也显著增加了甜菜功能叶叶绿素与类胡萝卜素含量, 增大了叶绿素a/叶绿素b值, 且叶绿素与类胡萝卜素含量随施N水平的提高而增加。说明盐环境下施N能够增强甜菜功能叶PSII的活性, 提高PSII光能利用率, 从而增强其对盐渍环境的适应性。

**关键词** 甜菜, 叶绿素荧光, 氮素, 光合色素, 盐度

## Effects of nitrogen regulation on photosystem II chlorophyll fluorescence characteristics of functional leaves in sugar beet (*Beta vulgaris*) under salt environment

YIN Hai-Long<sup>1,2,3\*</sup> and TIAN Chang-Yan<sup>1,3\*\*</sup>

<sup>1</sup>Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Ürümqi 830011, China; <sup>2</sup>University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; and <sup>3</sup>State Key Laboratory of Oasis Ecology and Desert Environment, Ürümqi 830011, China

### Abstract

**Aims** Our objective was to determine the effects of nitrogen regulation on photosystem II (PSII) chlorophyll fluorescence of functional leaves in sugar beet (*Beta vulgaris*) under salt environment.

**Methods** Using potted sugar beet plants, different salt environments were produced with NaCl; nitrogen was produced with NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>.

**Important findings** Maximal PSII quantum yield ( $F_v/F_m$ ), and latent PSII quantum yield ( $F_v/F_o$ ), effective PSII quantum yield ( $Y(II)$ ), quantum yield of non-regulated energy dissipation ( $Y(NO)$ ), electron transport rate ( $ETR$ ) and coefficient of photochemical quenching ( $q_p$ ) were increased by nitrogen application under mild, moderate and high salt environments, and these parameters increased with increased nitrogen application. The results of rapid light-response curves of chlorophyll fluorescence parameters showed that quantum yield of regulated energy dissipation ( $Y(NPQ)$ ),  $ETR$  and coefficient of nonphotochemical quenching ( $NPQ$ ) increased with the increase of light intensity under every treatment. By contrast,  $Y(II)$ ,  $Y(NO)$  and  $q_p$  decreased with increased light intensity. Openness of PSII reaction centers of functional leaves in sugar beet were also improved in range of effective intensity (0–1 000  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) by nitrogen application, and PSII was adjusted to dissipate excess photon energy to protect the PSII reaction centers. Application of nitrogen could also increase the content of chlorophyll, carotenoid and ratio of chlorophyll a to chlorophyll b, and the content of chlorophyll and carotenoid were increased with the increase of nitrogen application under every salt environment. These results indicated that PSII activity and light-use efficiency could be improved by nitrogen application, and then the adaptability of sugar beet to salt environment was strengthened.

**Key words** *Beta vulgaris*, chlorophyll fluorescence, nitrogen, photosynthetic pigments, salinity

收稿日期 Received: 2012-11-08 接受日期 Accepted: 2012-12-10

\* E-mail: yinhailong10@gucas.ac.cn

\*\* 通讯作者 Author for correspondence (E-mail: tianchy@ms.xjb.ac.cn)

当前,全世界已有盐碱地 $1 \times 10^9 \text{ hm}^2$ , 约占陆地总面积的1/3, 其中盐渍耕地 $6.6 \times 10^6 \text{ hm}^2$ , 还有 $2.0 \times 10^7 \text{ hm}^2$ 盐渍荒地有待开垦利用(张永福等, 2005; 薛延丰和刘兆普, 2008)。土壤盐渍化已成为制约农业生产, 导致土壤荒漠化及生态环境恶化的一个全球性问题, 而且是人类面临的一大世界性难题, 并且呈逐年增加趋势。开发利用盐碱地已成为我国农业生产中一个迫切需要解决的问题。

盐渍化土壤主要通过渗透胁迫和离子毒害危害植物生长(Rabhi *et al.*, 2010; Chen & Murata, 2011), 同时盐渍土壤上由于植被覆盖差, 土壤有机质含量低, 氮(N)供应缺乏(Loveland & Ungar, 1983), 在盐碱地区, N是影响植物生长的主要因素, N的缺乏可能是盐碱地区植物生长的主要限制因子(Smart & Barko, 1980; Rozema *et al.*, 1983; Govin & Zedler, 1988; Rake & Ungar, 1989)。研究表明, N不足时, 增施N肥能明显地提高植物叶片的光合能力(越鹏等, 2010; 徐俊增等, 2012), 光系统II (PSII)是植物光合系统中对环境最为敏感的部分(Rapacz, 2007), 盐分能够抑制PSII的活性(Gong *et al.*, 2008)。近年来, 研究多集中于N或盐分单一因素对植物PSII的影响, 而关于盐环境下施N对植物PSII荧光特性方面的研究较少。王磊等(2012)研究表明, 盐胁迫下施N可以提高PSII最大光化学效率( $F_v/F_m$ )、PSII潜在活性( $F_v/F_o$ )等叶绿素荧光参数值, 缓解盐胁迫对菊芋(*Helianthus tuberosus*)幼苗光合机构造成的破坏, 提高菊芋PSII的稳定性和功能性。Siddiqu等(2010)发现施N促进了盐胁迫下芸苔属(*Brassica*)植物叶绿素含量, 提高了其光合能力。

甜菜(*Beta vulgaris*)是双子叶藜科植物, 具有重要的经济价值, 而且也是抗盐能力较强的栽培作物(陈业婷等, 2010), 被认为是北方盐碱地开发利用时重要的轮作作物。目前对于不同盐度环境下施N对甜菜功能叶光合特性的研究尚未见报道。本文以甜菜为试验材料, 以NaCl为盐分模拟不同盐度环境, 研究施N对盐环境下生长甜菜功能叶PSII荧光特性的影响, 为盐碱地区甜菜的种植栽培及盐碱地的开发利用提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验材料

试验与2012年4–10月在中国科学院阜康荒漠

生态站进行, 供试甜菜品种为‘KWS2409’ (新疆康地种业提供), 沙土采自沙漠腹地。

### 1.2 试验方法

#### 1.2.1 试验设计

试验设2个因子: N以硝酸铵( $\text{NH}_4\text{NO}_3$ , 含N为35%)形式加入, 盐以NaCl形式加入。N (以每kg沙子所含纯N计)根据前期预试验结果设5个水平, 即 $\text{N}_0$  (不施N)、 $\text{N}_1$  (施N  $0.3 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ )、 $\text{N}_2$  (施N  $0.6 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ )、 $\text{N}_3$  (施N  $1.2 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ )、 $\text{N}_4$  (施N  $2.4 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ )。盐度(以每kg沙子所含NaCl计)根据乔木等(2008)编著的《新疆灌区土壤盐渍化及改良治理模式》设3个水平, 即轻度盐 $\text{S}_1$  (含NaCl  $2.5 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ )、中度盐 $\text{S}_2$  (含NaCl  $5.0 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ )、重度盐 $\text{S}_3$  (含NaCl  $7.5 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ )。总共 $5 \times 3$ 个处理, 每处理重复4次。

#### 1.2.2 试验方法

采用砂培试验方法, 培栽盆为塑料盆(试盆规格: 高26.8 cm, 口内径25.0 cm, 底内径19.5 cm), 底部有6个小孔可保证通气性, 每盆装风干沙12 kg。试验过程中除N营养外, 其他养分由缺N的Hoagland营养液及Aron微量元素配方供应。

#### 1.2.3 试验过程

选择大小一致、饱满的甜菜种子播种于装有细沙的塑料盆中, 每盆播5粒种子, 在人工温室中培养至高7 cm左右时定苗至1株。待长至高10 cm左右时(播种后40天)正式进行处理。处理时盐与N按试验设计分5次随水施入盆中, 于2012年8月26日在甜菜块根增长期选取第15片功能叶进行叶绿素荧光参数及光合色素含量的测定。

### 1.3 指标测定和分析

#### 1.3.1 叶绿素荧光参数的测定

测定时选择晴好天气, 在9:00–11:00进行。利用便携式叶绿素荧光仪(PAM-2500, Walz, Germany)测定荧光动力学曲线。并从荧光动力学曲线中解析出以下荧光参数:  $F_v/F_m$ 、 $F_v/F_o$ 、PSII的实际光合量子产量( $Y(\text{II})$ )、非调节性能量耗散的量子产量( $Y(\text{NO})$ )、调节性能量耗散的量子产量( $Y(\text{NPQ})$ )、非光化学淬灭系数( $\text{NPQ}$ )、光化学淬灭系数( $q_p$ )、表观光合电子传递速率( $\text{ETR}$ ),  $\text{ETR} = \Delta F/F_m' \times \text{PFD} \times 0.5 \times 0.84$ , 其中系数0.5是表示一个电子传递需要吸收2个量子, 系数0.84表示在入射的光量子中被吸收的占84%,  $\text{PFD}$ 是光子通量密度。

### 1.3.2 光合色素含量的测定

叶绿素含量的测定参照郝建军等(2007)的方法, 类胡萝卜素的测定参照邹琦(2005)的方法。称取新鲜的甜菜幼苗叶片0.1 g剪碎, 置于盛有10 mL丙酮:乙醇(V:V = 1:1)提取液的试管中, 加塞置于黑暗处, 于室温(10–30 °C)下浸提12–24 h, 待叶片完全变白后, 测定663 nm、645 nm、470 nm处的光密度(OD值), 按下式计算光合色素的含量:

$$C_a = 12.71OD_{663} - 2.59OD_{645}$$

$$C_b = 22.88OD_{645} - 4.67OD_{663}$$

$$C_T = C_a + C_b$$

$$C_{x-c} = (1000OD_{470} - 3.27C_a - 104C_b)/229$$

单位鲜重叶片光合色素含量(mg·g<sup>-1</sup>) = 色素的浓度(C) × 提取液体积/样品鲜重

式中, C<sub>a</sub>、C<sub>b</sub>、C<sub>T</sub>、C<sub>x-c</sub>分别表示叶绿素a、叶绿素b、总叶绿素、类胡萝卜素的浓度。

### 1.4 数据处理

试验中所获得每处理4个重复的数据均采用SPSS 16.0统计软件进行方差分析和显著性检验(Duncan法, *p* < 0.05), 图形均采用Origin 8.5绘制。

## 2 结果和分析

### 2.1 不同施N水平对盐环境下甜菜叶片F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>与F<sub>v</sub>/F<sub>o</sub>的影响

3个盐度环境下施N均能提高甜菜叶片F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>及增强F<sub>v</sub>/F<sub>o</sub> (图1)。在轻度盐(S<sub>1</sub>)盐环境下, F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>与

F<sub>v</sub>/F<sub>o</sub>都随施N量的增加而增大, 当施N量达到N<sub>4</sub> (2.4 g·kg<sup>-1</sup>)水平时, 二者的值都达到最大, 此时与N<sub>0</sub> (不施N)相比, F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>与F<sub>v</sub>/F<sub>o</sub>分别比不施N时增加了6.57%与31.90%; 中度盐(S<sub>2</sub>)与重度盐(S<sub>3</sub>)盐环境下, N<sub>0</sub>–N<sub>3</sub> (1.2 g·kg<sup>-1</sup>)范围内, F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>与F<sub>v</sub>/F<sub>o</sub>随着施N量的增加而增大, 两个盐度环境下二者的值最高分别可以比不施N时增加7.81%、12.65%与39.60%、63.00%, 当施N量超过N<sub>3</sub> (1.2 g·kg<sup>-1</sup>)时, F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>与F<sub>v</sub>/F<sub>o</sub>均开始下降。

### 2.2 不同施N水平对盐环境下甜菜叶片Y(II)、Y(NPQ)、Y(NO)光响应曲线的影响

轻度盐(S<sub>1</sub>)、中度盐(S<sub>2</sub>)及重度盐(S<sub>3</sub>) 3个盐度环境下, 各施N水平均能增加Y(II), 而且Y(II)随着光强的增加呈现出迅速降低趋势, 当光强大于1 000 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>时, 下降程度趋于平缓(图2)。具体看来, 轻度与中度盐环境下, 在低光强(0–100 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>)范围内, 各施N水平对Y(II)的增加不明显, 但当光强大于100 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>时, 各施N处理显著地促进了Y(II)的增加, 轻度与中度盐环境下Y(II)分别表现为N<sub>0</sub> < N<sub>1</sub> ≈ N<sub>2</sub> < N<sub>3</sub> < N<sub>4</sub>与N<sub>0</sub> < N<sub>1</sub> < N<sub>2</sub> < N<sub>4</sub> < N<sub>3</sub> (图2); 重度盐环境下, 在低光强(0–50 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>)范围内, 各施N水平对Y(II)的增加不明显, 但当光强大于50 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>时, 各施N处理极显著地促进了Y(II)的增加, 表现为N<sub>0</sub> < N<sub>1</sub> < N<sub>2</sub> ≈ N<sub>4</sub> < N<sub>3</sub>。

与Y(II)相反, 3个盐度环境下各施N水平均降低了Y(NPQ), 并且在0–1 000 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>的光强范围

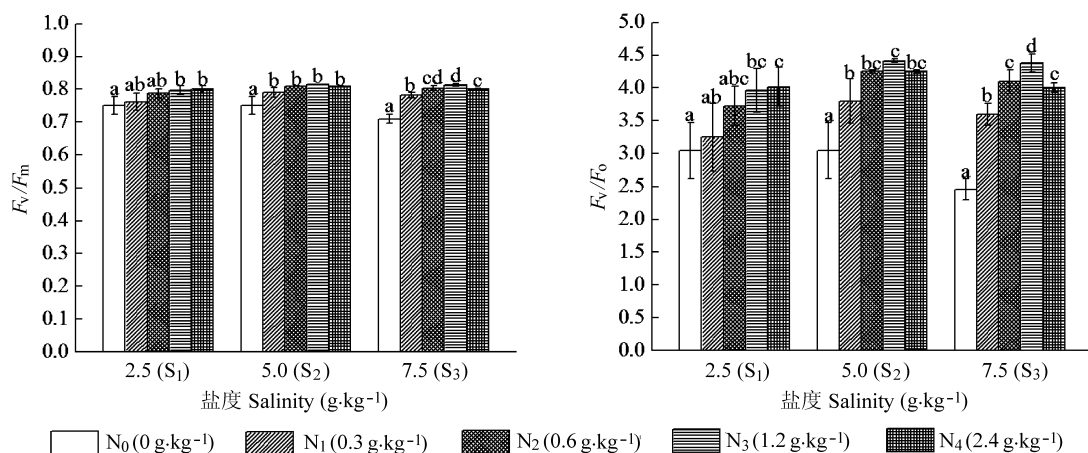


图1 不同氮素水平对盐环境下甜菜叶片PSII最大光化学效率(F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>)与PSII潜在活性(F<sub>v</sub>/F<sub>o</sub>)的影响(平均值±标准偏差)。不同小写字母表示差异显著(*p* < 0.05)。

Fig. 1 Effects of different nitrogen levels on PSII maximum photochemical efficiency (F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>) and PSII potential activity (F<sub>v</sub>/F<sub>o</sub>) of sugar beet leaves under salt environment (mean ± SD). Different small letters mean significant difference (*p* < 0.05).

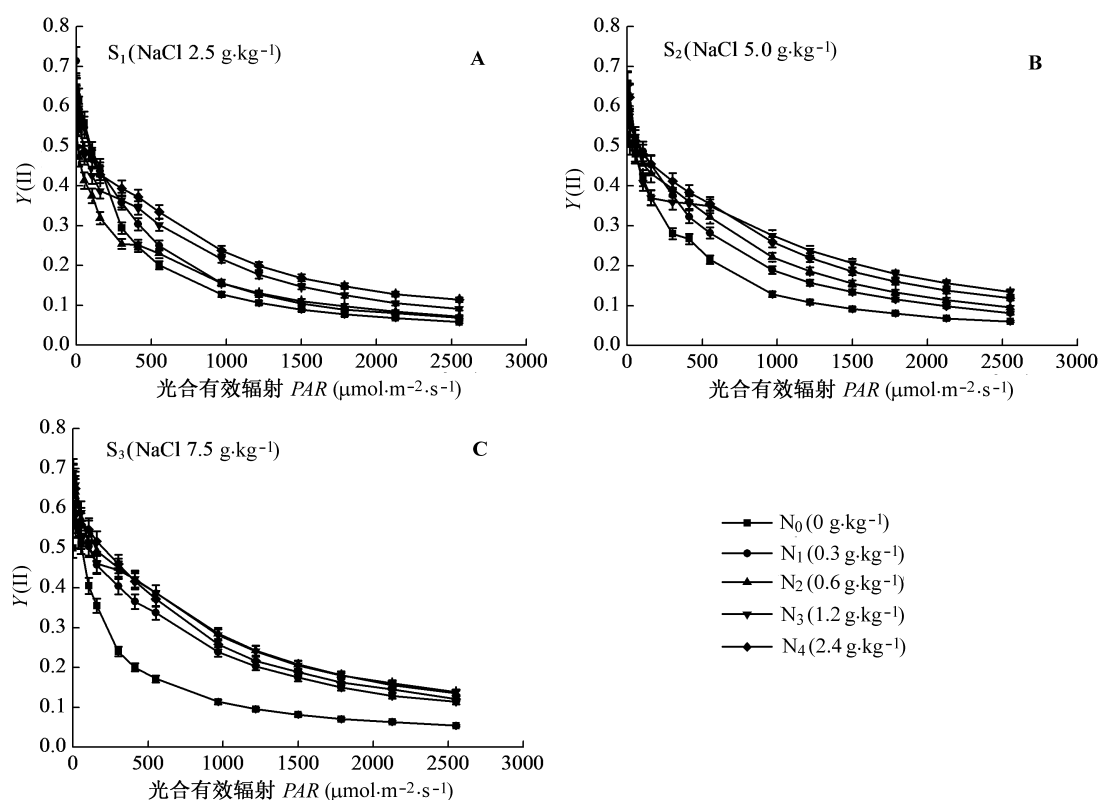


图2 不同氮素水平对盐环境下甜菜叶片PSII实际光合量子产量(Y(II))的影响(平均值±标准偏差)。

Fig. 2 Effects of different nitrogen levels on effective PSII quantum yield (Y(II)) of sugar beet leaves under salt environment (mean  $\pm$  SD). PAR, photosynthetically active radiation.

内,  $Y(NPQ)$ 随光强的增加迅速下降, 当光强超过  $1\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时,  $Y(NPQ)$ 下降速率趋于缓慢(图2); 在  $0\text{--}500\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的光强范围内, 各盐度环境下施N均显著增加了 $Y(NO)$ , 而且 $Y(NO)$ 随光强的增加快速下降, 而当光强超过  $500\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 施N对 $Y(NO)$ 的增加效果不显著, 并随光强的增加表现出平缓趋势(图3)。

### 2.3 不同施N水平下对盐环境下甜菜叶片 $ETR$ 、 $NPQ$ 、 $q_p$ 光响应曲线的影响

3个盐度环境下, 在低光强( $0\text{--}150\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )范围内, 施N对 $ETR$ 的增加不明显, 与不施N相比, 无显著性差异, 但当光强大于  $150\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 各施N水平均显著地促进了 $ETR$ 的增加, 并且这种效果在重度盐环境下更为明显, 在整个光强范围, 各处理下 $ETR$ 随光强的增加都呈现出先迅速升高后趋于平缓的趋势(图5)。不施N时, 当光强达到  $500\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 各盐度环境下 $ETR$ 随着光强的增加逐渐趋于平缓, 施N后, 在轻度盐环境下, 除低N

( $N_1$ 、 $N_2$ )外, 当光强达到  $1\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 各施N水平下 $ETR$ 随光强的增加趋于平缓, 并且随着施N量的增加 $ETR$ 表现为,  $N_0 < N_1 < N_2 < N_3 < N_4$  (图5A); 中度与重度盐环境下, 各施N水平处理下 $ETR$ 均在光强达到  $1\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 随着光强的增加趋于平缓, 并且随着施N量的增加 $ETR$ 分别表现为,  $N_0 < N_1 < N_2 < N_4 < N_3$ 与 $N_0 < N_1 < N_4 < N_2 \approx N_3$  (图5B、5C)。

$S_1$ 、 $S_2$ 及 $S_3$  3个盐度环境下, 施N均降低了 $NPQ$ , 这种效果在中度与重度盐环境下表现得更加明显, 随着光强的增加各处理下 $NPQ$ 快速升高, 而且不施N情况下 $NPQ$ 升高趋势大于施N处理, 而当光强超过  $1000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时,  $NPQ$ 表现出平缓的趋势(图6); 与 $NPQ$ 不同, 各盐度环境下, 施N增大了 $q_p$ , 且中度与重度盐环境下效果尤为显著, 在  $0\text{--}500\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的光强范围内, 不施N处理下,  $q_p$ 随光强的增加近似直线下降, 而施N处理下呈现出先直线下降后迅速升高的趋势, 当光强大于  $500$

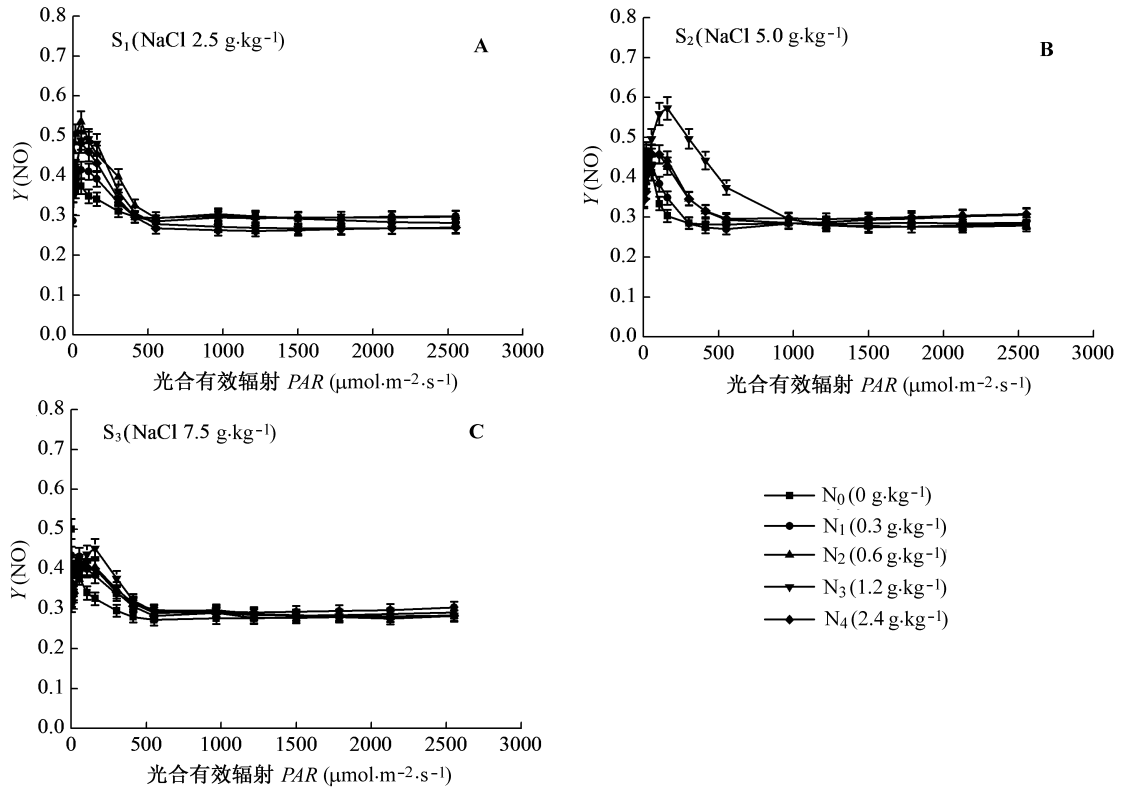


图3 不同氮素水平对盐环境下甜菜叶片非调节性能量耗散量子产量( $Y(NO)$ )的影响(平均值±标准偏差)。

Fig. 3 Effects of different nitrogen levels on quantum yield of non-regulated energy dissipation ( $Y(NO)$ ) of sugar beet leaves under salt environment (mean  $\pm$  SD). PAR, photosynthetically active radiation.

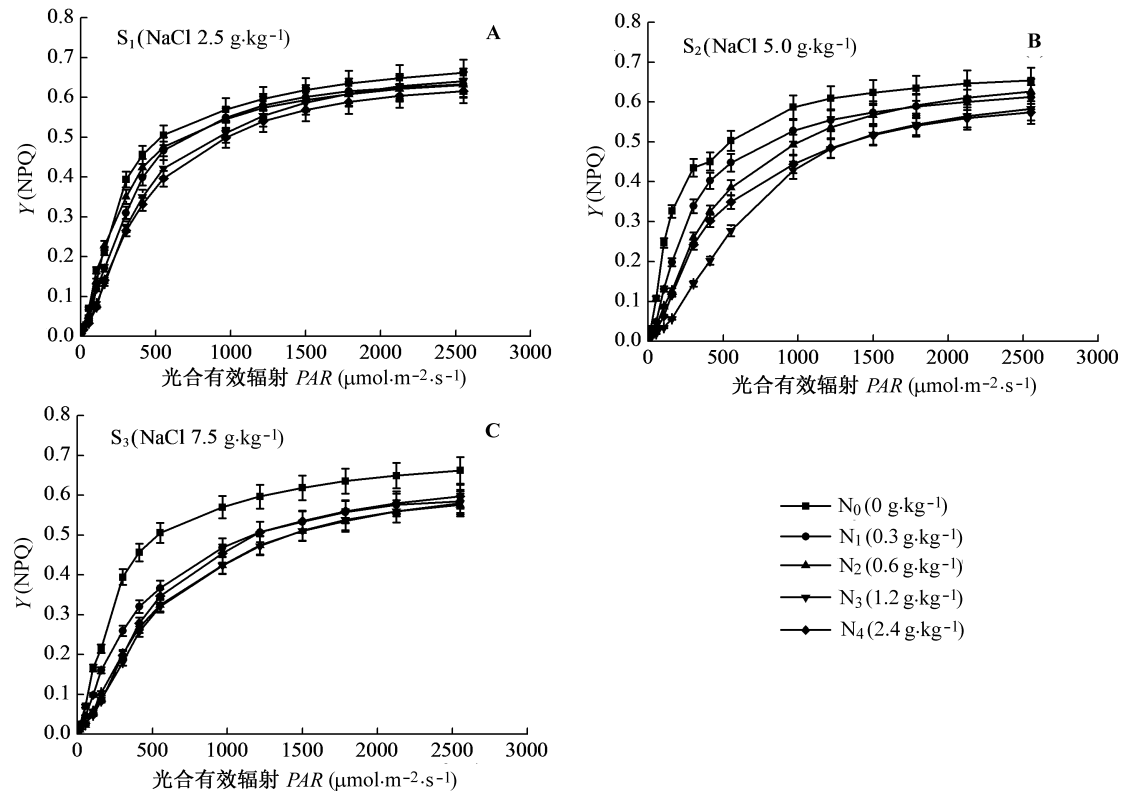


图4 不同氮素水平对盐环境下甜菜叶片调节性能量耗散量子产量( $Y(NPQ)$ )的影响(平均值±标准偏差)。

Fig. 4 Effects of different nitrogen levels on quantum yield of regulated energy dissipation ( $Y(NPQ)$ ) of sugar beet leaves under salt environment (mean  $\pm$  SD). PAR, photosynthetically active radiation.

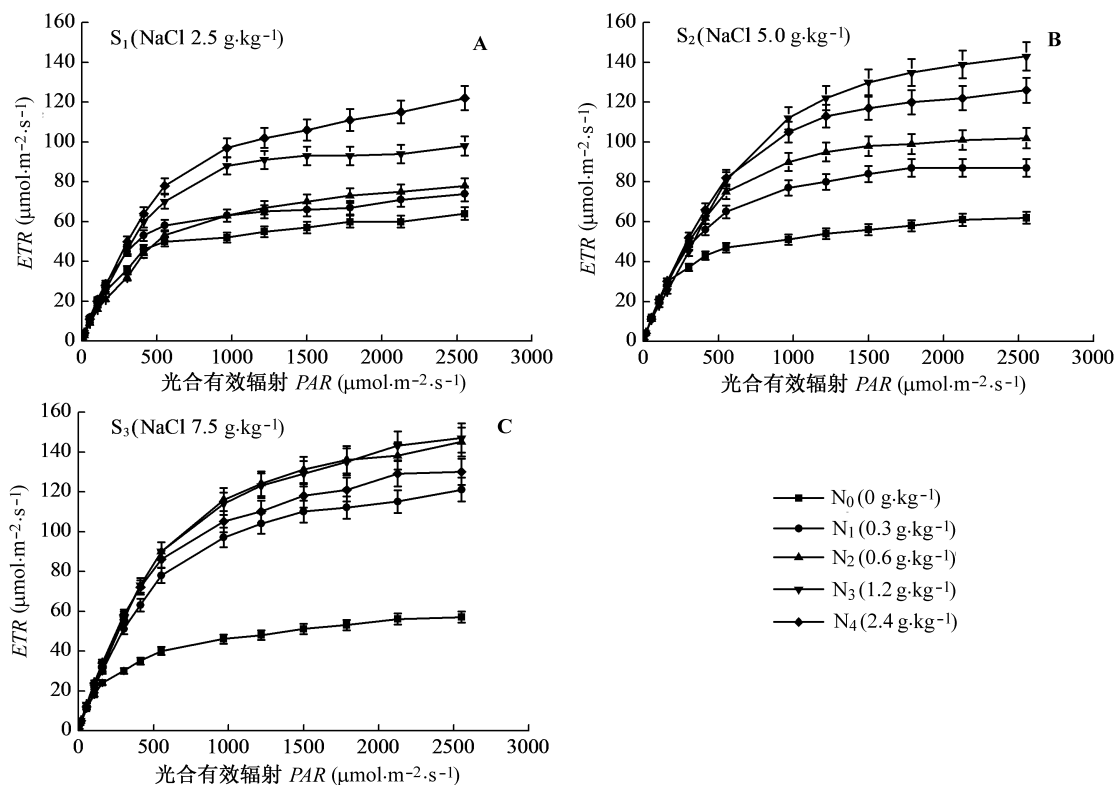


图5 不同氮素水平对盐环境下甜菜叶片表观光合电子传递速率( $ETR$ )的影响(平均值 $\pm$ 标准偏差)。

**Fig. 5** Effects of different nitrogen levels on electron transport rate ( $ETR$ ) of sugar beet leaves under salt environment (mean  $\pm$   $SD$ ).  $PAR$ , photosynthetically active radiation.

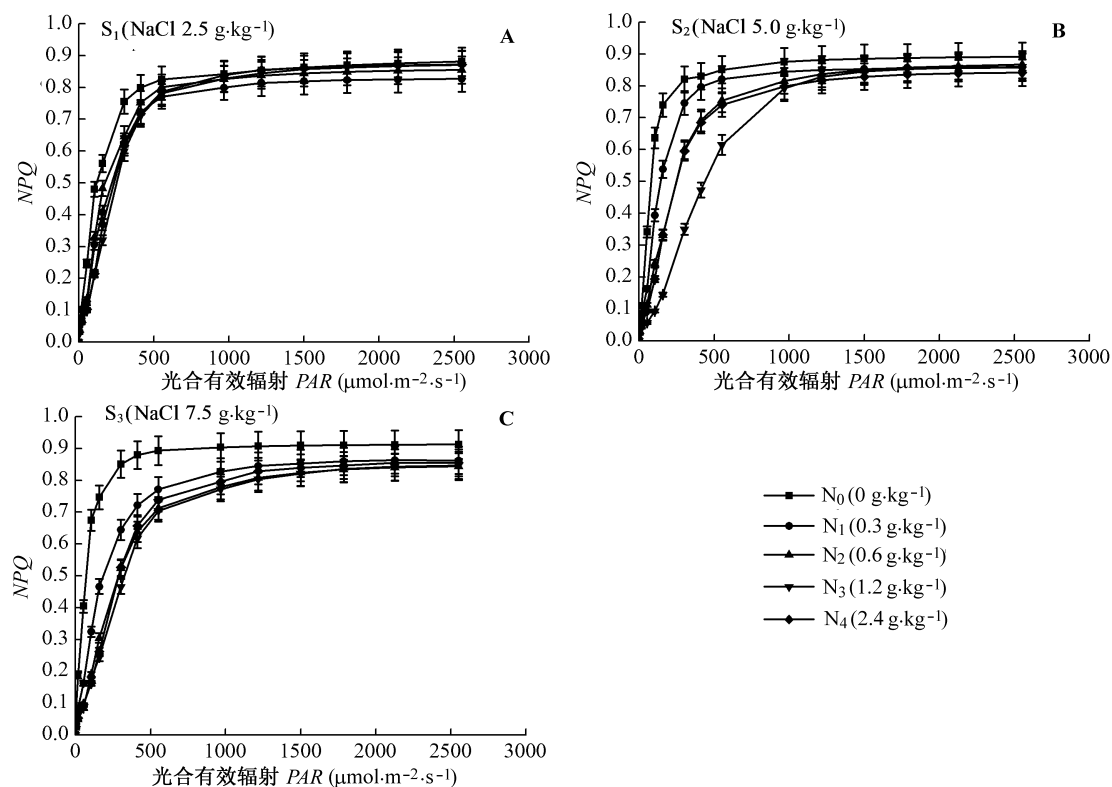


图6 不同氮素水平对盐环境下甜菜叶片非光化学淬灭系数( $NPQ$ )的影响(平均值 $\pm$ 标准偏差)。

**Fig. 6** Effects of different nitrogen levels on coefficient of nonphotochemical quenching ( $NPQ$ ) of sugar beet leaves under salt environment (mean  $\pm$   $SD$ ).  $PAR$ , photosynthetically active radiation.

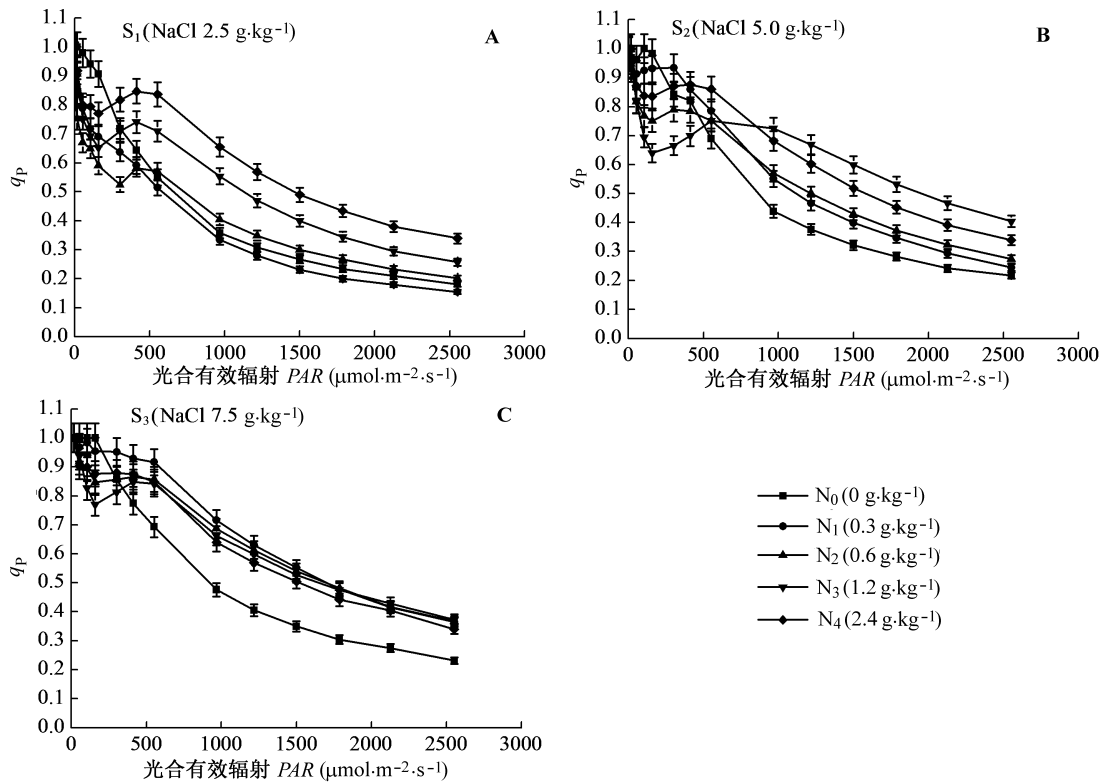


图7 不同氮素水平对盐环境下甜菜叶片光化学淬灭系数( $q_P$ )的影响(平均值±标准偏差)。  
**Fig. 7** Effects of different nitrogen levels on coefficient of photochemical quenching ( $q_P$ ) of sugar beet leaves under salt environment (mean ± SD). PAR, photosynthetically active radiation.

$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 各处理下  $q_P$  随光强的增加缓慢下降 (图7)。

#### 2.4 不同施N水平对盐环境下甜菜叶片光合色素含量的影响

总体来看, 3个盐度环境下, 各施N水平均显著增加了甜菜功能叶叶绿素与类胡萝卜素含量, 并且增大了叶绿素a/叶绿素b值, 且叶绿素与类胡萝卜素含量随施N水平的增加表现出  $N_0 < N_1 < N_2 < N_3 < N_4$ , 同一施N水平下, 随着盐度的增加各光合色素指标表现为  $S_3 > S_2 > S_1$  (表1)。在轻度盐  $S_1$  盐环境下, 各施N处理下叶绿素a、叶绿素b、总叶绿素、类胡萝卜素含量及叶绿素a/叶绿素b值与不施N相比, 最大分别可以达到不施N时的2.20倍、1.68倍、2.07倍、2.10倍及0.19倍; 中度盐  $S_2$  盐环境下, 各光合色素指标与不施N时相比, 分别可以达到不施N时的2.13倍、1.27倍、1.85倍、1.97倍及0.33倍; 重度盐  $S_3$  盐环境下, 各光合色素指标与不施N时相比, 分别可以达到不施N时的2.09倍、1.63倍、1.85倍、1.71

倍及0.19倍。

### 3 讨论

叶绿素荧光被视为是研究植物光合作用与环境胁迫之间关系的内在探针。 $F_v/F_o$ 和 $F_v/F_m$ 分别代表PSII的潜在活性和暗适应下PSII的最大光化学效率(原初光能转换效率), 非胁迫条件下该参数值变化极小, 不受物种和生长条件的影响, 而胁迫条件下明显下降(张守仁, 1999), 其中 $F_v/F_m$ 能反映植物对光能的利用效率, 是反映植物在胁迫条件下光合作用受抑制程度的理想指标(郝兴宇等, 2011), 正常生长环境下一般在0.80–0.85之间。本试验中, 轻度、中度与重度3个盐环境下, 不施N时甜菜功能叶 $F_v/F_m$ 维持在0.70–0.76之间, 叶片PSII在一定程度上受到了破坏, 施N后该值显著增大, 可以保持在0.80左右, 且在一定施N范围内( $N_1$ – $N_3$ ),  $F_v/F_m$ 随施N量的增加略有增大, 这说明在盐环境下施N可以缓解盐胁迫对PSII的伤害, 使PSII活性恢复正常。这

表1 不同氮素水平对盐环境下甜菜叶片光合色素含量的影响(平均值±标准偏差)

Table 1 Effects of different nitrogen levels on photosynthetic pigments contents of sugar beet leaves under salt environment (mean ± SD)

处理 Treatment		叶绿素a含量 Chl a content (mg·g <sup>-1</sup> )	叶绿素b含量 Chl b content (mg·g <sup>-1</sup> )	叶绿素含量 Chl content (mg·g <sup>-1</sup> )	类胡萝卜素含量 Car Content (mg·g <sup>-1</sup> )	叶绿素a/ 叶绿素b Chl a/ Chl b
盐度 Salinity (g·kg <sup>-1</sup> )	氮素 Nitrogen (g·kg <sup>-1</sup> )					
2.5 (S <sub>1</sub> )	0 (N <sub>0</sub> )	0.494 ± 0.066 <sup>a</sup>	0.185 ± 0.032 <sup>a</sup>	0.678 ± 0.097 <sup>a</sup>	0.104 ± 0.015 <sup>a</sup>	2.688 ± 0.168 <sup>ab</sup>
	0.3 (N <sub>1</sub> )	0.857 ± 0.139 <sup>b</sup>	0.255 ± 0.032 <sup>a</sup>	1.112 ± 0.171 <sup>b</sup>	0.184 ± 0.040 <sup>b</sup>	3.349 ± 0.169 <sup>d</sup>
	0.6 (N <sub>2</sub> )	1.299 ± 0.171 <sup>c</sup>	0.396 ± 0.044 <sup>b</sup>	1.695 ± 0.216 <sup>c</sup>	0.264 ± 0.047 <sup>cd</sup>	3.273 ± 0.080 <sup>cd</sup>
	1.2 (N <sub>3</sub> )	1.578 ± 0.164 <sup>d</sup>	0.480 ± 0.069 <sup>c</sup>	2.058 ± 0.233 <sup>d</sup>	0.303 ± 0.008 <sup>de</sup>	3.298 ± 0.134 <sup>cd</sup>
	2.4 (N <sub>4</sub> )	1.582 ± 0.068 <sup>d</sup>	0.496 ± 0.024 <sup>c</sup>	2.079 ± 0.092 <sup>d</sup>	0.322 ± 0.033 <sup>e</sup>	3.189 ± 0.022 <sup>bcd</sup>
5.0 (S <sub>2</sub> )	0 (N <sub>0</sub> )	0.558 ± 0.144 <sup>a</sup>	0.242 ± 0.088 <sup>a</sup>	0.800 ± 0.159 <sup>a</sup>	0.117 ± 0.062 <sup>a</sup>	2.509 ± 0.952 <sup>a</sup>
	0.3 (N <sub>1</sub> )	1.245 ± 0.074 <sup>c</sup>	0.392 ± 0.008 <sup>b</sup>	1.637 ± 0.082 <sup>c</sup>	0.239 ± 0.013 <sup>c</sup>	3.178 ± 0.123 <sup>bcd</sup>
	0.6 (N <sub>2</sub> )	1.670 ± 0.221 <sup>d</sup>	0.518 ± 0.073 <sup>c</sup>	2.189 ± 0.295 <sup>d</sup>	0.321 ± 0.040 <sup>e</sup>	3.225 ± 0.033 <sup>cd</sup>
	1.2 (N <sub>3</sub> )	1.744 ± 0.109 <sup>d</sup>	0.522 ± 0.041 <sup>c</sup>	2.266 ± 0.150 <sup>d</sup>	0.334 ± 0.031 <sup>e</sup>	3.342 ± 0.055 <sup>d</sup>
	2.4 (N <sub>4</sub> )	1.728 ± 0.164 <sup>d</sup>	0.549 ± 0.050 <sup>c</sup>	2.278 ± 0.213 <sup>d</sup>	0.348 ± 0.018 <sup>e</sup>	3.147 ± 0.078 <sup>bcd</sup>
7.5 (S <sub>3</sub> )	0 (N <sub>0</sub> )	0.589 ± 0.060 <sup>a</sup>	0.211 ± 0.020 <sup>a</sup>	0.800 ± 0.079 <sup>a</sup>	0.133 ± 0.011 <sup>ab</sup>	2.792 ± 0.102 <sup>abc</sup>
	0.3 (N <sub>1</sub> )	1.593 ± 0.157 <sup>d</sup>	0.509 ± 0.055 <sup>c</sup>	2.101 ± 0.211 <sup>d</sup>	0.334 ± 0.043 <sup>e</sup>	3.134 ± 0.084 <sup>bcd</sup>
	0.6 (N <sub>2</sub> )	1.731 ± 0.059 <sup>d</sup>	0.524 ± 0.035 <sup>c</sup>	2.255 ± 0.085 <sup>d</sup>	0.349 ± 0.025 <sup>e</sup>	3.312 ± 0.176 <sup>cd</sup>
	1.2 (N <sub>3</sub> )	1.741 ± 0.032 <sup>d</sup>	0.535 ± 0.028 <sup>c</sup>	2.276 ± 0.057 <sup>d</sup>	0.361 ± 0.02 <sup>e</sup>	3.256 ± 0.087 <sup>cd</sup>
	2.4 (N <sub>4</sub> )	1.818 ± 0.109 <sup>d</sup>	0.554 ± 0.028 <sup>c</sup>	2.373 ± 0.137 <sup>d</sup>	0.361 ± 0.025 <sup>e</sup>	3.279 ± 0.032 <sup>cd</sup>

同列不同小写字母表示差异显著( $p < 0.05$ )。

Car, carotenoid; Chl, Chlorophyll. Different small letters in the same column mean significant difference ( $p < 0.05$ ).

可能由于施N促进了盐环境下生长甜菜叶片叶绿素合成(表1), 提高了类囊体膜的垛叠成度, 从而使PSII的受损伤程度减小到最小, 使叶绿体维持较高的光能吸收、传递和转换效率(王磊等, 2012)。

PSII反应中心吸收的光量子主要通过光化学途径转化为能量 $Y(II)$ 、PSII调节性能量耗散 $Y(NPQ)$ 及非调节性能量耗散 $Y(NO)$  3条途径消耗掉, 且 $Y(II) + Y(NPQ) + Y(NO) = 1$  (Genty *et al.*, 1989)。在本实验中, 3个盐度环境下各施N水平均能增加 $Y(II)$ , 并且在一定的施N范围内(0.3–1.2 g·kg<sup>-1</sup>),  $Y(II)$ 随施N量的增加而增大; 与之相反, 施N降低了 $Y(NPQ)$ , 并且在高光强( $PAR > 100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )下这种效果更加明显, 0–500  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的光强范围内, 各盐度环境下施N均显著增加了 $Y(NO)$ 。说明施N能够提高生长在盐环境下甜菜功能叶PSII活性, 并且在高光强下调节PSII耗散掉过剩的光能以避免对其反应中心造成伤害。这可能由于盐胁迫下施N促进了甜菜叶片中脯氨酸(Pro)、甜菜碱(GB)等有机渗透调节物质的合成, 从而保持类囊体膜与细胞质膜的结构完整性与功能稳定性, 使PSII蛋白复合体发挥正常功能(Rhodes & Hanson, 1993; Saneoka *et al.*, 1995)。

$q_p$ 反映的是PSII天线色素吸收的光能用于光化

学电子传递的份额, 反映了PSII反应中心的开放程度;  $NPQ$ 反映的是PSII天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的光能部分, 是PSII的一种自我保护机制(钱永强等, 2011)。本实验中, 各盐度环境下施N增大了 $q_p$ , 不施N处理下,  $q_p$ 随光强的增加近似直线下降, 而施N处理下呈现出先直线下降后迅速升高的趋势, 当光强大于500  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 各处理下 $q_p$ 随光强的增加缓慢下降, 同时 $NPQ$ 随光强的增加先快速增大后趋于平缓, 当光强小于1 000  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 施N在一定程度上减小了 $NPQ$ , 随后各处理间无明显差异; 各盐度环境下, 施N也增加了 $ETR$ , 并且在适宜的施N范围内(0.3–1.2 g·kg<sup>-1</sup>),  $ETR$ 随施N量的增加而增大。这说明, 在有效的光强范围内(0–1 000  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )施N提高了甜菜功能叶PSII反应中心的开放程度, 并提高了其光能利用率。

叶片光合色素含量是反映植物光合能力的一个重要指标, 其中叶绿素含量与植物的光合作用密切相关, 直接影响光合速率与光合产物的形成, 叶绿素a有利于吸收长波光, 叶绿素b有利于吸收短波光, 类胡萝卜素既是光合色素, 又是内源抗氧化剂, 除在光合作用中具有一定的功能外, 在细胞内还可



吸收剩余光能, 淬灭活性氧, 从而防止膜脂过氧化。N是叶片光合色素合成的重要元素(赵峥等, 2005)。本实验中, 各盐度环境下施N增加了甜菜功能叶叶绿素与类胡萝卜素含量, 并且增大了叶绿素a/叶绿素b值, 且叶绿素与类胡萝卜素含量随施N水平的提高而增加, 这种效果随盐度的增大愈加明显。由此可以看出, 施N可以增加盐环境下生长的甜菜功能叶的光合色素含量, 从而提高光能利用效率, 增强甜菜对盐环境的适应能力, 这与Siddiqui等(2010)的研究结果一致。

综上所述, 施N能够提高盐环境下生长的甜菜功能叶PSII的活性, 增大PSII反应中心的开放程度, 提高其光能利用率, 并且在高光强下调节PSII耗散掉过剩的光能以避免对其反应中心造成伤害, 同时增加光合色素的含量, 从而增强甜菜对盐渍环境的适应性。

**基金项目** 农业部公益性行业科研专项(2009-03001-4)和“十二五”农村领域国家科技计划课题(2012AA101404-6)。

## 参考文献

- Chen THH, Murata N (2011). Glycinebetaine protects plants against abiotic stress: mechanisms and biotechnological applications. *Plant, Cell & Environment*, 34, 1–20.
- Chen YT, Li CF, Zhao LY, Yue P, Wang YY, Teng XY, Wang NB (2010). Screening of salinity tolerance and response of seedling to salt stress in sugar beet (*Beta vulgaris* L.). *Plant Physiology Communications*, 46, 1121–1128. (in Chinese with English abstract) [陈业婷, 李彩凤, 赵丽影, 越鹏, 王园园, 滕祥勇, 王南博 (2010). 甜菜耐盐性筛选及其幼苗对盐胁迫的响应. 植物生理学通讯, 46, 1121–1128.]
- Genty B, Briantais JM, Baker NR (1989). The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA): General Subjects*, 990, 87–92.
- Gong HM, Tang YL, Wang J, Wen XG, Zhang LX, Lu CM (2008). Characterization of photosystem II in salt-stressed cyanobacterial *Spirulina platensis* cells. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA): Bioenergetics*, 1777, 488–495.
- Govin JD, Zedler JB (1988). Nitrogen effects on *Spartina foliosa* and *Salicornia virginica* in the salt marsh at Tijuana estuary, California. *Wetlands*, 8, 51–65.
- Hao JJ, Kang ZL, Yu Y (2007). *Plant Physiology Experiment Technology*. Chemical Industry Press, Beijing. (in Chinese) [郝建军, 康宗利, 于洋 (2007). 植物生理学实验技术. 化学工业出版社, 北京.]
- Hao XY, Han X, Li P, Yang HB, Lin ED (2011). Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on mung bean leaf photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 22, 2776–2780. (in Chinese with English abstract) [郝兴宇, 韩雪, 李萍, 杨宏斌, 林而达 (2011). 大气CO<sub>2</sub>浓度升高对绿豆叶片光合作用及叶绿素荧光参数的影响. 应用生态学报, 22, 2776–2780.]
- Loveland DG, Ungar IA (1983). The effect of nitrogen fertilization on the production of halophytes in an inland salt marsh. *The American Midland Naturalist*, 109, 346–354.
- Qian YQ, Zhou XX, Han L, Sun ZY, Ju GS (2011). Rapid light-response curves of PSII chlorophyll fluorescence parameters in leaves of *Salix leucopithecia* subjected to cadmium stress. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 6134–6142. (in Chinese with English abstract) [钱永强, 周晓星, 韩蕾, 孙振元, 巨关升 (2011). Cd<sup>2+</sup>胁迫对银芽柳PSII叶绿素荧光光响应曲线的影响. 生态学报, 31, 6134–6142.]
- Qiao M, Tian CY, Wang XP (2008). *Soil Salinization and Improved Treatment Pattern in Xinjiang Irrigated Area*. Xinjiang Science and Technology Press, Ürümqi. (in Chinese) [乔木, 田长彦, 王新平 (2008). 新疆灌区土壤盐渍化及改良治理模式. 新疆科学技术出版社, 乌鲁木齐.]
- Rabhi M, Ferchichi S, Jouini J, Hamrouni MH, Koyro HW, Ranieri A, Abdely C, Smaoui A (2010). Phytodesalination of a salt-affected soil with the halophyte *Sesuvium portulacastrum* L. to arrange in advance the requirements for the successful growth of a glycophytic crop. *Biore-source Technology*, 101, 6822–6828.
- Rake DR, Ungar IA (1989). Effects of salinity, nitrogen, and population density on the survival, growth, and reproduction of *Atriplex triangularis* (Chenopodiaceae). *American Journal of Botany*, 76, 1125–1135.
- Rapacz M (2007). Chlorophyll *a* fluorescence transient during freezing and recovery in winter wheat. *Photosynthetica*, 45, 409–418.
- Rhodes D, Hanson AD (1993). Quaternary ammonium and tertiary sulfonium compounds in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 44, 357–384.
- Rozema J, Dueck T, Wesselman H, Bijl F (1983). Nitrogen dependent growth stimulation by salt in strand-line species. *Acta Oecologica Plantarum*, 4, 41–52.
- Saneoka H, Nagasaka C, Hahn DT, Yang WJ, Premachandra GS, Joly RJ, Rhodes D (1995). Salt tolerance of glycinebetaine-deficient and containing maize lines. *Plant Physiology*, 107, 631–638.
- Siddiqui MH, Mohammad F, Khan MN, Al-Whaibi MH, Bahkali AHA (2010). Nitrogen in relation to

- photosynthetic capacity and accumulation of osmoprotectant and nutrients in *Brassica* genotypes grown under salt stress. *Agricultural Sciences in China*, 9, 671–680.
- Smart RM, Barko JW (1980). Nitrogen nutrition and salinity tolerance of *Distichlis spicata* and *Spartina alterniflora*. *Ecology*, 61, 630–638.
- Wang L, Long XH, Hao LX, Liu ZP (2012). Effects of nitrogen form on the photochemical efficiency of PSII and antioxidant characteristics of jerusalem artichoke seedling under salt stress. *Acta Prataculturae Sinica*, 21(1), 133–140. (in Chinese with English abstract) [王磊, 隆小华, 郝连香, 刘兆普 (2012). 氮素形态对盐胁迫下菊芋幼苗PS II 光化学效率及抗氧化特性的影响. 草业学报, 21(1), 133–140.]
- Xu JZ, Peng SZ, Wei Z, Hou HJ (2012). Characteristics of rice leaf photosynthetic light response curve with different water and nitrogen regulation. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 28(2), 72–76. (in Chinese with English abstract) [徐俊增, 彭世彰, 魏征, 侯会静 (2012). 不同供氮水平及水分调控条件下水稻光合作用光响应特征. 农业工程学报, 28(2), 72–76.]
- Xue YF, Liu ZP (2008). Effects of NaCl and Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> stresses on photosynthesis and parameters of chlorophyll fluorescence in *Helianthus tuberosus* seedlings. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 161–167. (in Chinese with English abstract) [薛延丰, 刘兆普 (2008). 不同浓度NaCl和Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>处理对菊芋幼苗光合及叶绿素荧光的影响. 植物生态学报, 32, 161–167.]
- Yue P, Li CF, Chen YT, Zhao LY, Wang YY, Teng XY, Wang NB (2010). Effect of nitrogen level on photosynthetic characteristics in functional leave of sugar beet (*Beta Vulgaris* L.). *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 24, 1080–1085. (in Chinese with English abstract) [越鹏, 李彩凤, 陈业婷, 赵丽影, 王园园, 滕祥勇, 王南博 (2010). 氮素水平对甜菜功能叶片光合特性的影响. 核农学报, 24, 1080–1085.]
- Zhang SR (1999). A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance. *Chinese Bulletin of Botany*, 16, 444–448. (in Chinese with English abstract) [张守仁 (1999). 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论. 植物学通报, 16, 444–448.]
- Zhang YF, Lin HM, Yang ZH, He FY, Liu HJ (2005). Study on the effects of land cover on salt content and moisture content in saline or alkaline soil during thawing. *Arid Zone Research*, 22, 17–23. (in Chinese with English abstract) [张永福, 蔺海明, 杨自辉, 贺访印, 刘虎俊 (2005). 解冻期覆盖盐渍土地表对土壤盐分和水分的影 响. 干旱区研究, 22, 17–23.]
- Zhao Z, Gong S, Duan CL, Yang SC, Ding JL, Xiao FH (2005). Effects of different N, P and K levels on growth and photosynthetic pigment contents of *Erigeron breviscapus*. *Journal of Yunnan Agricultural University*, 20, 676–679, 689. (in Chinese with English abstract) [赵 峥, 龚苏, 段承俐, 杨生超, 丁金玲, 萧凤回 (2005). 氮、磷、钾对灯盏花生长发育及光合色素含量的影响. 云南农业大学学报, 20, 676–679, 689.]
- Zou Q (2005). *Plant Physiology Experiment Guidance*. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [邹琦 (2005). 植物生理学实验指导. 中国农业出版社, 北京.]

责任编辑: 周广胜 责任编辑: 李 敏