

文章编号: 1001-1498(2002)01-0041-06

# 盐胁迫对国槐和核桃幼苗光合作用的影响

张川红<sup>1</sup>, 沈应柏<sup>2</sup>, 尹伟伦<sup>2</sup>

(1. 中国林业科学研究院林业研究所, 北京 100091; 2. 北京林业大学生物学院, 北京 100083)

**摘要:** 研究了国槐与核桃半年生蛭石盆栽苗在盐(NaCl 溶液处理浓度为 50, 100, 200 mmol L<sup>-1</sup>)胁迫条件下光合作用的变化。结果表明, 核桃受盐胁迫后净光合速率明显下降, 并且随盐浓度增大、胁迫时间延长而下降更多。国槐受盐胁迫后净光合速率增加, 在短时间胁迫下增加多, 随胁迫时间延长增加幅度变小。国槐与核桃在 200 mmol L<sup>-1</sup>NaCl 胁迫 24 d 内叶绿素 a 和 b 的含量变化不大, 但核桃的叶绿素 a/b 之值下降。并且国槐的类胡萝卜素含量在盐胁迫后先增加后与对照相平, 而核桃则明显下降。两个树种 CO<sub>2</sub> 响应曲线的主要差别为国槐光呼吸速率下降为对照的 43.7%, 核桃则比对照增加了 71.60%; 国槐的 CO<sub>2</sub> 补偿点比对照下降了 13.58%, 而核桃则比对照上升了 194.15%。两个树种在光响应曲线上的差别为国槐的暗呼吸速率比对照增加了 3 倍多, 而核桃则下降为对照的 65.28%。核桃发生明显的光抑制。

**关键词:** 光合作用; 盐胁迫; 国槐; 核桃; 苗木

**中图分类号:** Q945

**文献标识码:** A

将野生品种的抗盐基因转入栽培品种是目前抗盐育种的研究热点。开展这项工作的重要环节之一是要清楚植物抗盐性的生理机制或寻找一些有关抗盐性的具体生理指标<sup>[1]</sup>。尽管植物在受到盐碱危害时能忍受不同程度的盐胁迫, 但其生长必然下降。生长下降与净光合速率的下降之间关系密切。净光合速率下降的程序取决于盐胁迫的种类、浓度、胁迫实施的方式及被检测植物的盐敏感性<sup>[2]</sup>。前人对盐胁迫条件下光合作用的研究大多集中在农作物或草本植物上, 木本植物研究较少。本文选择抗盐能力较强的国槐和抗盐能力较弱的核桃进行对比研究, 以便发现盐胁迫对这两个树种光合作用影响的差异, 为抗盐生理机制的研究提供一定的理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

所用材料是国槐(*Sophora japonica* L.)和核桃(*Juglans regia* L.)半年生蛭石盆栽实生苗。先在户外培育 4 个月, 后搬入北京市农林科学院林果所温室培育。

### 1.2 试验方法

1.2.1 净光合速率的测定 盐(NaCl)处理浓度分别为对照, 50、100、200 mmol L<sup>-1</sup>。从 8 月 5 日至 29 日每隔 3~4 d 施相同浓度的 NaCl 溶液 500 mL。分别在不同时间用 Licor-6200 便携式光合测定仪进行光合速率的测定。每个树种每个处理测定 3~4 株, 每株选取第 3~4 叶序

收稿日期: 1999-10-13

基金项目: 国家“九五”攻关项目“三北地区防护林植物材料抗逆性选育及栽培技术研究”

作者简介: 张川红(1970-), 女, 山东淄博人, 副研究员, 博士。

的功能叶。叶温维持在  $25 \pm 1.0$  , 温室  $\text{CO}_2$  浓度为  $360 \sim 380 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$  , 光源采用与日光光谱比较接近的人工光源——镉灯, 光通量密度(以光量子计)为  $700 \sim 800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

1.2.2 叶绿素含量的测定 将取自第3、4叶序的新鲜叶片  $0.05 \pm 0.01 \text{ g}$  用乙醇(96%) 10 mL 密封浸泡2~3 d, 直至叶片发白, 使用UV-120-20型分光光度计分别在波长665、649、470 nm 条件下测定光密度值, 然后参照植物生理生化实验指导<sup>[3]</sup>分别计算叶绿素a、叶绿素b和类胡萝卜素的含量, 并计算叶绿素a/b 之值。

1.2.3  $\text{CO}_2$  响应曲线的测定 在  $700 \sim 800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  光通量密度条件下, 测定国槐与核桃的对照和  $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl 处理21 d后的幼苗第3~4叶序发育成熟叶片不同  $\text{CO}_2$  浓度下的净光合速率, 重复2次。采用最小二乘法拟合叶内  $\text{CO}_2$  浓度与净光合速率的关系, 并进行相关参数的计算。

1.2.4 光响应曲线的测定 采用人工光源(镉灯)形成不同的光通量密度梯度, 测定国槐与核桃的对照和  $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl 处理11 d后的幼苗第3~4叶序发育成熟叶片的净光合速率。2次重复。光响应曲线采用分段法分析数据。

## 2 结果与分析

### 2.1 盐胁迫对国槐与核桃幼苗净光合速率的影响

从图1看出, 国槐与核桃幼苗受盐胁迫后净光合速率的变化明显不同。核桃幼苗的净光合速率对盐胁迫比较敏感, 在受到盐胁迫的第3 d, 其净光合速率与对照相比明显下降; 并且在受到相同时间的盐胁迫后, 它们的净光合速率下降的幅度随盐浓度的增加而增大, 呈明显的阶梯型下降。例如, 盐胁迫的第13 d, 在  $50$ 、 $100$ 、 $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl 胁迫时, 净光合速率分别比对照下降了  $49.37\%$ 、 $67.90\%$  和  $69.48\%$ 。并且净光合速率下降幅度随胁迫时间的延长而增大。国槐与核桃不同, 在胁迫第3 d, 不同盐浓度胁迫幼苗的净光合速率都上升, 只是程度不同。 $50$ 、 $100$ 、 $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl 条件下分别比对照增加了  $220.15\%$ 、 $214.30\%$  和  $127.37\%$ 。随着胁迫时间的延长, 幼苗的净光合速率仍然高于对照, 只是上升幅度小些。在胁迫第24 d,  $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl 处理高于对照  $42.84\%$ ,  $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl 处理只比对照高  $13.13\%$ 。说明国槐能在一定时间内(至少24 d)和一定盐浓度内(至少  $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl)维持较高的光合速率。

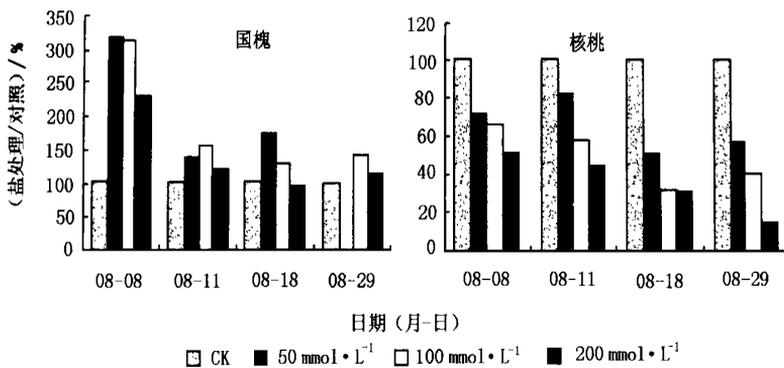


图1 盐(NaCl)胁迫后国槐与核桃净光合速率的变化

### 2.2 盐胁迫对国槐与核桃叶片色素含量的影响

核桃与国槐的叶绿素 a 和 b 含量的总和在低盐胁迫开始略有下降,后又恢复,即使在高盐胁迫下叶绿素含量变化也不大。例如核桃在  $200 \text{ mmol L}^{-1} \text{NaCl}$  处理 24 d 内其含量一直为对照的 93% 104%,国槐为 93.38% 103.38%。这说明盐胁迫对这两个树种的叶绿素 a 和 b 的含量影响不大。

核桃与国槐的叶绿素 a/b 之值的变化在盐胁迫后的表现不同。国槐的 a/b 比值在低盐胁迫时,随盐胁迫时间延长而增加,例如  $50 \text{ mmol L}^{-1} \text{NaCl}$  的处理在第 6 d 为对照的 109.96%,第 13 d 为对照的 111.80%;100、200  $\text{mmol L}^{-1} \text{NaCl}$  的处理是先上升后下降。核桃的 a/b 比值在盐胁迫后的变化与对照相比是先低于对照,后增加然后再下降,但在处理第 24 d,除  $50 \text{ mmol L}^{-1} \text{NaCl}$  的处理没有下降外,100、200  $\text{mmol L}^{-1} \text{NaCl}$  的处理分别下降为对照的 89.64%和 80.87%。

从类胡萝卜素含量来看,这两个树种的反应存在明显差异。从图 2 看出, $50 \text{ mmol L}^{-1} \text{NaCl}$  处理的核桃幼苗的类胡萝卜素含量随处理时间延长有所回升;100、200  $\text{mmol L}^{-1} \text{NaCl}$  的处理随外界盐浓度增加而下降得多,例如  $200 \text{ mmol L}^{-1} \text{NaCl}$  的处理,在第 13 d 下降为对照的 67.64%。国槐的类胡萝卜素含量的变化与核桃不同,总趋势是短时间盐胁迫其含量上升,例如  $50 \text{ mmol L}^{-1} \text{NaCl}$  的处理在第 13 d 上升为对照的 132.46%,100、200  $\text{mmol L}^{-1} \text{NaCl}$  的处理在第 6 d 分别为对照的 124.92%和 126.63%,在第 13 d 和第 24 d 时又分别下降为对照水平。

### 2.3 盐胁迫对国槐与核桃 CO<sub>2</sub> 响应曲线的影响

国槐和核桃的 CO<sub>2</sub> 响应曲线在盐胁迫前后变化差别较大,盐胁迫对国槐 CO<sub>2</sub> 响应曲线的影响小于核桃。表 1 表明,国槐的光呼吸速率和 CO<sub>2</sub> 补偿点在盐胁迫后的变化不同。国槐的光呼吸速率下降为对照的 43.7%,而核桃则比对照增加了 71.60%。国槐的 CO<sub>2</sub> 补偿点比对照下降了 13.58%,而核桃的 CO<sub>2</sub> 补偿点比对照上升了 194.15%。两树种 CO<sub>2</sub> 饱和时的净光合速率、CO<sub>2</sub> 羧化效率和 CO<sub>2</sub> 饱和点在盐胁迫前后变化趋势一样,与对照相比都下降,只是核桃下降稍多些。国槐在 CO<sub>2</sub> 饱和时的净光合速率下降为对照的 47.05%,核桃下降为对照的 23.80%。国槐与核桃的羧化效率分别下降为对照的 47.96%和 45.24%。国槐和核桃的 CO<sub>2</sub> 饱和点分别下降为对照的 91.31%和 87.73%。

### 2.4 盐胁迫对国槐与核桃光响应曲线的影响

盐胁迫后两个树种的光响应曲线差异很大。两者的不同主要表现在光饱和点、表观量子效率和暗呼吸速率等参数(表 2)的变化上。国槐和核桃的光饱和点分别比对照增加 28.59%和 34.22%。从表观量子效率看出,国槐上升为对照的 117.14%,而核桃则下降为对照的

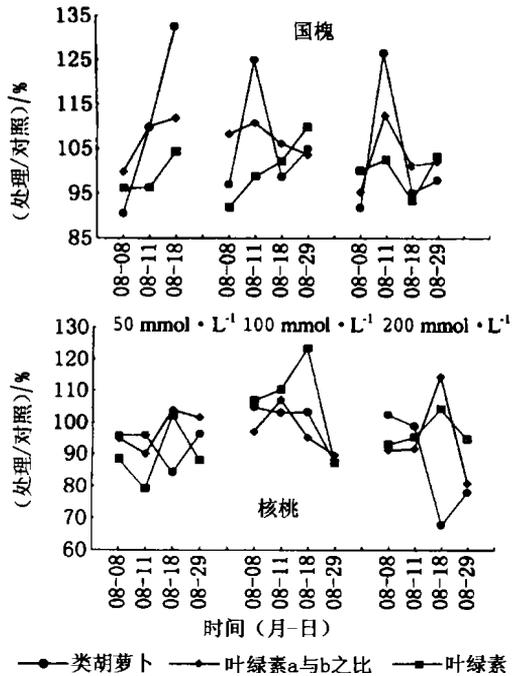


图 2 盐(NaCl)胁迫后国槐与核桃叶色素的变化

18.18%。国槐的暗呼吸速率比对照增加了3倍多,而核桃则下降为对照的65.28%。两树种的光补偿点变化相似,都比对照增加两倍多,这表明两树种对弱光的利用率在盐胁迫后都下降。

表 1 盐胁迫对国槐与核桃 CO<sub>2</sub> 响应曲线参数的影响

参 数	NaCl/ mmol L <sup>-1</sup>			
	国槐		核桃	
	0	200	0	200
CO <sub>2</sub> 饱和点/ (μmol mol <sup>-1</sup> )	923.15	842.95	1 276.31	1 119.69
CO <sub>2</sub> 补偿点/ (μmol mol <sup>-1</sup> )	175.17	151.39	181.74	534.58
CO <sub>2</sub> 羧化效率/ (mol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	0.053 8	0.025 8	0.016 8	0.007 6
光呼吸速率(以 CO <sub>2</sub> 计)/ (μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	10.72	4.681 7	3.483 6	5.977 9
P <sub>MAX</sub> (以 CO <sub>2</sub> 计)/ (μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	20.48	9.637 8	9.686 3	2.305 5

注:P<sub>MAX</sub>是 CO<sub>2</sub> 达饱和时的净光合速率。

表 2 盐胁迫对国槐与核桃光响应曲线参数的影响

参 数	NaCl/ mmol L <sup>-1</sup>			
	国槐		核桃	
	0	200	0	200
光饱和点(以光子计)/ (μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	929.32	1 195.01	1 292.65	1 735.04
光补偿点(以光子计)/ (μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	7.30	26.59	48.91	177.49
表观量子效率(以 CO <sub>2</sub> /光子计)/ (mol mol <sup>-1</sup> )	0.010 5	0.012 3	0.017 6	0.003 2
暗呼吸速率(以 CO <sub>2</sub> 计)/ (μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	0.076 6	0.335 9	0.859 8	0.561 3

### 3 讨论与小结

(1) 盐胁迫后国槐与核桃叶绿素 a 和 b 含量的总和虽未发生明显的变化,但核桃的叶绿素 a/b 之值明显下降,这表明盐胁迫使核桃色素的比例发生变化。反应中心的叶绿素 a 受盐破坏,必然影响其净光合速率,这也许是核桃净光合速率下降的原因之一。斯特隆戈诺夫<sup>[4]</sup>等认为,植物在多盐条件下的生存,决定于代谢过程的调节以及保护性代谢产物与毒性代谢产物的数量之比。能产生较多保护性物质甚至增加某些保护物质生成能力的植物将具有较强的抗盐性,类胡萝卜素就是其中的保护物质之一。在低盐或盐胁迫初期,核桃的类胡萝卜素含量下降的比较少,或下降后又回升,这也许起一定的保护作用。在高盐或长时间胁迫后,类胡萝卜素含量下降,这说明类胡萝卜素在核桃中的保护作用是有限的。而国槐在盐胁迫后类胡萝卜素含量增加较多,甚至不下降,也许国槐具有产生甚至增强某些保护性物质生成的能力。

(2) 国槐与核桃的 CO<sub>2</sub> 补偿点相差不大,但盐胁迫后的变化趋势迥异,这表明它们的抗盐能力差异较大。核桃的变化与 Kolchevskii<sup>[5]</sup>等研究的 C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub> 植物的 CO<sub>2</sub> 补偿点在盐胁迫后都上升的变化近似。这说明核桃二磷酸核酮糖(RuBP)羧化酶/氧化酶的羧化功能受盐所抑制,而氧化功能加强,从核桃光呼吸的加强也得到证明,这是导致光合作用降低的原因之一。

(3) 本研究中由 CO<sub>2</sub> 浓度响应曲线得出国槐盐胁迫后的羧化效率下降似乎不合理,因为其净光合速率根本未明显下降。产生这种现象有两种可能,一是由于 RuBP 羧化酶/氧化酶是一种高分子量的可溶性蛋白质,占叶片可溶性蛋白质的 50% 以上,是自然界中最丰富的蛋白质,也许它的活性的降低程度还未导致国槐光合作用的下降;二是也许盐胁迫后国槐的气孔存在不均匀关闭现象,导致计算的叶内 CO<sub>2</sub> 浓度值偏高所致。张川红<sup>[6]</sup>研究表明国槐在盐胁迫后

其叶气孔不存在不均匀关闭现象。因此也许是第一种可能。

(4) 国槐与核桃的暗呼吸速率在盐胁迫后的变化不同。国槐的暗呼吸速率在盐胁迫后升高,核桃则下降。前人关于盐胁迫对呼吸作用的影响报道不一致。Gale 认为呼吸速率在低盐时上升,高盐胁迫时下降<sup>[7]</sup>。植物在逆境条件下生长发育需要额外的能量消耗。盐胁迫后呼吸作用的加强可能是植物对盐胁迫的一种适应性反应。通过提高呼吸速率来满足合成有机渗透溶质、离子主动吸收运输与区域化以及盐胁迫诱导的代谢变化对能量的需求<sup>[8]</sup>。国槐呼吸速率的提高有助于维持其根系的拒盐能力,保持叶部较低的  $\text{Na}^+$  含量等,是一种适应性的反应。核桃呼吸速率的降低表明它已受到严重的伤害。

(5) 只要植物所吸收的光用来催化生化反应,光对光合器官就没有明显的伤害。但当植物遭受过剩光能时,就会导致光抑制。众多不良的环境因子会增加植物对光抑制的敏感性。冯立田<sup>[9]</sup>已证明盐胁迫增加小麦叶片对光抑制的敏感性。盐胁迫并没有降低国槐的表观量子效率,而核桃的大大降低。这说明在  $200 \text{ mmol L}^{-1} \text{NaCl}$  胁迫第 11 d 后,核桃的光能利用率受到严重影响,发生光抑制现象。沈允钢等<sup>[10]</sup>用棉花叶片证明,在普通空气条件下,光呼吸也有保护光合机构免遭光破坏的作用。本研究中核桃的光呼吸速率在盐害后增加了,这是一种保护性的反应,增加的光呼吸可以消耗过剩的光能以保护光合器官避免产生光抑制。至于盐胁迫导致核桃发生光抑制是一些防御性的激发能热耗散过程加强运转的反映,还是光合机构破坏的结果<sup>[10]</sup>,有待于进一步的研究。

(6) 国槐受盐胁迫后其净光合速率的表现同盐生植物相似,这与国槐的根系较强的拒盐能力<sup>[6]</sup>和类胡萝卜素保护性物质的增加有关。核桃由于根系无明显拒盐能力,导致地上部大量积累  $\text{Na}^+$ 、 $\text{Cl}^-$ ,使叶绿素 a/b 之值下降,光呼吸增强,从而加剧了光合作用的下降。

## 参考文献:

- [1] Lakshmi A, Ramanjulu S, Veeranjanyulu K, et al. Effect of NaCl on photosynthesis parameters in two cultivars of mulberry[J]. *Photosynthetica*, 1996, 32(2): 285-289
- [2] Robinson S P, Downton W J S, Millhouse J A. Photosynthesis and ion content of leaves and isolated chloroplasts of salt stressed spinach[J]. *Plant Physiol*, 1983, 73: 238-242
- [3] 邹琦. 植物生理生化实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 1995. 33-34
- [4] 王沙生, 吴贯明, 高荣孚, 等. 植物生理学(第 2 版)[M]. 北京: 中国林业出版社, 1991. 378
- [5] Kolchevskii K G, Kocharyan N I, Koroleva O Y. Effect of salinity on photosynthetic characteristics and ion accumulation in  $\text{C}_3$  and  $\text{C}_4$  plants of Ararat plain[J]. *Photosynthetica*, 1995, 31(2): 277-282
- [6] 张川红. 北方几个造林树种抗盐能力与抗盐机理研究[D]. 北京: 北京林业大学, 1999
- [7] Gale J. Water balance and gas exchange of plants under saline conditions[A]. In: Poljakoff-Mayber A, Gale J. *Plants in saline environments*[M]. Berlin: Springer-Verlag, 1975
- [8] 徐云岭, 余叔文. 植物适应盐逆境过程中的能量消耗[J]. *植物生理学通讯*, 1990, (6): 70-73
- [9] 冯立田. 小麦光合机构对盐胁迫适应机理的研究[D]. 山东泰安: 山东农业大学, 1998
- [10] 沈允钢, 施教耐, 许大全. 动态光合作用[M]. 北京: 科学出版社, 1998. 143-145

## Comparison Study on Photosynthesis of Pagoda Tree and Walnut Seedlings under Salinity

ZHANG Chuan-hong<sup>1</sup>, SHEN Ying-bai<sup>2</sup>, YIN Wei-lun<sup>2</sup>

(1. Research Institute of Forestry, CAF, Beijing 100091, China ; 2. Plant Science College, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

**Abstract :** Photosynthesis of half-year seedlings of pagoda tree and walnut were determined after different time treatment of 50, 100 and 200 mmol L<sup>-1</sup> NaCl. Results showed that photosynthetic rate of walnut decreased distinctly and decreased more when the salinity increased and treatment time lengthened. Photosynthetic rate of pagoda tree increased after salt treatment and increment was less when treatment time lengthened. The content of chlorophyll a and b of both tree species changed little during 24 stressed days of 200 mmol L<sup>-1</sup> NaCl with the exception of ratio of chlorophyll a to b reduction in walnut. The content of xanthophyll in pagoda tree increased firstly and then kept the level as that of the control. In contrast to pagoda tree, the content of xanthophyll in walnut decreased obviously. Main difference between pagoda tree and walnut in CO<sub>2</sub> response curves was that photorespiratory rate in pagoda tree decreased to 43.7 % of the control with 71.6 % of the control increase in walnut and that CO<sub>2</sub> compensation point decreased 13.58 % in pagoda tree with 194.15 % increase in walnut both compared to the control. Light response curves revealed that dark respiratory rate of pagoda tree was 3-folds more than that of the control while that of walnut decreased to 65.28 % of the control. And photo inhibition occurred in salt-stressed walnut.

**Key words :** photosynthesis ; salt stress ; pagoda tree ; walnut ; seedling