

等渗盐分与水分胁迫对三角叶滨藜和玉米光合作用的影响*

谭永芹 柏新富** 朱建军

(鲁东大学生命科学学院, 山东烟台 264025)

摘要 以溶液培养的三角叶滨藜(*Atriplex triangularis*)和玉米(*Zea mays*)为材料,测定了等渗的盐分和水分胁迫对2种植物光合作用的短期影响。结果表明:等渗的水分和盐分胁迫均会造成三角叶滨藜和玉米净光合速率(P_n)的降低,而且随着胁迫程度的增强,水分胁迫引起 P_n 下降的幅度要明显高于等渗的盐分胁迫;在较低渗透胁迫强度下,2种胁迫导致光合速率下降的主要原因是气孔限制;但在环境溶液渗透势为 -1.0 MPa时,水分胁迫对光合作用的影响逐渐转化成非气孔限制,而盐胁迫仍然是气孔限制起主要作用;由此可见,等渗透势的水分胁迫对2种植物光合系统的影响要明显大于盐分胁迫。

关键词 盐分胁迫;水分胁迫;三角叶滨藜;玉米;光合作用

中图分类号 Q945.78 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2010)5-0881-06

Effects of isotonic NaCl and mannitol stress on the photosynthesis of *Atriplex triangularis* and *Zea mays*. TAN Yong-qin, BAI Xin-fu, ZHU Jian-jun (College of Life Sciences, Ludong University, Yantai 264025, Shandong, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2010, 29(5): 881-886.

Abstract: A hydroponic experiment was conducted to study the short-term effects of isotonic NaCl and mannitol stress on the photosynthesis of arrow-leaf saltbush (*Atriplex triangularis*) and maize (*Zea mays*). Both the NaCl and the mannitol stress decreased the net photosynthetic rate (P_n) of *A. triangularis* and *Z. mays*. With the increase of the stress, the mannitol-induced decrement of P_n was much greater than the NaCl-induced one. Under the mild stress of NaCl or mannitol, the decline of P_n was mainly due to stomata limit. When the mannitol stress was below -1.00 MPa, stomata limit gradually turned to non-stomata limit; when the NaCl stress was below -1.00 MPa, stomata limit still dominated. Therefore, isotonic mannitol stress had greater effects than isotonic NaCl stress on the photosynthesis of the two test plants.

Key words: salt stress; water stress; arrow-leaf saltbush (*Atriplex triangularis*); maize (*Zea mays*); photosynthesis.

盐渍和干旱是农作物最容易遭受的逆境胁迫,是植物生长和产量形成的最重要的限制因素。水分胁迫对植物的伤害,主要是由外界水势降低引起植物体内水分亏缺,进而引起一系列的生理生化变化和生长速率的降低(王玮和李德全,2003);而盐胁迫除了引起植物失水外,还造成对植物体的离子伤害、营养不平衡(刘友良和汪良驹,1998)等。Munns(2002)认为盐胁迫的初期主要是形成渗透胁迫,后期才引起离子伤害等。

光合作用是植物基本的生命活动,决定着植物的生长发育和产量形成。同时,光合作用也是对逆境影响最为敏感的生理过程之一,多种逆境均会导致植物光合速率的下降(葛江丽等,2007;柏新富等,2008;郭春芳等,2008;刘明等,2008)。逆境胁迫对植物光合特性的影响程度决定着植物的抗性水平和产量形成,可用作判断植物生长和抗逆性强弱的指标(惠红霞等,2003)。一般认为,逆境胁迫导致光合作用下降的原因主要包括气孔关闭导致的气孔限制和叶肉细胞光合活性下降导致的非气孔限制两类(Berry & Downton,1982)。研究表明,短期盐胁迫和渗透胁迫导致光合作用下降的原因是气孔限制,

* 国家自然科学基金项目(30471044)和鲁东大学学科建设经费资助项目。

** 通讯作者 E-mail: bxf64@163.com

收稿日期: 2009-11-09 接受日期: 2010-01-12

之后随着胁迫的加强才发生非气孔限制 (Satoh *et al.*, 1983; 郭书奎和赵可夫, 2001; 王丽燕和赵可夫, 2004; 宋玉伟等, 2009)。

有关单一盐分和水分胁迫的研究已有很多的积累,但对等渗盐分和水分胁迫对植物影响的比较,目前研究较多的是有关等渗 NaCl 和 PEG 胁迫对植物幼苗的伤害及其相关生理生化指标的影响 (杨洪兵等, 2005; 周卫等, 2005; 陈宣钦等, 2006; 时丽冉等, 2006; 马闯等, 2008; 於丽华和耿贵, 2008)。时丽冉等 (2006) 研究了等渗胁迫对玉米幼苗的影响, 发现 NaCl 胁迫引起的伤害大于水分胁迫引起的伤害; 但於丽华和耿贵 (2008) 对等渗胁迫下甜菜种子萌发和幼苗生长的研究发现, 水分胁迫对甜菜的影响要大于 NaCl 引起的盐分胁迫。针对不同的试验结果, 本试验以较耐旱的玉米和耐盐的三角叶滨藜为材料, 研究了在相同渗透势条件下盐分胁迫 (渗透胁迫、离子毒害) 和水分胁迫 (单一渗透胁迫) 对植物光合作用影响的异同, 以丰富对植物耐盐、耐旱机理的了解。

1 材料与方法

1.1 材料培养

选用三角叶滨藜 (*Atriplex triangularis*) 和玉米 (*Zea mays*) 为材料。三角叶滨藜种子播种在以蛭石为基质的温室苗床上, 待长出 2~4 片真叶时移出幼苗, 并小心冲洗去除附着在根系上的蛭石, 然后移栽至含有 Hoagland 营养液的培养槽内在温室自然光照下进行溶液培养。玉米种子放在昼夜温度为 30 °C 的温箱中培养发芽, 待胚根长 4 cm 时移栽至温室中盛有 Hoagland 营养液的培养槽内进行溶液培养。培养的环境温度白天 25 °C ~ 30 °C、夜间 18 °C ~ 22 °C, 相对湿度 60% ~ 70%, 每天光照时间约 13 h。在整个培养过程中, 用充气泵向溶液连续充气, 以保证根系的氧气供应。株高 25 ~ 30 cm 时, 选大小、长势一致的完整植株作为材料。

1.2 渗透胁迫处理

取 2 个相同的烧杯 (1000 ml), 向每个烧杯各添加 1000 ml Hoagland 营养液, 分别将 2 株长势一致的三角叶滨藜用塑料泡沫板夹住固定置于烧杯中, 在室内人工光照条件下 (光强为 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 预培养约 2 h 后开始测定光合指标, 待其光合速

率基本稳定后 (开始测定后约 50 min), 将 2 个烧杯中的营养液分别替换为渗透势为 -0.50 MPa 的含甘露醇 (mannitol, MA) 和 NaCl 的营养液, 随后继续进行植株光合指标的观测, 在连续测定约 350 min (胁迫处理时间约为 300 min) 后结束一次观测。以渗透势为 -0.75、-1.00 和 -1.25 MPa 的含 MA 和 NaCl 的营养液作为胁迫处理溶液进行同样的处理和测定。

另以玉米为材料进行同样试验, 其处理溶液渗透势分别为 -0.25、-0.50、-0.75 和 -1.00 MPa。

1.3 光合相关参数的测定与计算

利用便携式光合作用测定系统 (TPS-1 型, 英国) 对不同浓度 MA 或 NaCl 处理下的三角叶滨藜和玉米光合指标进行连续测定 (测定光强为 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 开路测定, 自动记录, 2 min 记录 1 次)。该系统能同步获得活体叶片的净光合速率 (P_n)、细胞间隙 CO_2 浓度 (C_i) 等一系列生理生态参数, 气孔限制值 (L_s) 用 Berry 和 Downtow 方法 (1982) 计算:

$$L_s = 1 - C_i / C_a$$

式中, C_a 为空气中 CO_2 浓度。

上述不同材料的每种处理均取上数第一个完全展开叶片为测定对象, 所有处理均重复进行 3 次。试验的环境条件为: 室内, 温度 25 °C ~ 26 °C, 空气相对湿度 59% ~ 60%, 环境 CO_2 (由室外大气引入) 浓度 405 ~ 420 $\mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$ 。

1.4 数据处理

将光合作用测定系统记录的数据传入计算机, 以净光合速率、气孔限制值、细胞间隙 CO_2 浓度为纵坐标, 渗透胁迫时间为横坐标, 分别做出每种处理的胁迫时间-净光合速率曲线、胁迫时间-气孔限制值曲线和胁迫时间-胞间 CO_2 浓度曲线等。

2 结果与分析

2.1 等渗盐分和水分胁迫对三角叶滨藜光合作用的影响

2.1.1 等渗盐分和水分胁迫对三角叶滨藜净光合速率的影响 通过对三角叶滨藜净光合速率变化的连续测定发现: 在根系环境溶液由营养液替换为渗透势为 -0.50 MPa 的溶液时, MA 处理的植株净光合速率明显下降, 而后又趋于稳定; 而同样渗透胁迫的 NaCl 处理的植株, 净光合速率下降幅度小于前者, 且变化并不明显 (图 1a)。当根系环境溶液渗透

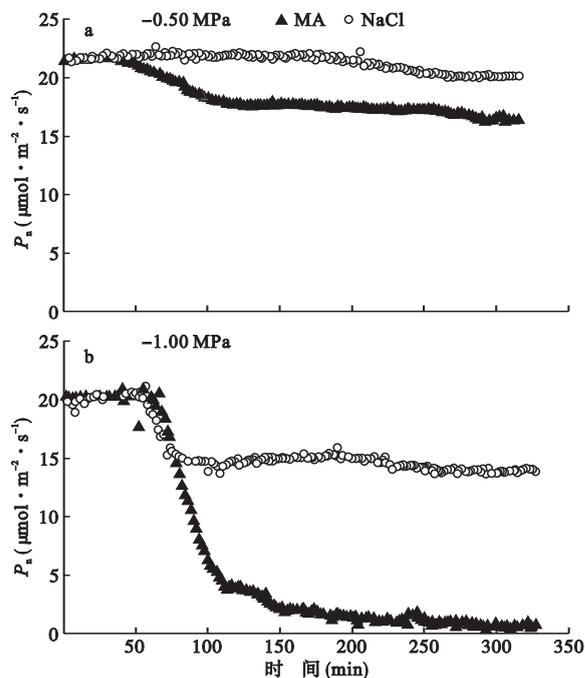


图1 等渗盐分与水分胁迫对三角叶滨藜净光合速率的影响
Fig.1 Effect of NaCl and mannitol induced osmotic stress with same osmolality on P_n of arrow-leaf saltbush

势下降到-1.00 MPa时,MA处理的植株净光合速率快速、大幅度下降;而等渗的NaCl处理,净光合速率虽有明显下降,但降幅明显小于MA处理(图1b)。

可见,随着胁迫程度的增大,净光合速率降低的幅度也越来越大,但同一渗透胁迫程度下,NaCl比MA处理对三角叶滨藜净光合速率的影响程度小,也就是说,水分胁迫对三角叶滨藜光合速率的影响程度更大。

2.1.2 等渗盐分和水胁迫对三角叶滨藜气孔参数的影响

为了分析光合速率变化的原因,对三角叶滨藜细胞间隙CO₂浓度和L_s的变化进行了测定和计算。由图2可见,在环境溶液渗透势为-0.50 MPa时,MA处理的植株细胞间隙CO₂浓度出现明显下降的趋势,然后趋于稳定;而同样渗透胁迫的NaCl处理的植株,细胞间隙CO₂浓度略有下降,但变化并不明显(图2A)。L_s的变化趋势与之相反(图2a)。

当环境溶液渗透势下降到-1.00 MPa时,MA处理的植株细胞间CO₂浓度先迅速下降然后再上升;而等渗的NaCl处理,细胞间CO₂浓度下降后逐渐趋于稳定(图2B)。L_s的变化也呈相反趋势(图2b)。

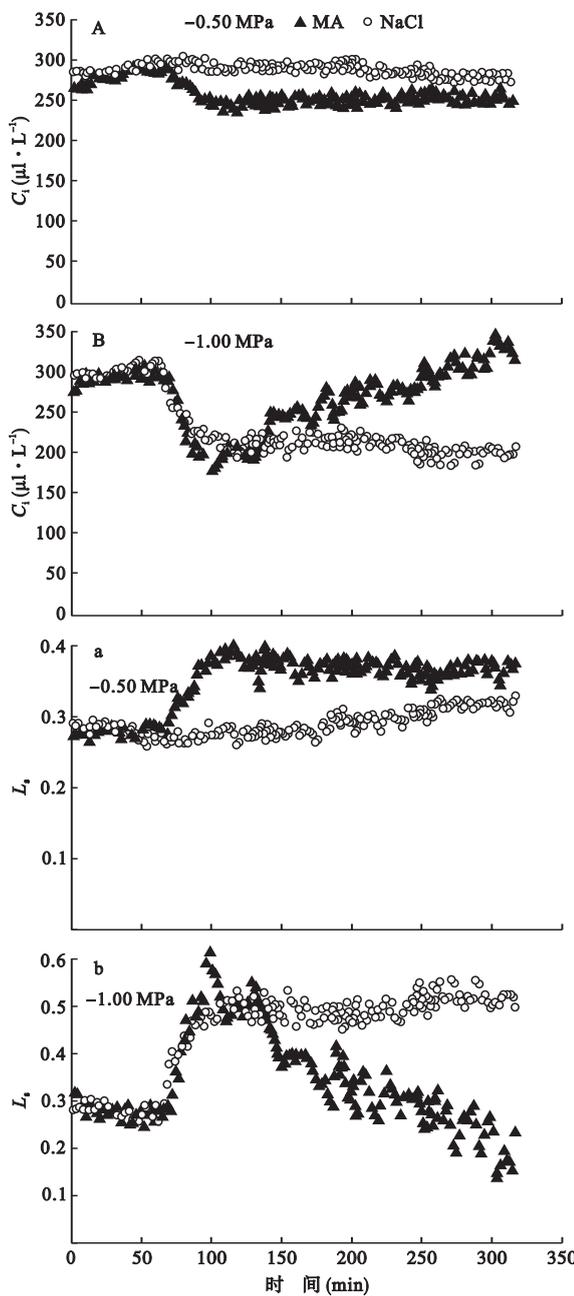


图2 等渗盐分与水分胁迫对三角叶滨藜细胞间隙CO₂浓度与L_s的影响
Fig.2 Effect of NaCl and mannitol induced osmotic stress with same osmolality on C_i and L_s of arrow-leaf saltbush

2.2 等渗盐分胁迫和水分胁迫对玉米光合作用的影响

2.2.1 等渗盐分胁迫和水分胁迫对玉米净光合速率的影响

对玉米净光合速率变化的测定发现:在根系环境溶液替换为渗透势为-0.25 MPa的溶液时,MA处理的植株净光合速率出现缓慢的下降,之后趋于稳定;而同样渗透胁迫的NaCl处理的植株,

净光合速率没有明显变化(图3a);当根系环境溶液渗透势降低到 -1.00 MPa 时,MA处理的植株净光合速率快速且大幅度下降,并很快降至0;而等渗的NaCl处理的植株,净光合速率虽然也大幅下降,但随着盐胁迫时间的延长,净光合速率出现缓慢的恢复性升高(图3b)。由此可见,随着胁迫程度的增大,净光合速率降低的幅度越来越大,但同一渗透胁迫程度下,MA比NaCl对玉米净光合速率影响程度更大。

2.2.2 等渗盐胁迫和水分胁迫对玉米气孔参数的影响 进一步分析玉米细胞间隙 CO_2 浓度和 L_s 变化发现:当环境溶液渗透势为 -0.25 MPa 时,MA处理的植株细胞间隙 CO_2 的浓度出现明显下降,然后逐渐稳定;而同样渗透势的NaCl处理的植株,细胞间隙 CO_2 的浓度也有所下降,但降幅明显比甘露醇处理要小(图4A)。当环境溶液渗透势降低到 -1.00 MPa 时,MA处理植株细胞间隙 CO_2 浓度短暂下降后迅速上升直至稳定;而等渗的NaCl处理,细胞间隙 CO_2 浓度先下降随后缓慢上升,在处理3h左右又逐渐下降(图4B)。 L_s 的变化趋势与之相反(图4a,b)。

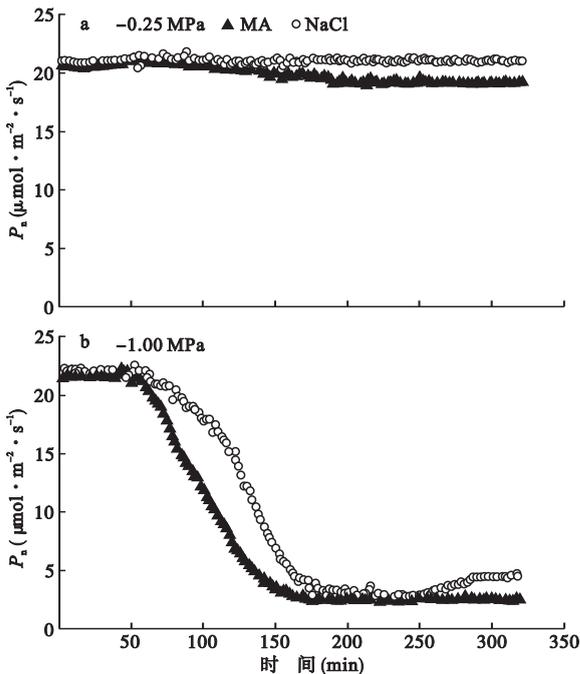


图3 等渗盐胁迫与水分胁迫对玉米净光合速率的影响
Fig.3 Effect of NaCl and mannitol induced osmotic stress with same osmolality on P_n of maize

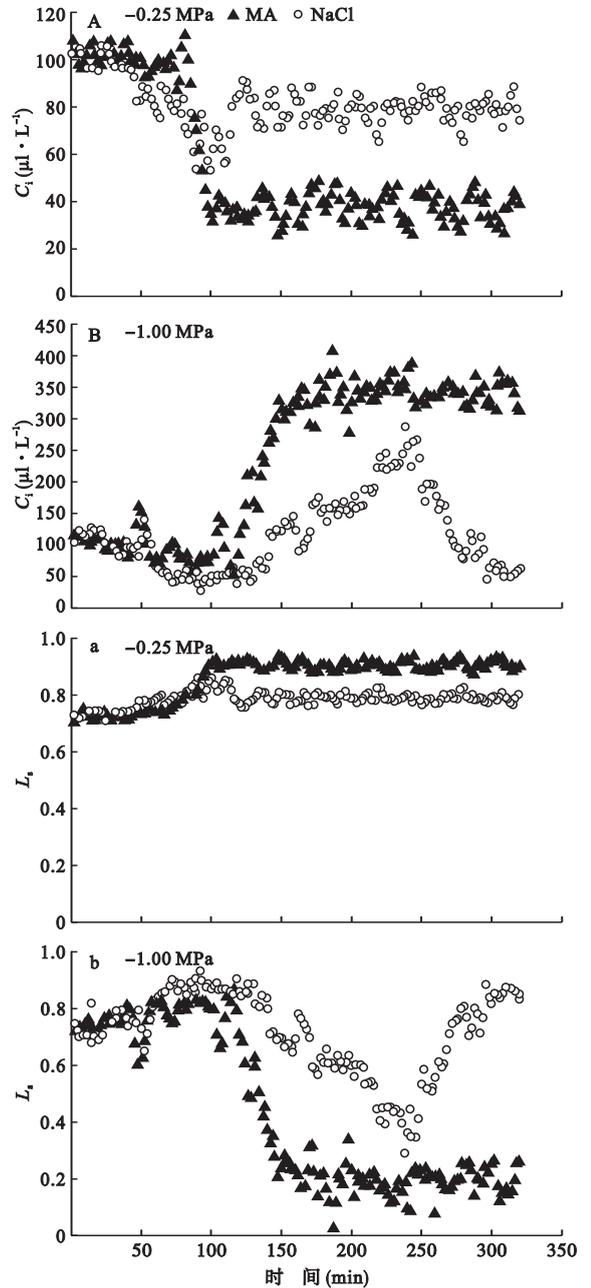


图4 等渗盐胁迫与水分胁迫对玉米细胞间 CO_2 浓度与 L_s 的影响

Fig.4 Effects of NaCl and mannitol induced osmotic stress with same osmolality on C_i and L_s of maize

2.3 等渗盐分与水分胁迫下三角叶滨藜和玉米光合速率的比较

由表1可见,随着渗透胁迫程度的增强,三角叶滨藜和玉米的净光合速率下降幅度均明显增大,但无论是耐盐的三角叶滨藜还是较耐旱的玉米,在同样根际溶液渗透势下NaCl胁迫导致的净光合速率的降幅总是低于MA。由此可以认为,水分胁迫对植物光合作用的危害要大于等渗的盐分胁迫。

表1 等渗 NaCl 和 MA 胁迫对三角叶滨藜和玉米光合速率的影响

Tab.1 Effect of NaCl and mannitol induced osmotic stress with same osmolality on P_n of arrow-leaf saltbush and maize

胁迫类型	根际溶液 渗透势 (-MPa)	三角叶滨藜			玉米		
		P_n 初值 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	P_n 终值 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	P_n 降幅 (%)	P_n 初值 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	P_n 终值 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	P_n 降幅 (%)
MA	-0.25	-	-	-	20.64±0.15	19.06±0.09	7.66
	-0.50	21.41±0.14	16.53±0.18	22.79	21.85±0.49	11.31±0.21	48.24
	-0.75	21.25±0.50	5.89±0.30	72.28	22.25±0.41	2.23±0.16	89.98
	-1.00	20.22±0.18	0.69±0.21	96.59	21.42±0.22	0.22±0.12	98.97
	-1.25	22.48±0.48	0.01±0.09	99.96	-	-	-
NaCl	-0.25	-	-	-	20.92±0.11	20.85±0.13	0.33
	-0.50	21.66±0.18	20.10±0.08	7.20	21.78±0.14	17.94±0.22	17.63
	-0.75	21.20±0.21	16.58±0.17	21.79	22.33±0.41	3.30±0.17	85.22
	-1.00	20.27±0.29	13.91±0.14	31.38	21.60±0.21	2.34±0.16	89.17
	-1.25	22.43±0.46	13.64±0.21	39.19	-	-	-

P_n 初值为胁迫处理前的净光合速率平均值, P_n 终值为胁迫处理后净光合速率趋于稳定时的平均值。

3 讨论

盐分胁迫和水分胁迫都会影响植物的光合作用,导致光合速率的降低,且随着胁迫程度的增强光合速率降低的幅度增大(常敬礼等,2008;柏新富等,2008)。植物对盐分胁迫与水分胁迫的反应有很多相同的地方,从渗透胁迫的角度看,水分胁迫与盐分胁迫对细胞造成的影响是一样的,但盐分胁迫还会进一步引起离子毒害等效应(王玮和李德全,2003)。Munns(2002)研究表明,盐分胁迫初始时对植物的不利影响是由细胞水亏缺引起的,属于水分胁迫。然而,本试验表明,不论是耐盐的三角叶滨藜还是较耐旱的玉米,在胁迫初期的几小时内水分胁迫对植物光合作用的影响总是大于等渗的盐胁迫,且二者的影响在严重胁迫(根际溶液渗透势-1.00 MPa)时存在明显区别:对于盐分胁迫,在三角叶滨藜净光合速率下降的同时伴随着细胞间隙 CO_2 浓度的降低和气孔限制值的增大,即影响光合作用的因素是气孔限制;而影响玉米净光合速率降低的因素虽在处理 50 min 后转为非气孔限制,但在胁迫处理约 3 h 后又出现细胞间隙 CO_2 浓度降低和 L_s 的升高,说明此时影响光合作用的因素再次转化为气孔限制,即光合机构的功能逐渐恢复。但对于 MA 引起的水分胁迫,伴随着净光合速率下降的是细胞间隙 CO_2 浓度的先降后升和气孔限制值的先升后降,说明在胁迫初期(从胁迫开始约 50 min 内)影响光合作用的因素是气孔限制,随后转变为非气孔限制,即光合系统受到了损伤,且在本试验的测定时间内无恢复迹象。可见,在同样条件下盐分胁迫只导致了三角叶滨藜和玉米叶片气孔开放程度的降低,

而等渗的 MA 胁迫则对叶片的光合机构产生了破坏。也就是说,在相同的渗透胁迫程度下,盐分胁迫对植物的影响要明显小于水分胁迫。分析其原因,可能与 NaCl 胁迫时植物可以通过吸收无机离子来降低细胞渗透势从而增大细胞吸水能力有关(赵可夫,1993),也可能与盐胁迫下细胞中各种离子通道蛋白和离子转运蛋白参与的细胞离子稳态重建导致的植物耐盐能力的提高有关(李平等,2003)。

本试验结果与已有的许多研究结果存在明显不一致现象。Gangopadhyay 等(1997)、马焕成和王沙生(1998)、时丽冉等(2006)的试验证明,盐分胁迫对植物生长及光合作用的影响比等渗的甘露醇(或 PEG)引起的水分胁迫伤害要大;但本试验结果却显示,NaCl 胁迫对耐盐的三角叶滨藜和较耐旱的玉米光合作用的影响程度均比等渗的 MA 胁迫轻。造成这种不一致的原因,一方面可能与处理后测定的时间不同有关,本试验为胁迫处理 350 min 以内的连续测定结果,而以往的试验多为处理几小时至几天后的测定结果;另一方面可能与胁迫处理强度、材料的选择、测定方法等的不同有关。

综合现有试验结果可以看出,NaCl 和 MA(或 PEG)虽然都可引起渗透胁迫,但在处理初期,植物对二者的调节适应机制存在明显的差异。

参考文献

- 柏新富,朱建军,张萍,等. 2008. 不同光照强度下三角叶滨藜光合作用对盐胁迫的响应. 西北植物学报, 28(9): 1823-1829.
- 常敬礼,杨德光,谭巍巍,等. 2008. 水分胁迫对玉米叶片光合作用的影响. 东北农业大学学报, 39(11): 1-5.
- 陈宣钦,刘怀攀,罗庆云,等. 2006. 耐盐性不同的野大豆

- 种子和幼苗对等渗水分和 NaCl 胁迫的响应. 南京农业大学学报, **29**(4): 28-32.
- 葛江丽, 石 雷, 谷卫彬, 等. 2007. 盐胁迫条件下甜高粱幼苗的光合特性及光系统. II. 功能调节. 作物学报, **33**(8): 1272-1278.
- 郭春芳, 孙 云, 张木清. 2008. 土壤水分胁迫对茶树光合作用-光响应特性的影响. 中国生态农业学报, **16**(6): 1413-1418.
- 郭书奎, 赵可夫. 2001. NaCl 胁迫抑制玉米幼苗光合作用的可能机理. 植物生理学报, **27**(6): 461-466.
- 惠红霞, 许 兴, 李前荣. 2003. 外源甜菜碱对盐胁迫下枸杞光合功能的改善. 西北植物学报, **23**(12): 2137-2142.
- 李平华, 张 慧, 王宝山. 2003. 盐胁迫下植物细胞离子稳态重建机制. 西北植物学报, **23**(10): 1810-1817.
- 刘 明, 亓 华, 孙世贤, 等. 2008. 水分胁迫对玉米光合性能的影响. 玉米科学, **16**(4): 86-90.
- 刘友良, 汪良驹. 1998. 植物对盐胁迫的反应和耐盐性// 余叔文, 汤章城. 植物生理和分子生物学. 北京: 科学出版社: 752-769.
- 马 闯, 张文辉, 刘新成. 2008. 等渗的盐分和水分胁迫对杠柳种子萌发的影响. 植物研究, **28**(4): 465-470.
- 马焕成, 王沙生. 1998. 胡杨对渗透胁迫和盐分胁迫的不同响应. 西南林学院学报, **18**(1): 1-7.
- 时丽冉, 芦站根, 白丽荣, 等. 2006. 等渗胁迫下 NaCl 和 PEG 对玉米幼苗伤害的研究. 玉米科学, **14**(4): 100-103.
- 宋玉伟, 赵丽英, 杨建伟. 2009. 水分胁迫下玉米幼苗光合变化和生理特性分析. 河南大学学报(自然科学版), **39**(4): 387-391.
- 王丽燕, 赵可夫. 2004. NaCl 胁迫对海蓬子离子区室化、光合作用的影响. 植物生理与分子生物学学报, **30**(1): 94-98.
- 王 玮, 李德全. 2003. 植物盐分胁迫与水分胁迫的异同. 植物生理学通讯, **39**(5): 491-492.
- 杨洪兵, 韩振海, 许雪峰. 2005. NaCl 和等渗 PEG 对苹果属植物可溶性糖含量的影响. 莱阳农学院学报, **22**(2): 105-107.
- 於丽华, 耿 贵. 2008. 等渗胁迫下 NaCl 和 PEG 对甜菜种子发芽和幼苗生长的影响. 中国糖料, (3): 33-39.
- 赵可夫. 1993. 植物抗盐生理. 北京: 科学技术出版社.
- 周 卫, 马敬坤, 王志强, 等. 2005. 等渗水分和盐胁迫对水稻幼苗叶片氮同化的影响. 武汉大学学报(理学版), **51**(4): 521-524.
- Berry JA, Downton WJS. 1982. Environmental regulation of photosynthesis// Govind J, ed. Photosynthesis (Vol. II). New York: Academic Press: 263-343.
- Gangopadhyay G, Basu S, Mukherjee BB, et al. 1997. Effects of salt and osmotic shocks on unadapted and adapted callus lines of tobacco. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, **49**: 45-52.
- Munns R. 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell and Environment*, **25**: 239-250.
- Satoh K, Smith CM, Fork DC. 1983. Effect of salinity on primary processes of photosynthesis in the red alga porphyra perforata. *Plant Physiology*, **73**: 643-647.

作者简介 谭永芹,女,1985年生,硕士研究生。主要从事植物生理生态学研究。E-mail: yongqintan@163.com

责任编辑 魏中青
