植物营养与肥料学报 2002,8(2):177～180
Plant Nutrition and Fertilizer Science

冬小麦光合功能对盐胁迫的响应

朱新广，王　强，张其德*，卢从明，匡廷云
（中国科院植物研究所光合作用基础研究开发实验室，北京 100093）

摘要：研究了冬小麦（*Triticum aestivum* L.）光合功能对盐胁迫的响应。结果表明，盐胁迫，尤其是高浓度 NaCl（400 mmol/L）的胁迫，大大降低单位面积叶绿素（Chl）的含量、叶绿体对光能的吸收能力、PSII 电子传递速率、原初光能转化效率以及光化学荧光猝灭系数（qP），同时降低光合放氧速率及其光饱和点，使植物更易受到光抑制。这些结果加剧光合放氧和碳同化能力的下降，不利于光合产物的积累，是生长在盐碱地上作物低产的重要生理原因之一。

关键词：冬小麦；盐胁迫；放氧速率；电子传递速率；原初光能转化效率
中图分类号：S512.1；Q945.11　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：1008-505X(2002)02-0177-04

Response of photosynthetic functions of winter wheat to salt stress

ZHU Xin-guang, WANG Qiang, ZHANG Qi-de, LU Cong-ming, KUANG Ting-yun
(*Lab. of photosyn. Basic Res., Inst. of Botany, CAS, Beijing 100093, China*)

Abstract: The response of photosynthetic functions of winter wheat to salt stress was studied in this paper. The results showed that the chlorophyll content per unit area of leaves, the capacity of light energy absorption of the chloroplasts, the electron transport rate of PSII, the efficiency of primary conversion of light energy and the coefficient of photochemical fluorescence quenching (qP) were greatly reduced by salt stress, especially NaCl of high concentration (400 mmol/L). At the same time, photosynthetic oxygen evolution rate and its light saturation point was decreased, and photoinhibition was exacerbated by salt stress. These results accelerated the decrease of the capacity of oxygen evolution and carbon assimilation. Therefore, plants could not effectively accumulate photosynthetic products. This is one of the important physiology causes of low yield of crops grown in saline-alkali soil.

Key words: winter wheat; salt stress; oxygen evolution rate; electron transport rate; efficiency of primary conversion of light energy

全球大约有 3.8 亿公顷土地存在不同程度的盐渍化，约占可耕土地面积的 10%，我国也有相当大面积的次生盐渍化土壤，同样约占可耕土地面积的 10%，而且由于不合理灌溉，导致次生盐渍化土地面积不断扩大，已经成为限制农作物产量进一步提高的重要环境因子之一。尽管关于盐胁迫对光合作用的作用机理已有不少报道，但却远未达到共识。如 Aro 等[1]认为盐胁迫可改善 PSII 功能，而 Everard 等[2]则认为盐胁迫能抑制 PSII 的功能，这可能与所采用的实验材料不同有关。因此，我们在研究盐胁迫对 PSII 光能利用和耗散影响[3]的基础上，进一步以北京地区高产冬小麦品种京 411 为材料探索其光合功能对盐胁迫的响应机理。这不仅在理论上有重要意义，而且可为在盐渍地种植作物寻求对策提供理论依据。

1　材料与方法

1.1　试验材料

冬小麦京 411 种子经催芽萌发后，置于人工培养箱中，光照强度为 400 μmol photons· $m^{-2}\cdot s^{-1}$，温度为 20℃，用

收稿日期：2001-07-11
基金项目：国家重点基础研究发展规划项目（G1998010100）；光合作用基础研究开放实验室创新资金资助。
作者简介：朱新广（1974—），男，山东潍坊市人，硕士，现在美国攻读博士学位。* 通讯作者。

Hoagland溶液培养至一叶一心时，分别用含不同浓度NaCl的Hoagland溶液再培养2周，以不加NaCl为对照，然后用从顶部下数第二叶片为试验材料进行各参数的测定。预备试验结果表明，对于该品种的幼苗，培养至一叶一心更便于作盐胁迫试验。此外，由于浓度低于200 mmol·L^{-1}的NaCl对冬小麦的PSII活性没有明显的抑制作用，因此着重比较200 mmol·L^{-1}和400 mmol·L^{-1} NaCl对冬小麦幼苗光合功能的影响。

1.2 测定方法

参照李德耀等[4]的方法用氧电极测定叶片的放氧速率。用LCA－4型光合作用测定系统(ADC, Hoddesdon, England)，在25℃和大气CO_2浓度下，按蒋高明等[4]的方法测定CO_2同化速率。叶绿体的制备和吸收光谱的测定按张其德等[6]的方法和仪器进行。按照Coombs等[7]的方法测定PSI和PSII的光合电子传递速率，并用相对单位表示。按卢从明等[8]的方法测定荧光诱导动力学参数。荧光诱导动力学参数为6次重复的平均值，其余参数至少是3次重复的平均值。

2 结果与讨论

2.1 盐胁迫对光合放氧的影响

图1看出，与对照相比，经200和400 mmol·L^{-1} NaCl处理的冬小麦，其最大光合放氧速率差别相当大，依次分别为15.0、12.2、和1.5 μmol O_2·m^{-2}·s^{-1}，而且在不同光照强度下，对照的放氧速率始终高于处理，表明盐胁迫尤其是高浓度的盐胁迫(400 mmol·L^{-1}NaCl)能明显抑制叶片的光合放氧能力，而且还会大大降低叶片光合放氧的光饱和点，使之在250 μmol photons·m^{-2}·s^{-1}的光强下便达到饱和，随后叶片的光合放氧能力随光强度的提高而下降。经200 mmol·L^{-1} NaCl胁迫的冬小麦，其叶片光合放氧的光饱和点尽管为800μmol photons·m^{-2}·s^{-1}，反而略高于对照，其原因有待于进一步研究，但从表观量子效率(图1)看，它仍然低于对照，表明在低光强下受到200 mmol·L^{-1} NaCl胁迫的冬小麦就明显受到光抑制。光合放氧能力的降低可能与盐胁迫损害放氧复合体的功能有关[9]。

2.2 盐胁迫降低叶绿体对光能吸收能力和光合电子传递速率

从上面所得的结果可以看出，盐胁迫损害放氧复合体的功能，从而明显降低冬小麦叶片的光合放氧能力。为了进一步探索盐胁迫对其它光合功能的影响，研究了盐胁迫下叶绿体对光能的吸收、光合电子传递和转能效率等的影响。

光能是光合作用的原动力，因此，植物要进行光合作用，首先得捕获光能，才有可能推动光反应，以便进一步把光能转化成化学能为碳同化提供能量。从叶绿体的室温吸收光谱图(图2)可以看出，不论经何种盐浓度处理，冬小麦含等量叶绿素的叶绿体，其吸收光谱的波形十分相似，而且有共同的吸收峰，在蓝区和红区的吸收峰均分别位于440nm和681nm处。然而，高浓度的NaCl(400 mmol·L^{-1})却使叶绿体对光能的吸收能力大大下降(图2)。这可能与在高浓度的盐胁迫下，NaCl和Cl^-提高叶绿素酶的活性，造成对Chl尤其是Chlb的降解[10]；而Chlb又是LHCII的重要组成部分，它的降解必然造成捕光色素蛋白复合体受损，影响着类囊体膜的垛叠[11]，从而降低叶绿体对光能的吸收和传递。同时，光合作用的暗反应功能受到明显伤害，我们的试验结果确实证明，盐胁迫对叶片CO_2同化能力有明显抑制作用。如对照和经200和400 mmol·L^{-1} NaCl处理的冬小麦叶片，其最大CO_2同化速率分别为11.0、5.8和0.1μmol CO_2·m^{-2}·s^{-1}。表明高浓度NaCl胁迫的冬小麦不能充分地利用光反应所形成的ATP和NADPH合成碳水化合物，可能导致ATP和NADPH的过剩而反过来抑制叶绿体对光能的吸收有关。在试验过程中我们还观察到在较低的盐浓度(200 mmol·L^{-1} NaCl)胁迫下的冬小麦叶绿体对光能的吸收反而高于对照。这可能与所使用的小麦品种具有较强的抗盐能力有关，但其真正的原因尚待于进一步研究。

光系统II(PSII)和光系统I(PSI)的电子传递速率的测定结果(图3)表明，在盐胁迫下，PSII的电子传递速率随处理盐浓度的提高而下降，而PSI的电子传递速率反而逐渐有所提高。PSII电子传递速率下降的可能原因在于：1)由于盐胁迫损害了PSII氧化侧的放氧复合体的功能，从而减少它向PSII反应中心提供电子的数目[9]；2)盐胁迫阻断Q_A向Q_B的电子传递[3]；3)盐胁迫使PSII的电子传递链的成分减少[12]。而盐胁迫使PSI电子传递速率提高的原因可能与它提高PSI反应中心和环式电子传递体的含量等有关[9]，有利于环式光合磷酸化的运转，从而形成较多的ATP。由于PSII对外界环境因子的胁迫较为敏感，更易于受到损伤，在盐胁迫条件下，通过增加PSI组分和提高其活性，从而使光能较多地分配到PSI，这一方面有利于耗散在PSII积累的激发能，以减轻对PSII的损伤；另一方面可保证植物在盐胁迫下生存时对能量的需求，使之不致受灭顶之灾，这无疑对植物的生存和对环境的适应有

重要意义。

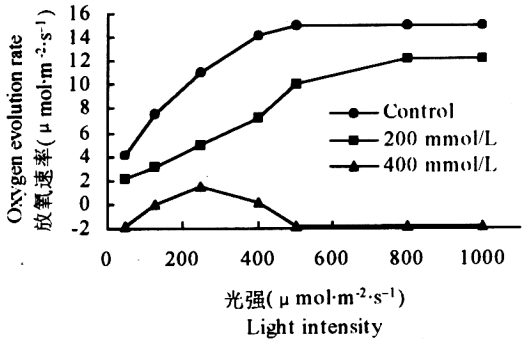

图 1　NaCl 胁迫对叶片光合放氧速率的影响

Fig.1　Effect of NaCl stress on photosynthetic oxygen evolution rate of leaves

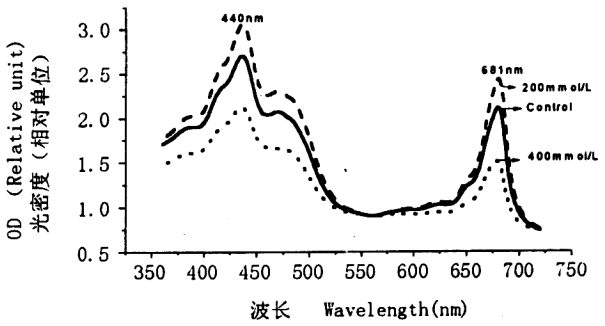

图 2　NaCl 胁迫对叶绿体光能吸收的影响

Fig. 2　Effect of NaCl stress on the light energy absorption of chloroplasts

图 3 还看出，尽管随着盐浓度的提高 PSI 电子传递速率有所提高，但其提高的幅度远低于 PSII 下降的幅度，使 PSII 的电子传递成为全链（Z 链）电子传递的限速部分，不利于 Z 链电子传递的正常进行。光合作用中的光反应和暗反应的协调进行是保证光合机构高效运转的重要条件，因此，盐胁迫下全链电子传递受阻，不利于暗反应对 CO_2 的同化。

2.3　盐胁迫对 Fv/Fm 比值和 qP 值的影响

为了进一步探索盐胁迫对植物光合作用光反应的影响，我们检测了在盐胁迫下，Fv/Fm 的比值和 qP 值的变化。Fv 为可变荧光，Fm 为最大荧光，它们的比值 Fv/Fm 代表 PSII 光化学的最大效率[13]或 PSII 原初光能转化效率[14]。qP 值（光化学荧光猝灭系数）是对 PSII 原初电子受体 Q_A 氧化态的一种量度，代表 PSII 反应中心开放部分的比例[15,16]，反映 PSII 天线色素吸收的光能用于光化学反应的份额[17]。

从图 4 看出，对照和经 200 mmol·L^{-1} NaCl 处理的冬小麦，其 Fv/Fm 均为 0.800 左右，表明其 PSII 原初光能转化效率没有多大差异，说明盐胁迫对光合作用的作用位点并非首先出现在光反应上。而经 400 mmol·L^{-1} NaCl 处理的冬小麦，其 Fv/Fm 比值下降至 0.562，比对照下降约 30%。高浓度的盐胁迫造成 PSII 原初光能转化效率大幅度降低，究其原因，可能与高浓度的盐胁迫下，叶肉细胞对 Na^+ 和 Cl^- 的区域化能力严重不足，不能通过对离子的区域化来避免或减轻对 PSII 的伤害，使它对光能的吸收和传递严重受阻（图 2），大大降低 PSII 电子传递速率（图 3）等，从而使其转能效率大幅度下降。

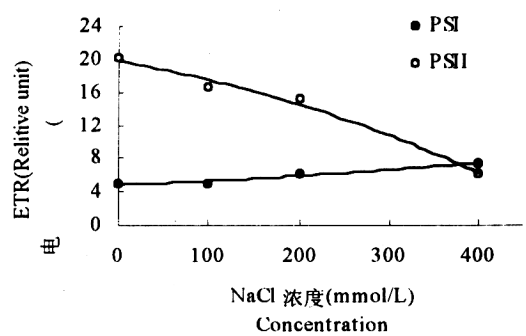

图 3　NaCl 胁迫对 PSII 和 PSI 的电子传递速率的影响

Fig. 3　Effect of NaCl stress on electron transfer rate (ETR) of PSII and PSI

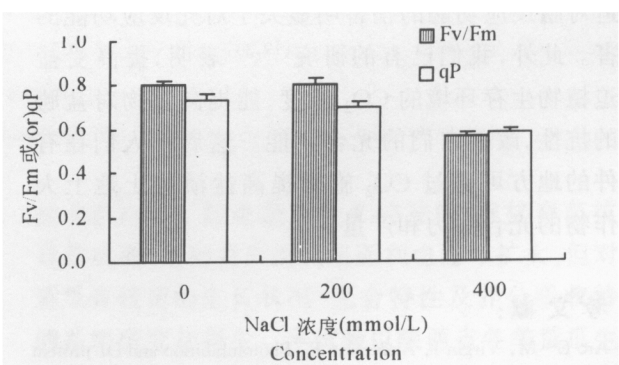

图 4　NaCl 胁迫对冬小麦叶片 Fv/Fm 和 qP 的影响

Fig. 4　Effects of NaCl on Fv/Fm and qP in the leaves of winter wheat

图 4 还说明，对照和经 200 mmol·L^{-1} NaCl 处理的冬小麦，其 qP 值差别也不大，后者略低于前者。这进一步说明低浓度的盐胁迫对 PSII 反应中心所造成的危害不大。但它却使同化 CO_2 的能力大幅度下降，最大 CO_2 同化速率降低约 47%，这可能与它使暗反应功能严重受损有关，因为盐胁迫会

大大降低 Rubisco 的羧化效率[18]。而 400 mmol·L^{-1} NaCl 处理的冬小麦,其 qP 值大幅度降低。由于 qP 反映 PSII 反应中心开放部分的比例,因此,qP 值越低,其 PSII 反应中心开放部分的比例就越低,使天线色素所捕获的光能不能有效地用于推动光合电子传递,这点从上面的光合电子传递速率的测定结果已得到证实。光合作用的电子传递总是与形成 ATP 的光合磷酸化相耦联的,而且全链电子传递又以 $NADP^+$ 为最终电子受体,因此在高浓度的盐胁迫下,光合电子传递速率和 qP 值的大幅度降低,以及 Rubisco 羧化效率的下降,同样都不利于光合碳同化的顺利进行。

从上面的结果可以清楚地看到,盐胁迫尤其是高浓度(400 mmol·L^{-1})NaCl 会对植物光合作用造成种种不利效应。这种浓度的 NaCl 不仅大幅度降低单位叶面积叶绿素(Chl)含量(仅为对照的 31.4%),并降低含等量 Chl 的叶绿体对光能的吸收能力,而且降低叶绿体的光化学活性,使电子传递速率、光能转化效率和 qP 值等大幅度下降,造成光能转化为化学能的过程受阻,必将会进一步加剧降低光合放氧和碳同化能力。因此,植物不能有效地合成和积累有机物,使单株幼苗的平均干重仅为对照的 42.3%,这是生长在盐渍地上作物产量低的重要生理原因。

经 200 mmol·L^{-1} NaCl 处理的冬小麦,转能效率和 qP 值等没有受到明显的影响,而光合放氧能力有所降低,这与盐胁迫使放氧复合体功能受损有关。但却使碳同化能力较大幅度地下降,这表明盐胁迫对暗反应功能的伤害明显大于对光反应功能的伤害。此外,我们已有的研究[19,20]表明,提高受盐胁迫植物生存环境的 CO_2 浓度,能提高植物对盐胁迫的抗性,改善它们的光合功能。这启示人们在有条件的地方可通过 CO_2 施肥提高盐渍化土地上大棚作物的光合能力和产量。

参考文献:

[1] Aro E-M, Virgin I, Andersson B. Photoinhibition and D1 protein degradation in peas acclimated to different irradiance[J]. Plant Physiol., 1993, 103:835-843.

[2] Everard J D, Gucci R, Kann S C *et al*. Gas exchange and carbon partitioning in the celery (*Apium gravedens* L.) at various level of root zone salinity[J]. Plant Physiol., 1994, 106:281-292.

[3] 朱新广,张其德,匡廷云. NaCl 胁迫对 PSII 光能利用和耗散的影响[J]. 生物物理学报,1999,15 (4):787-791.

[4] 李德耀,邱国雄,沈允钢. 氧电极测定叶片光合作用技术探讨[J]. 植物生理学通讯,1982,(5):23-25

[5] 蒋高明,何维明. 一种在野外自然光照条件下快速测定光合作用-光响应曲线的新方法[J]. 植物学通报,1999,16(6):712-718.

[6] 张其德,卢从明,刘丽娜,冯丽洁,匡廷云. CO_2 浓度倍增对垂柳和杜仲叶绿体吸收光能和激发能分配的影响[J]. 植物学报,1997,39(9):845-848.

[7] 库姆斯 J,等(邱国雄,等译). 生物生产力和光合作用测定技术[M]. 北京:科学出版社,1986. 141-143.

[8] Lu Congming and Zhang Jianhua. Thermostability of photosystem II is increased in salt-stressed sorghum[J]. Aust. J. Plant Physiol., 1998, 25:317-324.

[9] Ball M, Anderson J M. Sensitivity of photosynthesis to NaCl in relation to the salinity tolerance. Comparative studies with thylakoids of salt-tolerant mangrove, *Avicennia marina* and the salt-sensitive pea, *Pisum sativum* [J]. Aust. J. Plant. Physiol., 1986, 13:689-698.

[10] Rao G G, Rao G R. Pigment compositional & chlorophyllase activity in *Cajanus indicus* Spreng and *Sesamam indicum* L. under NaCl salinity[J]. Indian J. Exp. Biol., 1981, 19:768-770.

[11] Kuang T Y, Zuo P Y, Chang C T *et al*. Structure and function of chloroplast membranes. Effects of potassium and magnesium ions on the structure and the absorption spectrum of two kinds of chloroplast membranes[J]. Photobiochem. Photobiophys., 1981, 1:73-82.

[12] Neale P J, Melis A. Salinity stress enhances photoinhibition of photosynthesis in *Chlamydomonas reinhardtii* [J]. J. Plant Physiol., 1989, 134:619-622.

[13] Kitajma M, Butler W L. Quenching of chlorophyll fluorescence and primary photochemistry in the chloroplasts by dibromothymoquinone[J]. Biochim. Biophys. Acta, 1975,376:105-115.

[14] 张其德,张世平,张启峰. 2,3-环氧丙酸对水稻光合功能的改善[J]. 植物学报,1988,30(1):54-61.

[15] Genty B E, Briantais J M, Baker N R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence [J]. Biochim.Biophys. Acta, 1989, 990:87-92.

[16] Van Kooten O and Snel J F H. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology[J]. Photosyn. Res., 1990, 25:147-150.

[17] 张其德,张建华,刘合芹,李建民. 限水灌溉和不同施肥方式对冬小麦旗叶某些光合功能的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2000,6 (1):24-29.

[18] Ziska L H, Seemann J R, DeJong T M. Salinity induced limitation on photosynthesis in *Prumus salicica*, a deciduous tree species [J]. Plant Physiol., 1990, 93:864-870.

[19] 张其德,朱新广,卢从明,冯丽洁,匡廷云. 盐胁迫下 CO_2 浓度倍增对冬小麦叶绿体光能吸收和激发能分配的影响[J]. 生物物理学报,1998,14 (3):536-542.

[20] 张其德,温晓刚,卢从明,冯丽洁,匡廷云,张建华. 盐胁迫下 CO_2 加倍对春小麦一些光合功能的影响[J]. 植物生态学报,2000,24(3):308-311.