

引文格式: 马金昭, 许文静, 邵鹏帅, 等. 氮磷添加对黄河三角洲盐地碱蓬光合特性和抗氧化系统的影响[J]. 云南农业大学学报(自然科学), 2023, 38(3): 485–493. DOI: [10.12101/j.issn.1004-390X\(n\).202209020](https://doi.org/10.12101/j.issn.1004-390X(n).202209020)

氮磷添加对黄河三角洲盐地碱蓬光合特性和抗氧化系统的影响*

马金昭¹, 许文静^{1,2}, 邵鹏帅¹, 赵盈涵¹, 董凯凯¹, 张冬杰¹, 杨红军¹, 孙景宽^{1**}

(1. 滨州学院, 山东省黄河三角洲生态环境重点实验室, 山东 滨州 256603;

2. 山东农业大学 林学院, 泰山森林生态系统国家定位观测研究站, 山东 泰安 271018)

摘要:【目的】研究氮磷添加对黄河三角洲盐地碱蓬光合特性和抗氧化系统的影响。【方法】以盐地碱蓬为研究对象, 通过野外控制试验进行裂区设计, 以氮添加为主区 (0、5、15 和 45 g/m²)、磷添加为副区 (0 和 1 g/m²) 设置 8 个处理, 探究其对盐地碱蓬生长、光合特性和抗氧化系统的影响。【结果】氮添加可显著增加盐地碱蓬的生物量和株高, 且与磷添加有显著的交互作用, 其中氮添加量为 45 g/m² 且配施磷处理的株高和生物量最高。添加磷时, 氮添加量为 45 g/m² 处理的叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量较其他氮处理分别显著增加 84.0%~408.4%、99.0%~499.6% 和 71.9%~269.9%; 氮添加可显著提高叶片的净光合速率, 且氮与磷在叶绿素含量、蒸腾速率和叶片水分利用效率上存在显著的交互作用。无论是否添加磷, 氮添加量为 45 g/m² 的处理可显著提高叶片的过氧化物酶活性, 且氮与磷对超氧化物歧化酶和过氧化物酶活性存在显著的交互作用。【结论】氮磷添加可有效提高盐地碱蓬的叶绿素含量、光合作用和抗氧化酶活性以适应盐碱生境, 进而促进其生长发育。

关键词: 氮磷添加; 盐地碱蓬; 生物量; 光合特性; 抗氧化酶

中图分类号: S143.41

文献标志码: A

文章编号: 1004-390X (2023) 03-0485-09

Effects of Nitrogen and Phosphorus Addition on Photosynthetic Characteristics and Antioxidant System of *Suaeda salsa* in the Yellow River Delta

MA Jinzhao¹, XU Wenjing^{1,2}, SHAO Pengshuai¹, ZHAO Yinghan¹, DONG Kaikai¹,
ZHANG Dongjie¹, YANG Hongjun¹, SUN Jingkuan¹

(1. Shandong Key Laboratory of Eco-Environmental Science for the Yellow River Delta, Binzhou University, Binzhou 256603, China; 2. College of Forestry, Shandong Agricultural University, Taishan Forest Ecosystem Research Station, Taian 271018, China)

Abstract: [Purpose] To study the effect of nitrogen (N) and phosphorus (P) addition on photosynthetic characteristics and antioxidant system of *Suaeda salsa* in the Yellow River Delta. [Methods] A field experiment with N addition (0, 5, 15, 45 g/m², respectively) as the main plot, and P addition (0

收稿日期: 2022-09-14

修回日期: 2023-04-30

网络首发日期: 2023-07-06

*基金项目: 国家自然科学基金项目 (42171059, 41871089); 山东省自然科学基金项目 (ZR2020MD005); 滨州学院博士基金项目 (2019Y10)。

作者简介: 马金昭 (1989—), 男, 山东淄博人, 博士, 讲师, 主要从事生态恢复研究。

E-mail: mjz167448612@163.com

**通信作者 Corresponding author: 孙景宽 (1980—), 男, 山东菏泽人, 博士, 教授, 主要从事生态恢复研究。E-mail: sunjingkuan@126.com

网络首发地址: <https://kns.cnki.net/kcms2/detail/53.1044.S.20230705.1543.003.html>



and 1 g/m², respectively) as the subplot, was carried out with a split-plot design to investigate the effects on the growth, photosynthetic characteristics, and antioxidant system of *S. salsa*. [Results] N addition significantly increased the biomass and plant height of *S. salsa*, and had a significant interaction with P addition. The highest biomass and plant height were found in the treatment with 45 g/m² of N application combined with P. When the P was added, the content of chlorophyll a, chlorophyll b, and carotenoids in the treatment with 45 g/m² of N addition were significantly increased by 84.0%-408.4%, 99.0%-499.6%, and 71.9%-269.9%, respectively, compared to other N treatments. N addition significantly increased the net photosynthetic rate of *S. salsa* leaves, and there was a significant interaction between N and P in chlorophyll content, transpiration rate and leaf water use efficiency. The treatment with or without P addition at the 45 g/m² of N addition significantly increased the peroxidase activity of leaves, and there was a significant interaction between the N and P addition on superoxide dismutase and peroxidase activities. [Conclusion] N and P addition can effectively increase the chlorophyll content, photosynthesis and antioxidant enzyme activities of *S. salsa*, to adapt to the saline habitat and promote its growth.

Keywords: nitrogen and phosphorus addition; *Suaeda salsa*; biomass; photosynthetic characteristics; antioxidant enzyme

黄河三角洲是由黄河携带的大量泥沙在入海口处不断堆积形成的缓冲带,是中国暖温带最完整的湿地生态系统,兼具河、海、陆等生态系统特性^[1]。然而在其长期的成陆过程中,因复杂的人为和自然因素影响导致土壤盐渍化加重,严重抑制了植物根系对水分和养分的吸收^[2],改变植物细胞膜功能,影响细胞中多种酶的活性和蛋白质构型,造成离子毒害,最终造成滨海湿地植被退化,生态系统遭到破坏^[3-4]。近年来,由于化肥的大量施用、生活和生产污水排放以及水土流失等人类活动的影响,黄河口的营养盐入海通量始终保持在较高水平且有波动增加的趋势,这不仅影响到河口近岸水体的营养水平,还将对潮滩土壤的营养状况产生重要影响^[5-6]。

氮和磷是植物生长发育和生理代谢的主要营养元素,影响着生态系统的结构与功能^[7-8]。氮作为植物生命活动必需的大量营养元素,是蛋白质、核酸、叶绿素和次生代谢产物的重要组分,是植物光合作用的关键性限制因子^[9-10]。磷是参与植物生长、繁殖及细胞间能量传递的重要元素,影响着核酸代谢以及叶绿素等光合蛋白的合成^[11-13]。盐胁迫下,氮素可有效减少植物对 Na⁺和 Cl⁻的吸收与积累,提高地上部分 K⁺含量^[14]。研究发现:单独添加氮和磷时,达乌里胡枝子叶片的净光合速率、水分利用效率和气孔限制值均显著增加^[9];同时添加氮磷可有效增加车桑子叶片的叶绿素含

量,进而增加其净光合速率和 PS II 活性^[12];盐胁迫下,适量氮素可优化芥菜中乙烯的产生,从而调节脯氨酸含量,促进其光合作用和生长发育^[15]。氮和磷是河口湿地的重要限制性养分元素,其在生态系统中的养分供应状况直接影响着植物的形态特征与生理性状^[16-17],且氮磷之间存在着复杂的耦合关系^[18],这对于缓解植物在生存环境中的养分限制与盐分胁迫尤为关键^[7,19]。

黄河三角洲的天然植被组成简单,多以耐盐植物为主,其中盐地碱蓬 (*Suaeda salsa*) 具有极强的耐盐性,作为高盐土壤生长的先锋植物对生态系统的正常演替和生物多样性具有重要作用^[20-21]。目前关于盐地碱蓬的研究多集中于其在盐碱胁迫下的种子萌发^[22]、生态化学计量^[23]以及生理生态与基因表达^[24-26]等方面,关于其在氮磷添加下的光合特性和抗氧化系统研究较少,氮磷营养对盐地碱蓬生长发育的影响机制尚不清晰。因此,本研究以盐地碱蓬为对象,通过分析其在不同氮磷添加量下的光合生理参数与抗氧化酶活性变化,明确盐地碱蓬光合生理和抗逆系统对氮磷添加的响应特征,以为黄河三角洲的植被恢复和生态改良提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验地位于山东省东营市河口区仙河镇黄河

三角洲区域(N38°1'18", E118°44'2"),该区域属于暖温带大陆性季风气候,年均温度12.5℃,年均蒸发量1900 mm,年均降水量660 mm,降水多集中于6—8月。土壤类型为滨海盐土,其基本理化性状为:pH 7.83,电导率5.38 ms/cm,有机质含量16.2 g/kg,全氮含量0.32 g/kg,全磷含量0.64 g/kg,全钾含量11.2 g/kg,全盐含量7.82 g/kg。主要植被为芦苇和盐地碱蓬等。

1.2 试验设计

试验于2021年5—10月进行。选取地势相对一致、地上植被分布均匀的盐地碱蓬群落作为样地,以分析纯尿素(含N 46%)为氮源、磷酸二氢钾(含P₂O₅ 52%)为磷源^[13],采用裂区设计,主区为4个氮处理(N₀、N₅、N₁₅和N₄₅分别为0、5、15和45 g/m²),副区为2个磷处理(P₀和P₁分别为0和1 g/m²),共设置8个处理:N₀P₀、N₅P₀、N₁₅P₀、N₄₅P₀、N₀P₁、N₅P₁、N₁₅P₁和N₄₅P₁。每个处理3个重复,共计24个小区,每小区样地面积为2 m×2 m,采用随机区组设计。为避免交叉影响,小区间设置宽2 m的缓冲带,并采用围栏隔断防止被破坏。于2021年5—8月中上旬,按照各处理小区所需氮磷量分别将氮磷源溶于4 L去离子水后均匀喷施于样地表面,对照(N₀P₀)处理喷洒等量的去离子水,每次喷施间隔约1个月,共喷施4次。各小区的常规管理措施保持一致。

1.3 样品采集与测定

于2021年8月中下旬盐地碱蓬的生长旺盛期对每个样方进行样品采集与数据测定。在每个样方内随机选取5株盐地碱蓬,采用钢卷尺测定株高;采用游标卡尺在植株根茎处测定茎粗;采用便携式叶面积仪(YMJ-B,杭州硕联)测定叶面积;将植株完整取样,去除泥土后测定其鲜质量;带回实验室放入烘箱105℃杀青30 min,以60℃烘干至恒质量,测定其干质量。

盐地碱蓬中上部健康、成熟功能叶片的光合参数(净光合速率 P_n 、气孔导度 G_s 、胞间CO₂浓度 C_i 、蒸腾速率 T_r 和实际大气CO₂浓度比值 C_a)采用便携式光合仪Li-6400XT(LI-Cor, Lincoln, NE, USA)在设定光照强度1000 μmol/(m²·s)、叶室内温度25℃下测定,并计算气孔限制值(L_s)和水分利用效率(WUE),计算公式为: $L_s=1-C_i/C_a$; $WUE=P_n/T_r$ ^[8,11]。

采集各小区盐地碱蓬相同部位的健康功能叶片带回实验室进行鲜样测定。采用95%乙醇和80%丙酮的混合液(体积比为1:1)浸提24 h,运用分光光度法分别在663、646和470 nm处测定叶片叶绿素含量^[27];超氧化物歧化酶(SOD)活性采用氮蓝四唑NBT法测定;过氧化物酶(POD)活性采用愈创木酚法测定;过氧化氢酶(CAT)活性采用过氧化氢法测定;丙二醛(MDA)含量采用硫代巴比妥酸法测定;可溶性蛋白含量采用葱酮比色法测定^[27]。

1.4 数据统计与分析

试验数据采用Excel 2010处理;采用SAS 8.2软件进行双因素差异显著性分析和ANOVA方差分析;采用Pearson法进行相关性分析;采用R语言4.1.0软件进行主成分分析;采用SigmaPlot 12.0制图。

2 结果与分析

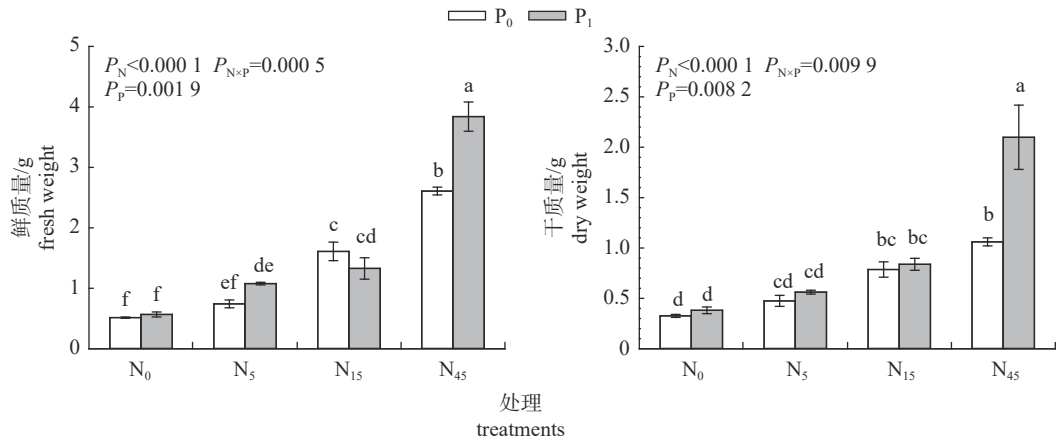
2.1 不同处理对盐地碱蓬植株生长特征的影响

由图1可知:不同氮磷处理对盐地碱蓬单株鲜质量和干质量的影响显著,且氮磷添加具有显著的交互作用。N₄₅P₁处理下盐地碱蓬的单株鲜质量和干质量均最高,较其他处理分别显著增加47.2%~645.6%和97.9%~543.9%;当氮添加量为0~15 g/m²时,是否添加磷对盐地碱蓬的单株鲜质量和干质量均无显著影响。此外,N₄₅P₀处理的鲜质量较N₁₅P₀、N₅P₀和N₀P₀处理分别显著增加62.0%、251.1%和406.6%。

由图2可知:不同氮磷处理对盐地碱蓬的株高、茎粗和叶面积有显著影响,且氮磷交互作用对株高有显著影响。N₄₅P₁处理的株高分别较N₄₅P₀、N₀P₁、N₅P₁和N₁₅P₁处理显著增加30.3%、277.2%、77.5%和57.5%;当氮添加量为15~45 g/m²时,与P₀处理相比,P₁处理可显著增加盐地碱蓬的株高。当添加磷时,N₁₅和N₄₅处理的茎粗较N₀和N₅处理显著增加,N₄₅处理的叶面积较N₀、N₅和N₁₅显著增加25.5%~116.1%。在相同氮添加量下,是否添加磷对盐地碱蓬的茎粗和叶面积均无显著影响。

2.2 不同处理对盐地碱蓬叶片光合色素含量的影响

由表1可知:不同氮磷处理对叶绿素a、叶绿素b和类胡萝卜素含量有极显著影响,且对叶绿素a和叶绿素b含量存在显著的交互作用。与



注: N₀~N₄₅. 氮添加量分别为 0、5、15 和 45 g/m²; P₀~P₁. 磷添加量分别为 0 和 1 g/m²; N. 添加氮素, P. 添加磷素, N×P. 氮素和磷素配施; 不同小写字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$); 下同。
Note: N₀~N₄₅. nitrogen application is 0, 5, 15, and 45 g/m², respectively; P₀~P₁. phosphorus application is 0 and 1 g/m², respectively; N. application of nitrogen, P. application of phosphorus, N×P. combined application of nitrogen and phosphorus; different lowercase letters indicate significant differences among treatments ($P<0.05$); the same as below.

图 1 不同处理下盐地碱蓬的单株鲜质量与干质量

Fig. 1 Fresh and dry weight of per plant of *Suaeda salsa* under different treatments

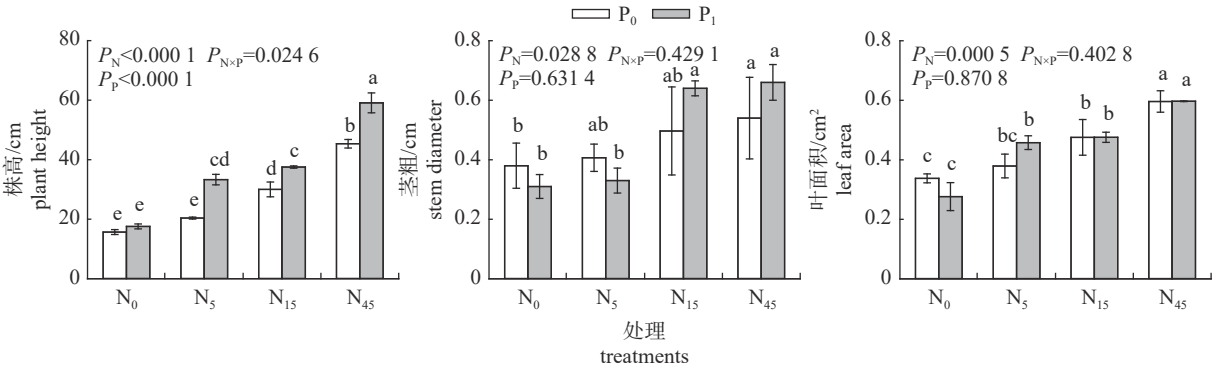


图 2 不同处理下盐地碱蓬的株高、茎粗和叶面积

Fig. 2 Plant height, stem diameter, and leaf area of *S. salsa* under different treatments

表 1 不同处理下盐地碱蓬叶片的光合色素含量

Tab. 1 Photosynthetic pigment content of *Suaeda salsa* leaves under different treatments

处理 treatments	叶绿素a chlorophyll a	叶绿素b chlorophyll b	类胡萝卜素 carotenoids	叶绿素a+b chlorophyll a+b
N ₀ P ₀	3.313±0.976 d	1.206±0.306 c	0.791±0.146 d	4.519±1.281 c
N ₅ P ₀	3.890±0.572 d	1.337±0.146 c	0.959±0.133 d	5.227±0.719 c
N ₁₅ P ₀	5.426±0.746 cd	1.957±0.318 bc	1.291±0.143 cd	7.383±1.064 bc
N ₄₅ P ₀	11.054±0.600 b	4.512±0.359 a	2.409±0.128 b	15.566±0.946 a
N ₀ P ₁	2.787±0.641 d	0.921±0.214 c	0.831±0.115 d	3.708±0.855 c
N ₅ P ₁	5.742±0.754 cd	1.959±0.303 bc	1.285±0.133 cd	7.702±1.057 bc
N ₁₅ P ₁	7.702±0.802 c	2.775±0.281 b	1.788±0.195 c	10.478±1.082 b
N ₄₅ P ₁	14.168±1.818 a	5.522±0.685 a	3.074±0.381 a	19.690±2.503 a
N	**	**	**	**
P	**	**	**	**
N×P	*	*	NS	*

注: N₀~N₄₅. 氮添加量分别为0、5、15和45 g/m²; P₀~P₁. 磷添加量分别为0和1 g/m²; N. 添加氮素, P. 添加磷素, N×P. 氮素和磷素配施; 同列不同小写字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$); **, $P\leq 0.01$, *, $P\leq 0.05$, NS. 差异不显著; 下同。
Note: N₀~N₄₅. nitrogen application is 0, 5, 15, and 45 g/m², respectively; P₀~P₁. phosphorus application is 0 and 1 g/m², respectively; N. application of nitrogen, P. application of phosphorus, N×P. combined application of nitrogen and phosphorus; different lowercase letters in a same column indicate significant differences among treatments ($P<0.05$); NS. not significantly; the same as below.

N_{15} 、 N_5 和 N_0 处理相比, 未添加磷时, N_{45} 处理的叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量分别显著增加 103.7%~233.7%、130.6%~274.1% 和 86.6%~204.6%; 磷添加量为 1 g/m^2 时, N_{45} 处理的叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量分别显著增加 84.0%~408.4%、99.0%~499.6% 和 71.9%~269.9%。氮添加量为 $0\sim 15 \text{ g/m}^2$ 时, 是否添加磷对叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量均无显著影响; 氮添加量为 45 g/m^2 时, 添加磷可显著增加叶片

的叶绿素 a 和类胡萝卜素含量。

2.3 不同处理对盐地碱蓬叶片光合特性的影响

由图 3 可知: 不同氮处理对盐地碱蓬叶片的净光合速率 (P_n) 有极显著影响, 且未与磷处理有显著的交互作用。 $N_{45}P_0$ 处理的 P_n 较 N_0P_0 、 N_5P_0 和 $N_{15}P_0$ 处理显著增加 20.9%~168.4%; $N_{45}P_1$ 处理的 P_n 较 N_0P_1 和 N_5P_1 处理显著增加 58.2%~168.4%; 当氮添加量为 $0\sim 45 \text{ g/m}^2$ 时, 是否添加磷对 P_n 无显著影响。

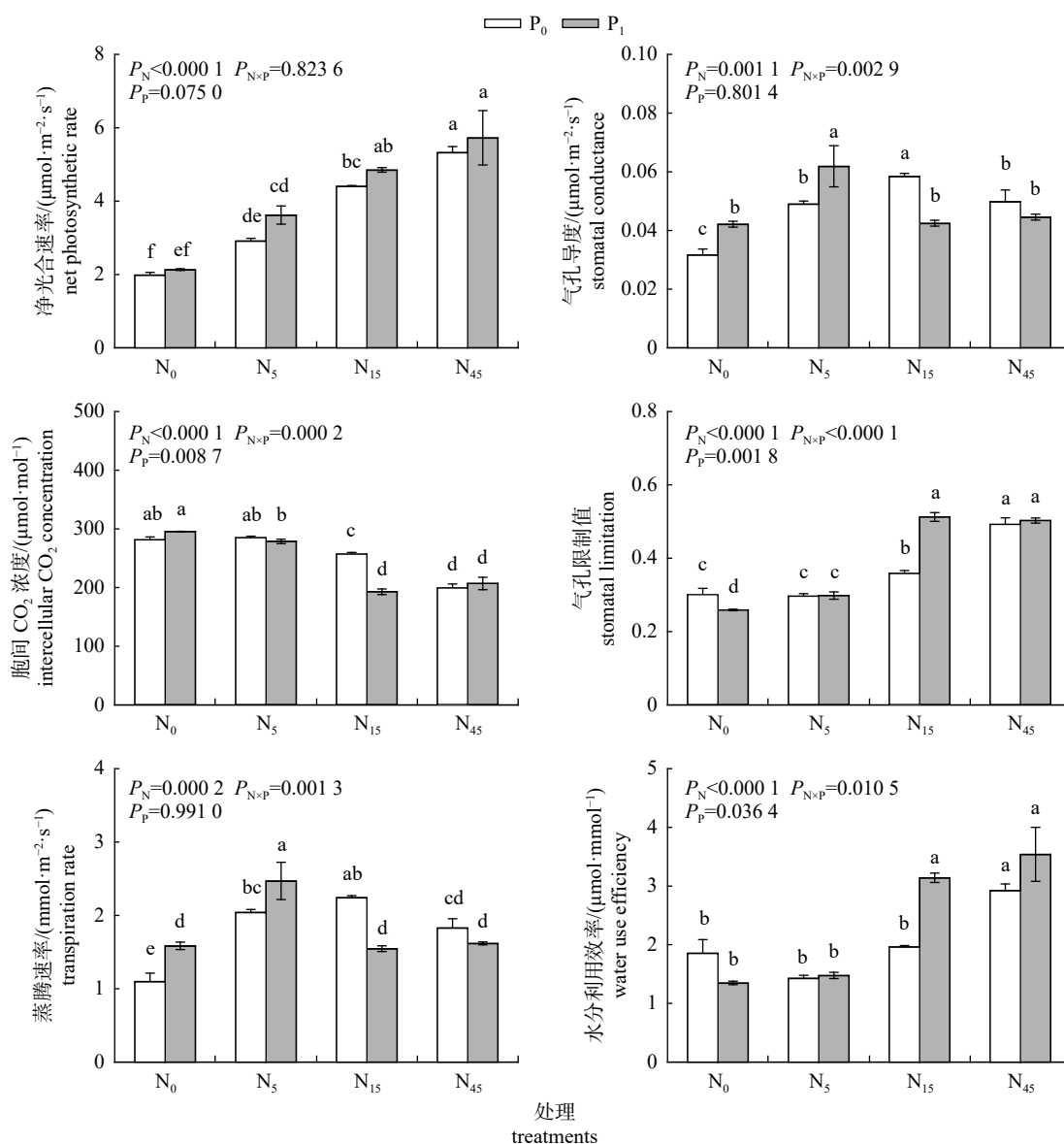


图 3 不同处理下盐地碱蓬叶片的光合特性

Fig. 3 Photosynthetic characteristics of *S. salsa* leaves under different treatments

由图 3 还可知: 不同氮处理对盐地碱蓬叶片的气孔导度 (G_s)、胞间 CO_2 浓度 (C_i) 和气孔限制值 (L_s) 有极显著影响, 不同磷处理对 C_i 和 L_s 的

影响极显著, 且氮磷添加对 G_s 、 C_i 和 L_s 存在显著的交互作用。未添加磷时, N_{15} 处理的 G_s 较其他氮处理显著增加 16.5%~81.3%; 添加磷时, N_5

处理的 G_s 较其他氮处理显著增加 38.8%~46.8%。 $N_{45}P_0$ 处理的 C_i 较 N_0P_0 、 N_5P_0 和 $N_{15}P_0$ 处理分别显著降低 29.2%、30.1% 和 22.5%， $N_{15}P_1$ 和 $N_{45}P_1$ 处理的 C_i 也显著低于 N_0P_1 和 N_5P_1 处理。未添加磷时， N_{45} 处理的 L_s 较其他氮处理显著增加 37.5%~66.3%；添加磷时， N_{15} 和 N_{45} 处理的 L_s 无显著差异。

图 3 显示：不同磷处理对叶片水分利用效率 (WUE) 的影响显著，不同氮处理及与磷的交互作用对盐地碱蓬叶片的蒸腾速率 (T_r) 和 WUE 的影响显著。当氮添加量为 0~5 g/m^2 时，磷添加较未添加处理的 T_r 显著增加 20.9%~44.3%；当氮添加量为 45 g/m^2 时，是否添加磷对 T_r 无显著影响。当未添加磷时， N_{45} 处理的 WUE 较其他氮处理显著增加 37.5%~66.3%；当添加磷时， N_{15} 与 N_{45} 处理的 WUE 无显著差异；除氮添加量为 15 g/m^2

外，其他氮添加量下 P_0 与 P_1 处理的 WUE 均无显著差异。

2.4 不同处理对盐地碱蓬叶片抗氧化酶活性和脂质过氧化的影响

由表 2 可知：不同氮处理对盐地碱蓬叶片的 SOD、POD 和 CAT 活性有极显著影响，且氮磷交互作用对叶片 SOD 和 POD 活性有显著影响。当氮添加量为 0 和 15 g/m^2 时，磷添加处理的叶片 SOD 活性较未添加磷分别显著增加 59.0% 和 20.6%；当氮添加量为 0、5 和 45 g/m^2 时，磷添加处理的 POD 活性较未添加磷分别显著增加 117.6%、67.3% 和 20.6%；当氮添加量为 0~45 g/m^2 时，是否添加磷对 CAT 活性无显著影响。与 N_0P_1 、 N_5P_1 和 $N_{15}P_1$ 处理相比， $N_{45}P_1$ 处理的 SOD、POD 和 CAT 活性分别显著增加 15.7~149.6%、98.5%~260.2% 和 96.4%~294.4%。

表 2 不同处理下叶片抗氧化酶活性以及丙二醛和可溶性蛋白含量

Tab. 2 Antioxidant enzyme activity, MDA, and soluble protein content of leaves under different treatments

处理 treatments	SOD活性/(U·g ⁻¹) SOD activity	POD活性/(U·g ⁻¹ ·min ⁻¹) POD activity	CAT活性/(U·g ⁻¹ ·min ⁻¹) CAT activity	MDA 含量/(μmol·g ⁻¹) MDA content	可溶性蛋白含量/(mg·g ⁻¹) soluble protein content
N_0P_0	21.807±3.678 e	14.962±1.033 g	2.070±0.829 cd	0.980±0.114 a	2.192±0.092 e
N_5P_0	36.670±2.679 d	24.562±0.644 fg	4.136±0.885 ab	0.606±0.086 b	3.901±0.257 bc
$N_{15}P_0$	54.428±5.926 c	71.232±5.703 c	3.576±0.035 bc	0.298±0.053 d	3.203±0.288 cd
$N_{45}P_0$	84.595±5.407 ab	97.286±3.216 b	6.059±0.423 a	0.369±0.075 d	3.860±0.416 bc
N_0P_1	34.663±3.229 d	32.559±4.144 ef	1.489±0.544 d	0.885±0.045 a	2.617±0.245 de
N_5P_1	44.725±1.794 cd	41.091±4.621 e	2.864±0.025 bcd	0.572±0.063 bc	4.542±0.064 b
$N_{15}P_1$	74.779±2.914 b	59.094±0.496 d	2.990±0.111 bcd	0.421±0.043 cd	3.905±0.261 bc
$N_{45}P_1$	86.531±2.409 a	117.280±4.739 a	5.873±0.978 a	0.388±0.013 d	5.522±0.394 a
N	**	**	**	**	**
P	**	**	NS	NS	**
N×P	*	**	NS	NS	NS

由表 2 还可知：不同氮处理对 MDA 和可溶性蛋白含量有极显著影响。 $N_{45}P_1$ 处理的 MDA 含量分别较 N_0P_1 和 N_5P_1 显著降低 56.2% 和 32.2%，但与 $N_{15}P_1$ 和 $N_{45}P_0$ 处理无显著差异；当氮添加量为 0~45 g/m^2 时，是否添加磷对 MDA 含量无显著影响。 $N_{45}P_1$ 处理的可溶性蛋白含量最高，较 N_0P_1 、 N_5P_1 和 $N_{15}P_1$ 分别显著增加 111.0%、21.6% 和 41.4%，较 $N_{45}P_0$ 处理显著增加 43.1%；当氮添加量为 0~15 g/m^2 ，是否添加磷对可溶性蛋白含量无显著影响。

2.5 盐地碱蓬光合特性与抗氧化系统的关系

由表 3 可知：盐地碱蓬的鲜质量和株高以及

叶片的气孔限制值和水分利用效率与抗氧化系统呈极显著的相关关系 ($P<0.01$)。盐地碱蓬叶片的叶绿素含量和净光合速率与抗氧化酶 (SOD、POD、CAT) 活性和可溶性蛋白含量呈极显著正相关、与 MDA 含量呈极显著负相关 ($P<0.01$)；气孔导度和蒸腾速率仅与 MDA 含量呈显著或极显著负相关 ($P<0.05$ 或 $P<0.01$)；胞间 CO_2 浓度与抗氧化酶活性呈极显著负相关 ($P<0.01$)、与 MDA 含量呈极显著正相关 ($P<0.01$)、与可溶性蛋白含量显著负相关 ($P<0.05$)。

主成分分析发现前两个主成分解释了数据变异性的 85.33%，能够较好地反映这 12 个指标的

表 3 盐地碱蓬生长特性、光合特性与抗氧化酶的相关性分析

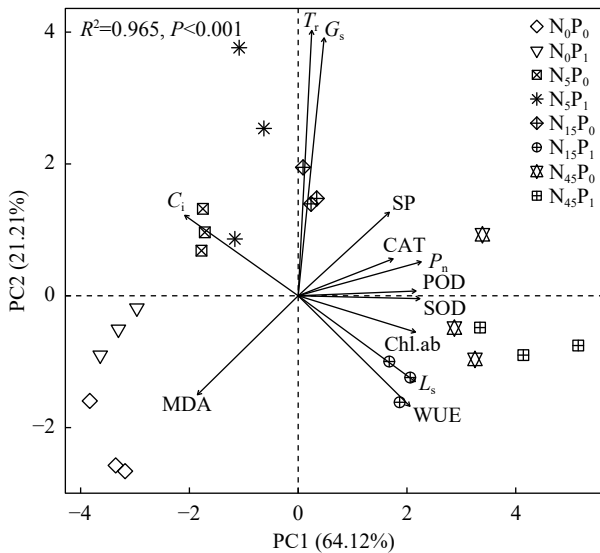
Tab. 3 Correlation analysis among growth, photosynthetic characteristics and antioxidant of <i>S. salsa</i>					
指标 index	SOD活性 SOD activity	POD活性 POD activity	CAT活性 CAT activity	MDA含量 MDA content	可溶性蛋白含量 soluble protein content
鲜质量 fresh weight	0.848**	0.945**	0.730**	-0.611**	0.676**
株高 plant height	0.896**	0.916**	0.720**	-0.682**	0.766**
茎粗 stem diameter	0.554**	0.585**	0.378	-0.589**	0.438*
总叶绿素含量 total chlorophyll content	0.831**	0.891**	0.702**	-0.615**	0.665**
净光合速率 net photosynthetic rate	0.921**	0.870**	0.672**	-0.820**	0.702**
气孔导度 stomatal conductance	0.208	0.231	0.236	-0.522**	0.386
胞间CO ₂ 浓度 intercellular CO ₂ concentration	-0.879**	-0.792**	-0.562**	0.648**	-0.456*
蒸腾速率 transpiration rate	0.095	0.105	0.199	-0.447*	0.358
气孔限制值 stomatal limitation	0.890**	0.807**	0.581**	-0.654**	0.510**
水分利用效率 water use efficiency	0.825**	0.765**	0.521**	-0.544**	0.530**

注：“*”和“**”分别表示在0.05和0.01水平上显著相关。
Note: “*” and “**” were significantly correlated at the levels of 0.05 and 0.01, respectively.

表达信息。从主因子载荷向量(图 4)中发现:第 1 主成了解释了 64.12%, 主要包括以叶绿素含量、净光合速率、气孔限制值以及 SOD 和 POD 活性为代表的因子;第 2 主成了解释了 21.21%, 其中起作用的正向负载因子主要为气孔导度和蒸腾速率。延第 1 主成分方向, N₄₅P₀、N₄₅P₁、N₁₅P₀ 和 N₁₅P₁ 处理的光合特性及抗氧化系统与 N₀P₀、N₀P₁ 组有明显分离;延第 2 主成分方向 N₅P₀、N₅P₁ 和与 N₀P₀、N₀P₁ 组有明显分离。

3 讨论

植物的生长发育与光合作用密切相关, 光合作用是植物获取光能、合成有机物质、提高养分含量和促进器官发育的关键生物过程^[28-29]。叶片净光合速率作为反映植物光合作用的直接指标, 在本研究中随着氮素添加量的增加而显著提高, 这与王雪梅等^[12]的研究相似;然而在本研究中, 添加磷素并未显著影响净光合速率。植物叶片的光合色素含量也是植物光合作用的关键因素, 密切反映了植物的光合能力^[29-30]。在本研究中, 氮添加显著提高了叶片的叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量, 且随着氮素添加量的增加而提高, 磷也可显著提高植物的光合色素含量, 且与氮素的交互作用可显著影响叶绿素 a 和叶绿素 b 的含量。盐地碱蓬叶片光合作用显著提高的主



注: T_r. 蒸腾速率; G_s. 气孔导度; P_n. 净光合速率; C_i. 胞间 CO₂ 浓度; L_s. 气孔限制值; SP. 可溶性蛋白含量; Chl.ab. 叶绿素 a+b 含量; WUE. 水分利用效率; MDA. 丙二醛含量; SOD. 超氧化物歧化酶活性; POD. 过氧化物酶活性; CAT. 过氧化氢酶活性。
Note: T_r. transpiration rate; G_s. stomatal conductance; P_n. net photosynthetic rate; C_i. intercellular carbon dioxide concentration; L_s. stomatal limit value; SP. soluble protein content; Chl.ab. chlorophyll a+b content; WUE. water use efficiency; MDA. malondialdehyde content; SOD. superoxide dismutase activity; POD. peroxidase activity; CAT. catalase activity.

图 4 盐地碱蓬叶片光合特性与抗氧化系统的主成分分析
Fig. 4 Principal component analysis of photosynthetic characteristics and antioxidant system of *S. salsa* leaves

要原因是氮素的添加提高了叶片 Rubisco 酶及其他参与光合作用的酶活性, 促进了叶绿素合成^[12, 31],

并且与添加的磷素发生耦合作用,共同促进了盐地碱蓬的光合作用。

氮磷营养的合理添加在影响光合作用的同时还能调节植物叶片的蒸腾速率,进而影响水分利用效率^[9]。生长在盐渍化区域的植物通常具有细胞小、细胞壁厚和气孔导度小等特点,以减少水分流失,增施氮肥可以有效增大细胞尺寸,使细胞壁变薄,进而提高气孔导度^[32],通过增加细胞间隙的 CO₂ 供应来提高作物的光合能力。在本研究中,氮添加显著影响叶片的气孔导度与胞间 CO₂ 浓度,且与磷添加具有显著的交互作用。5 g/m² 氮添加量处理的蒸腾速率显著高于其他氮处理,而磷添加对其有显著影响。45 g/m² 氮添加量处理的水分利用效率显著高于 0 和 5 g/m² 处理,并与磷添加产生了显著的交互作用,促进了水分利用效率的提高,表明氮磷添加可以有效提高植物的水分吸收与利用能力,有助于其更好地适应不利环境;相关性分析发现:盐地碱蓬的光合特性与抗氧化系统存在显著的相关关系,叶片光合速率和叶绿素含量的提高可有效增加抗氧化酶活性,降低 MDA 含量。

植物受到盐胁迫时,体内急剧增加的活性氧自由基容易对机体造成严重损害,而植物体内会通过增加 SOD、POD 和 CAT 等抗氧化酶的活性来减少这种损害,从而使活性氧的产生与清除处于平衡状态^[24,33]。张雪等^[34]研究发现:氮素缺乏会引起黄瓜幼苗叶片内过氧化氢和超氧阴离子积累,进而造成抗氧化酶活性显著增强。本研究发现:添加氮使得抗氧化酶(SOD、POD、CAT)活性显著提高,且 SOD 与 POD 的活性随着氮素水平的增加而显著增加;磷添加可显著增强 SOD 和 POD 活性,且与氮添加产生显著的交互作用,进而提高盐地碱蓬的抗逆性。MDA 作为细胞膜脂过氧化的产物,其含量是反映膜脂过氧化作用强弱和膜脂损伤程度的重要指标^[33,35]。氮添加显著降低了盐地碱蓬叶片中的 MDA 含量,然而 15 和 45 g/m² 处理间的 MDA 含量无显著差异,这可能与生命活性所需的氮素达到饱和状态有关。在外源氮添加的情况下,盐地碱蓬的可溶性蛋白含量显著增加,并与磷添加有显著的交互作用。在植物的生长发育过程中,氮和磷均是参与蛋白质合成的主要元素,故氮磷添加能有效提高盐地碱蓬抗氧化酶的活性,增强其生存能力。

4 结论

氮添加能显著影响盐地碱蓬的形态特征,且与磷素在生物量与株高上存在显著的交互作用,其中氮添加量为 45 g/m² 且配施磷处理的生物量最高。光合色素含量随着氮素添加量的增加而增加,且与磷素在叶绿素 a 和叶绿素 b 含量上有显著的交互作用。氮添加可显著提高叶片的光合特性,且氮磷添加对叶片 G_s、T_r 和 WUE 有显著的交互作用。氮处理能有效增加叶片抗氧化酶活性和可溶性蛋白含量,降低 MDA 含量,且对于 SOD 和 POD 活性氮磷交互作用显著。可见,氮磷添加可有效增加黄河三角洲盐地碱蓬的光合特性与抗氧化酶活性,促进其生长发育。

[参考文献]

- [1] 李梅,张琳,路峰,等.氮添加对盐胁迫条件下芦苇和盐地碱蓬种子萌发竞争的影响[J].生态科学,2020,39(4): 113. DOI: 10.14108/j.cnki.1008-8873.2020.04.015.
- [2] LIN Q, ISHIKAWA T, AKOH R, et al. Soil salinity reduction by river water irrigation in a reed field: a case study in Shuangtai Estuary Wetland, Northeast China[J]. Ecological Engineering, 2016, 89: 32. DOI: 10.1016/j.ecoleng.2016.01.003.
- [3] 陈琳,张丽文,刘子亭,等.黄河三角洲河滩与潮滩芦苇对盐胁迫的生理生态响应[J].生态学报,2020,40(6): 2090. DOI: 10.5846/stxb201812252799.
- [4] 池源,石洪华,孙景宽,等.近30年来黄河三角洲植被净初级生产力时空特征及主要影响因素[J].生态学报,2018,38(8): 2683. DOI: 10.5846/stxb201705301000.
- [5] 俞琳莹,孙志高,陈冰冰,等.黄河口新生湿地土壤磷赋存形态及其动态变化对外源氮输入的响应[J].生态学报,2020,40(16): 5793. DOI: 10.5846/stxb201904300886.
- [6] SUN Z G, SUN W G, TONG C, et al. China's coastal wetlands: conservation history, implementation efforts, existing issues and strategies for future improvement[J]. Environment International, 2015, 79: 25. DOI: 10.1016/j.envint.2015.02.017.
- [7] 唐立涛,毛睿,王长庭,等.氮磷添加对高寒草甸植物群落根系特征的影响[J].草业学报,2021,30(9): 105. DOI: 10.11686/cyxb2020327.
- [8] JIN X M, YANG L X, YANG X G, et al. Effects of N and P fertilization on the biomass and ecological stoichiometric characteristics of *Agropyron michnoi* in sandy grasslands[J]. Chemistry and Ecology, 2020, 36(10): 938. DOI: 10.1080/02757540.2020.1821672.
- [9] 赖帅彬,徐升,简春霞,等.黄土丘陵区退耕草地群落优势种叶片光合生理对氮磷添加的响应[J].生态学报,2021,41(13): 5454. DOI: 10.5846/stxb202006301702.
- [10] XIAO J N, DONG S K, SHEN H, et al. Phosphorus addition promotes nitrogen retention in alpine grassland

- plants while increasing N deposition[J]. *Catena*, 2022, 210(15): 105887. DOI: [10.1016/j.catena.2021.105887](https://doi.org/10.1016/j.catena.2021.105887).
- [11] 李金霞, 孙小妹, 刘娜, 等. 黑果枸杞功能性状对氮磷添加的响应及其可塑性[J]. *应用生态学报*, 2021, 32(4): 1279. DOI: [10.13287/j.1001-9332.202104.025](https://doi.org/10.13287/j.1001-9332.202104.025).
- [12] 王雪梅, 刘泉, 闫帮国, 等. 干热河谷车桑子光合生理特性对氮磷添加的响应[J]. *生态学报*, 2019, 39(22): 8615. DOI: [10.5846/stxb201810102197](https://doi.org/10.5846/stxb201810102197).
- [13] MIRANDA R, GOMES-FILHO E, PISSCO J T, et al. Ammonium improves tolerance to salinity stress in *Sorghum bicolor* plants[J]. *Plant Growth Regulation*, 2016, 7(1): 121. DOI: [10.1007/s10725-015-0079-1](https://doi.org/10.1007/s10725-015-0079-1).
- [14] 吕亚香, 戚智彦, 刘伟, 等. 早春和夏季氮磷添加对内蒙古典型草原退化群落碳交换的影响[J]. *植物生态学报*, 2021, 45(4): 334. DOI: [10.17521/cjpe.2020.0277](https://doi.org/10.17521/cjpe.2020.0277).
- [15] IQBAL N, UMAR S, KHAN N A. Nitrogen availability regulates proline and ethylene production and alleviates salinity stress in mustard (*Brassica juncea*)[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2015, 178: 84. DOI: [10.1016/j.jplph.2015.02.006](https://doi.org/10.1016/j.jplph.2015.02.006).
- [16] 宋红丽, 孙志高, 孙景宽, 等. 氮、磷输入对黄河口潮滩湿地不同生境下碱蓬种子萌发与幼苗生长的影响[J]. *草业学报*, 2012, 21(6): 30. DOI: [10.11686/cyxb20120605](https://doi.org/10.11686/cyxb20120605).
- [17] LU X T, REED S, YU Q, et al. Convergent responses of nitrogen and phosphorus resorption to nitrogen inputs in a semiarid grassland[J]. *Global Change Biology*, 2013, 19(9): 2775. DOI: [10.1111/gcb.12235](https://doi.org/10.1111/gcb.12235).
- [18] 敖小蔓, 孟倩, 徐智超, 等. 氮、磷添加对呼伦贝尔草原生态系统净CO₂交换的影响[J]. *草业科学*, 2020, 37(8): 1428. DOI: [10.11829/j.issn.1001-0629.2020-0205](https://doi.org/10.11829/j.issn.1001-0629.2020-0205).
- [19] ZHANG J J, YAN X B, SU F L, et al. Long-term N and P additions alter the scaling of plant nitrogen to phosphorus in a Tibetan alpine meadow[J]. *Science of the Total Environment*, 2018, 625: 440. DOI: [10.1016/j.scitotenv.2017.12.292](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.12.292).
- [20] 陈立华, 张欢, 姚宇阆, 等. 盐地碱蓬覆被对滨海滩涂土壤理化性质的影响[J]. *植物资源与环境学报*, 2021, 30(2): 19. DOI: [10.3969/j.issn.1674-7895.2021.02.03](https://doi.org/10.3969/j.issn.1674-7895.2021.02.03).
- [21] 于子博, 庄涛, 白军红, 等. 黄河三角洲潮间带盐地碱蓬湿地土壤磷含量和储量的季节动态变化特征[J]. *农业环境科学学报*, 2019, 38(3): 633. DOI: [10.11654/jaes.2018-1529](https://doi.org/10.11654/jaes.2018-1529).
- [22] GU J R, DU M, TIAN H Y, et al. Exposure to high salinity during seed development markedly enhances seedling emergence and fitness of the progeny of the extreme halophyte *Suaeda salsa*[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 1291. DOI: [10.3389/fpls.2020.01291](https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01291).
- [23] LI T, SUN J K, FU Z Y. Halophytes differ in their adaptation to soil environment in the Yellow River Delta: effects of water source, soil depth, and nutrient stoichiometry[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 675921. DOI: [10.3389/fpls.2021.675921](https://doi.org/10.3389/fpls.2021.675921).
- [24] 宋红丽, 王立志, 郁万妮, 等. 黄河口滨岸潮滩湿地泥沙沉积及外源镉Cd输入对碱蓬物质量分配及抗氧化酶活性的影响[J]. *环境科学*, 2018, 39(8): 3910. DOI: [10.13227/j.hjks.201710216](https://doi.org/10.13227/j.hjks.201710216).
- [25] 麻莹, 张洪嘉, 库都斯·阿布都沙拉木, 等. 盐碱胁迫对盐地碱蓬生长、有机酸等溶质积累及其生理功能的影响[J]. *草地学报*, 2021, 29(9): 1934. DOI: [10.11733/j.issn.1007-0435.2021.09.009](https://doi.org/10.11733/j.issn.1007-0435.2021.09.009).
- [26] DIAO F W, DANG Z H, XU J, et al. Effect of arbuscular mycorrhizal symbiosis on ion homeostasis and salt tolerance-related gene expression in halophyte *Suaeda salsa* under salt treatments[J]. *Microbiological Research*, 2021, 245: 126688. DOI: [10.1016/j.micres.2020.126688](https://doi.org/10.1016/j.micres.2020.126688).
- [27] 张志良, 李小方. 植物生理学实验指导[M]. 5版. 北京: 高等教育出版社, 2016.
- [28] 崔倩, 夏江宝, 刘京涛, 等. 生物炭和EM菌对黄河三角洲盐碱地田菁生长和光合特性的影响[J]. *应用生态学报*, 2020, 31(9): 3101. DOI: [10.13287/j.1001-9332.202009.006](https://doi.org/10.13287/j.1001-9332.202009.006).
- [29] LIN J X, WANG Y N, SUN S N, et al. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth, photosynthesis and photosynthetic pigments of *Leymus chinensis* seedlings under salt-alkali stress and nitrogen deposition[J]. *Science of the Total Environment*, 2017, 576: 234. DOI: [10.1016/j.scitotenv.2016.10.091](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.10.091).
- [30] 尹海龙, 田长彦. 不同盐度环境下盐地碱蓬幼苗光合生理生态特征[J]. *干旱区研究*, 2014, 31(5): 850. DOI: [10.13866/j.azr.2014.05.11](https://doi.org/10.13866/j.azr.2014.05.11).
- [31] CHEN Z F, XIONG P F, ZHOU J J, et al. Photosynthesis and nutrient-use efficiency in response to N and P addition in three dominant grassland species on the semiarid Loess plateau[J]. *Photosynthetica*, 2020, 58(4): 1028. DOI: [10.32615/ps.2020.056](https://doi.org/10.32615/ps.2020.056).
- [32] XIONG D L, LIU X, LIU L M, et al. Rapid responses of mesophyll conductance to changes of CO₂ concentration, temperature and irradiance are affected by N supplements in rice[J]. *Plant Cell and Environment*, 2015, 38(12): 2541. DOI: [10.1111/pce.12558](https://doi.org/10.1111/pce.12558).
- [33] 管博, 于君宝, 陆兆华, 等. 黄河三角洲滨海湿地水盐胁迫对盐地碱蓬幼苗生长和抗氧化酶活性的影响[J]. *环境科学*, 2011, 32(8): 2422. DOI: [10.13227/j.hjks.2011.08.003](https://doi.org/10.13227/j.hjks.2011.08.003).
- [34] 张雪, 李强, 余宏军, 等. 氮胁迫对黄瓜幼苗抗氧化酶系统的影响[J]. *农业工程学报*, 2016, 32(S2): 142. DOI: [10.11975/j.issn.1002-6819.2016.z2.019](https://doi.org/10.11975/j.issn.1002-6819.2016.z2.019).
- [35] 付靖雯, 高天鹏, 张松林, 等. 尾矿中重金属对4种土著植物生理特性的影响[J]. *生态科学*, 2020, 39(4): 51. DOI: [10.14108/j.cnki.1008-8873.2020.04.007](https://doi.org/10.14108/j.cnki.1008-8873.2020.04.007).

责任编辑: 何馨成