

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2011.02085

## 室外盆栽条件下盐胁迫对甜高粱光系统 II 活性的影响

王彩娟<sup>1,2</sup> 李志强<sup>3</sup> 王晓琳<sup>1,2</sup> 姜闯道<sup>1,\*</sup> 唐宇丹<sup>1</sup> 谷卫彬<sup>1</sup> 石雷<sup>1</sup>

<sup>1</sup> 中国科学院植物研究所, 北京 100093; <sup>2</sup> 中国科学院研究生院, 北京 100049; <sup>3</sup> 北京市农业职业技术学院, 北京 102442

**摘 要:** 室外盆栽条件下, 设置 2 个 NaCl 浓度(100 mmol L<sup>-1</sup> 和 200 mmol L<sup>-1</sup>), 调查盐胁迫对甜高粱光合特性和光系统 II (PSII)活性的影响。结果表明, 叶片 Na<sup>+</sup>离子含量与 Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>比随盐浓度增加和处理时间延长而增加。净光合速率( $P_n$ )、光系统 II 开放反应中心天线转化效率( $F_v'/F_m'$ )、光化学猝灭系数( $q_P$ )和光系统 II 实际光化学效率( $\Phi_{PSII}$ )随盐浓度的增加而降低, 非光化学猝灭(NPQ)随盐浓度增加而增加; 100 mmol L<sup>-1</sup>处理组的  $P_n$ 、 $F_v'/F_m'$ 、 $q_P$  和  $\Phi_{PSII}$  随处理时间延长有所恢复, 但 200 mmol L<sup>-1</sup> 处理组无此现象。光系统 II (PSII)最大光化学效率( $F_v/F_m$ )在 100 mmol L<sup>-1</sup> NaCl 处理时变化较小, 但在 200 mmol L<sup>-1</sup> NaCl 处理时明显下降。短期盐胁迫未影响荧光诱导动力学曲线, 而 200 mmol L<sup>-1</sup> NaCl 处理 5 d 后荧光诱导动力学曲线 O-K 和 O-J 相上升。进一步研究证明, PSII 的失活速率在 2 个盐浓度下均无明显变化, 而修复速率在 200 mmol L<sup>-1</sup> 盐浓度处理 5 d 后降低明显。因此, 认为室外盆栽条件下盐胁迫造成甜高粱碳同化能力降低并改变 PSII 激发能分配; 叶片 Na<sup>+</sup>离子含量的大幅增加会导致 PSII 活性下降及光抑制, 这与 PSII 失活速率无关, 主要是失活 PSII 修复速率受抑制的结果。这对外盐胁迫条件下 C<sub>4</sub> 作物的光抑制机制具有一定意义。  
**关键词:** 盐胁迫; 光合特性; 光系统 II; 甜高粱

## Effects of Salt Stress on Photosystem II Activity in Sweet Sorghum Seedlings Grown in Pots Outdoors

WANG Cai-Juan<sup>1,2</sup>, LI Zhi-Qiang<sup>3</sup>, WANG Xiao-Lin<sup>1,2</sup>, JIANG Chuang-Dao<sup>1,\*</sup>, TANG Yu-Dan<sup>1</sup>, GU Wei-Bin<sup>1</sup>, and SHI Lei<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; <sup>2</sup> Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; <sup>3</sup> Beijing Vocational College of Agriculture, Beijing 102442, China

**Abstract:** The effects of the different NaCl treatments (100 mmol L<sup>-1</sup>, 200 mmol L<sup>-1</sup>) on photosynthetic characteristics and the photosystem II (PSII) activity in sweet sorghum seedlings grown in pots outdoors were carefully investigated in this study. The Na<sup>+</sup> content and the ratio of Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup> in leaves increased significantly with increases of NaCl concentration and treatment time. The net photosynthetic rate ( $P_n$ ), the efficiency of excitation energy captured by open PSII reaction centers ( $F_v'/F_m'$ ), the photochemical quenching ( $q_P$ ) and the actual photosystem II efficiency ( $\Phi_{PSII}$ ) all decreased while the non-photochemical quenching (NPQ) increased greatly with the increasing of NaCl concentration. In addition,  $P_n$ ,  $F_v'/F_m'$ ,  $q_P$ , and  $\Phi_{PSII}$  had an ameliorative trend in the 100 mmol L<sup>-1</sup> NaCl treatment, but this phenomenon did not appear in 200 mmol L<sup>-1</sup> NaCl treatment. The maximum quantum yield of photosystem II photochemistry ( $F_v/F_m$ ) was slightly affected in 100 mmol L<sup>-1</sup> NaCl treatment, whereas distinct decreased in 200 mmol L<sup>-1</sup> NaCl treatment. The chlorophyll fluorescence kinetic curves exhibited no changes at the beginning of NaCl treatment, while the rising speeds of O-K and O-J phases increased markedly in the 200 mmol L<sup>-1</sup> NaCl treatment after five days. Furthermore, the photoinactivation rate of PSII did not change in both treatments while the repair rate was depressed significantly after five days treatment of 200 mmol L<sup>-1</sup> NaCl. Therefore, we suggest that under salt stress the decrease of carbon assimilation in leaves of sweet sorghum seedlings grown in pots outdoors is mainly due to the accumulation of Na<sup>+</sup>, and salt stress alters the excited energy distribution. During salt stress outdoors, the decline of PSII activity is majorly attributed to the depression of the repair rate of the photoinactivated PSII, rather than the photoinactivation rate under high light. It is helpful to understand the mechanisms of photoinhibition in C<sub>4</sub> crop outdoors under salt stress to some extent.

本研究由国家自然科学基金项目(30871455)和作物生物学国家重点实验室开放基金项目(2010KF04)资助。

\* 通讯作者(Corresponding author): 姜闯道, E-mail: jcdao@ibcas.ac.cn

Received(收稿日期): 2011-03-15; Accepted(接受日期): 2011-06-25; Published online(网络出版日期): 2011-07-28.

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20110728.1003.016.html>

**Keywords:** Salt stress; Photosynthetic characteristics; Photosystem II; Sweet sorghum

目前,土壤盐渍化使全世界的农业生产都面临着巨大的威胁。全球盐渍化土地约 9.55 亿公顷,亚洲因盐碱化减产的土地有 1 亿公顷<sup>[1]</sup>。在中国,各种盐渍化土地面积约 0.1 亿公顷,占总耕地面积的 1/10。并且,由于灌溉不当造成的耕地次生盐渍化仍在不断增加。因此,研究盐胁迫对作物的影响及适应机制是利用我国盐渍化土地的一项紧迫任务。

盐胁迫一般包括渗透胁迫和离子胁迫<sup>[2]</sup>,因此盐胁迫条件下的植物必须同时克服生理干旱和离子毒害,并维持细胞内的离子平衡。关于盐胁迫影响植物光合特性方面的报道很多<sup>[3-6]</sup>,但就盐胁迫引起净光合速率下降的主要原因并没有达成统一认识。光合作用通过两个光系统(PSII 和 PSI)将光能转化为化学能,其中,光系统 II 被认为对环境胁迫尤其敏感,在植物响应环境胁迫过程中发挥重要作用<sup>[7]</sup>。因此,前人就盐胁迫对 PSII 的影响进行了广泛研讨,迄今围绕盐胁迫对不同植物品种、植物组织光系统 II 光化学效率的影响有许多报道,但结论并不一致。近来,越来越多的研究认为单独盐胁迫并不影响光系统 II 活性<sup>[8-9]</sup>,但也有人坚持盐胁迫会抑制光系统 II 的活性<sup>[10-11]</sup>,并认为 NaCl 胁迫引起的光系统活性的下降分为快速和缓慢两个阶段,快速下降发生在盐胁迫后几分钟内,主要是渗透胁迫引起的活性下降,这种下降是可修复的;缓慢下降是在盐胁迫几小时后发生的不可修复的活性下降,主要原因是离子毒害引起的蛋白降解<sup>[12]</sup>。

事实上,另一个在盐胁迫条件下影响光系统 II 活性的重要因素是强光。田间条件下盐胁迫往往与强光共同作用,因此强光是理解植物在生长环境中抵抗盐胁迫时不得不考虑的一个重要因素。生长在田间的植物每天中午都会经历几个小时的强光,在此期间植物捕获的光能远远大于其光合作用固定的能量,如果这部分过剩光能不能被有效耗散,就会产生“光抑制”,即光系统 II (PSII)反应中心失活<sup>[13-14]</sup>。许多研究表明盐胁迫与强光同时作用时更容易诱导光抑制和 PSII 失活<sup>[15-17]</sup>。实际上,光下光系统 II (PSII)反应中心的失活和修复是同时进行的,PSII 反应中心的活性是失活和修复共同作用的结果。正常生长条件下,失活速率较低时,PSII 能够被很快修复,反应中心不会表现出失活;胁迫条件下,失活速率大于修复速率而导致 PSII 反应中心部分失活。近期,

一些研究认为盐胁迫下 PSII 失活与失活速率无关,主要通过抑制失活 PSII 反应中心的修复过程从而加剧光抑制<sup>[18-20]</sup>。但关于盐胁迫下 PSII 反应中心失活机制的研究大都采用极端光强和离体材料或蓝藻细胞,对这些材料进行盐胁迫处理时易造成局部高盐环境,而实际上活体植物存在明显的离子分配和区域化,细胞和叶绿体内未必能达到类似离体实验的高盐浓度,所以这些结果是否适用于生长在田间全光照条件下的活体植物材料,还有待于进一步研究。因此,我们希望了解在田间全光照条件下盐胁迫是否抑制光系统 II (PSII)活性及其影响机制。

甜高粱(*Sorghum bicolor* L.)属于 C<sub>4</sub> 植物,具有很高的净光合速率,作为高光效作物越来越引起人们的关注。甜高粱具有抗旱、耐涝、耐盐碱等优良特性<sup>[21]</sup>,利用盐渍化土地种植甜高粱对盐渍化土地的利用有重要意义。本实验研究了全光照和盐胁迫条件下甜高粱的光合特性和光系统 II 活性的变化及机制,为利用盐渍土地发展甜高粱生产提供必要的理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料与设计

2009—2010 年 5 月至 9 月在中国科学院植物研究所试验地。将甜高粱品种考利种子播于蛭石中,发芽期正常浇水。当幼苗长到二叶期时,每周浇 2 次营养液。待小苗长出 4 片叶子后移至盛有 Hoagland 营养液的塑料桶(15 cm×20 cm)中培养。每桶 1 株,每 3 d 更换 1 次营养液,当幼苗长到具有 2 片较大功能叶时,挑选生长状态相对一致的植株进行盐胁迫处理。

设 3 个处理,将 NaCl 溶于 Hoagland 营养液中配制成不同浓度的溶液,其中 NaCl 浓度分别为 0、100 和 200 mmol L<sup>-1</sup>。将各处理同叶位的功能叶标定后,于盐胁迫第 1 天(开始处理 2 h 后)和第 5 天分别进行各项生理指标的测量,每个处理至少 5 个重复。

### 1.2 离子含量的测定

早晨 8:00 (第 1 天取样在盐胁迫 2 h 后)取样,以蒸馏水迅速洗净其表面灰尘,置烘箱中,105℃杀青 15 min 后 85℃连续烘 48 h,将烘干后的样品置研钵中迅速研磨成粉末,保存于干燥瓶中用于离子测定。精确称量样品 0.1000 g,用 6 mL 浓硝酸消化过

夜后, 用去离子水定容至 100 mL, 以原子吸收分光光度计(Perkin Elmer 5100PC)测定  $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$  离子含量。

### 1.3 气体交换参数的测定

选择 6~7 月份晴朗的天气于上午 8:00~11:00 用便携式光合作用测定系统(Li-6400 USA)在  $1\ 200\ \mu\text{mol}\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$  的光强下测定净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )等参数。 $\text{CO}_2$  浓度为  $380\ \mu\text{mol}\ \text{mol}^{-1}$ , 湿度控制在 75%。每个处理设 5 个重复。

### 1.4 叶绿素荧光参数的测定

用便携式光合作用测定系统(LI-6400 USA)和 Handy-PEA 连续激发式荧光仪(Hansatech, 英国)测定以下参数。用充分暗适应叶片在弱调制光下诱导产生初始荧光( $F_0$ ), 此时 PSII 反应中心全部处于开放状态。在  $F_0$  之后用强饱和脉冲光( $3\ 500\ \mu\text{mol}\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$ )激发, 使原初电子受体  $\text{Q}_A$  全部处于还原状态, 测得最大荧光值( $F_m$ )。光合速率测定过程中, 在施加作用光( $1\ 200\ \mu\text{mol}\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$ )的同时使用饱和脉冲光使  $\text{Q}_A$  处于瞬时最大还原状态得到的荧光值为  $F_m'$ , 当荧光下降到稳态时的值称为稳态荧光( $F_s$ )。据此可分别按照下式计算暗适应下 PSII 最大光化学效率( $F_v/F_m$ )、开放反应中心的转化效率( $F_v'/F_m'$ )、光化学猝灭系数( $q_p$ )、PSII 实际光化学效率( $\Phi_{\text{PSII}}$ )和非光化学猝灭( $\text{NPQ}$ )<sup>[22-23]</sup>。 $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ ,  $F_v'/F_m' = (F_m' - F_0')/F_m'$ ,  $q_p = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_0')$ ,  $\Phi_{\text{PSII}} = (F_m' - F_s)/F_m'$ ,  $\text{NPQ} = F_m/F_m' - 1$ 。

叶片经过一晚暗适应后早晨 8:00 测定最大光化学效率, 下午 14:00 及傍晚 18:00 测定植株暗适应 15 min 后的最大光化学效率。参照 Jiang 等<sup>[24-25]</sup>的方法。每个处理设 10 个重复。

### 1.5 PSII 失活速率( $K_i$ )与修复速率( $K_r$ )的测定

参照 Lee 和 He 等<sup>[26-27]</sup>的方法并稍加修改。

#### 1.5.1 林肯霉素的吸收

用直径为 2 cm 的打孔

器避开主脉将不同处理的新鲜叶片打成大小一致的叶圆片, 在弱光条件下( $10\ \mu\text{mol}\ \text{Photons}\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$ )于  $3\ \text{mmol}\ \text{L}^{-1}$  的林肯霉素溶液中浸泡 3 h。

1.5.2 测定叶绿素荧光 将叶片暗适应 15 min 左右用 Handy PEA 测定叶圆片叶绿素荧光。将叶圆片正面朝上漂浮于等渗溶液上, 置  $1\ 600\ \mu\text{mol}\ \text{Photons}\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$  光强下照光, 每隔一定时间测定功能反应中心比例  $f$  (functional reaction ratio), 至  $f$  值变为初始的一半以下。根据测定的林肯霉素作用下和无林肯霉素作用下叶片的  $f$  值的变化(图 1), 按照 Lee 和 He 等的方法计算 PSII 失活速率( $K_i$ )与修复速率( $K_r$ )。

失活速率:  $f = \exp(-K_i \times X)$ ; 修复速率:  $f = K_r/(K_r + K_i) + (1 - K_r/(K_r + K_i)) \times \exp[-(K_r + K_i) \times X]$

### 1.6 数据分析

通过 SPSS (Version 13.0)进行数据方差分析(One-way ANOVA)检验差异显著性( $P=0.05$ )。

## 2 结果与分析

### 2.1 盐胁迫对叶片 $\text{Na}^+$ 离子含量和 $\text{Na}^+/\text{K}^+$ 的影响

如图 2 所示, 盐处理第 1 天, 甜高粱叶片  $\text{Na}^+$  含量和  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  在 3 组处理中无明显变化。经过 5 d 盐处理之后,  $\text{Na}^+$  含量和  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  均随着 NaCl 浓度的增加而显著增加。其中, 与对照相比, 第 5 天  $100\ \text{mmol}\ \text{L}^{-1}$  NaCl 处理的  $\text{Na}^+$  含量增加了 3 倍左右,  $200\ \text{mmol}\ \text{L}^{-1}$  NaCl 处理的  $\text{Na}^+$  含量增加了 13 倍(图 2-A);  $100\ \text{mmol}\ \text{L}^{-1}$  NaCl 处理后  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  则提高了 2 倍, 在  $200\ \text{mmol}\ \text{L}^{-1}$  NaCl 浓度下  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  增加了 12 倍左右(图 2-B)。这说明  $200\ \text{mmol}\ \text{L}^{-1}$  NaCl 浓度下叶片的  $\text{Na}^+$  离子积累远远大于  $100\ \text{mmol}\ \text{L}^{-1}$  NaCl 处理组。

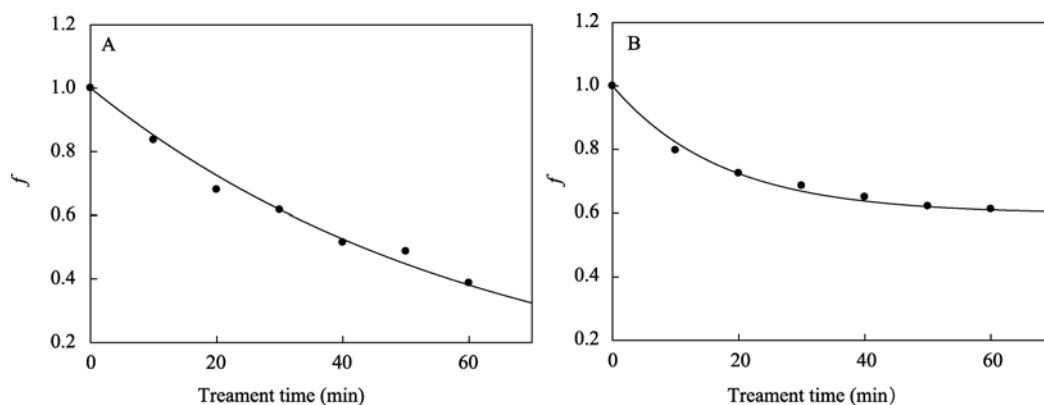


图 1 在加林肯霉素(A)与不加林肯霉素(B)条件下  $f$  值随处理时间的变化曲线  
Fig. 1 Changes of  $f$ -value with treatment time in the present (A) and absent (B) of lincomycin

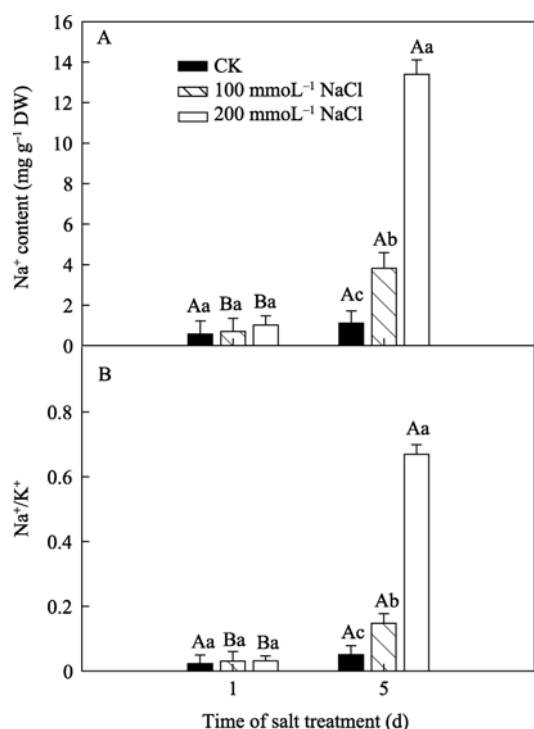


图2 不同浓度NaCl对甜高粱叶片Na<sup>+</sup>离子含量(A)和Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>(B)的影响

Fig. 2 Effects of different NaCl concentrations on Na<sup>+</sup> content (A) and Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup> ratio (B) in leaf of sweet sorghum

不同大、小写字母分别代表处理时间和NaCl处理后叶片Na<sup>+</sup>离子含量和Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>的差异显著( $P=0.05$ )。平均值 $\pm$ SE,  $n=5$ 。

Bars superscripted by different capital letters and lowercase letters are significantly different at  $P<0.01$  and  $P<0.05$  for each parameter and each treatment time, respectively, based on One-way ANOVA ( $P=0.05$ ), Means $\pm$ SE,  $n=5$ .

## 2.2 盐胁迫对叶片净光合速率和气孔导度的影响

如图3所示, 盐处理后叶片净光合速率( $P_n$ )和气

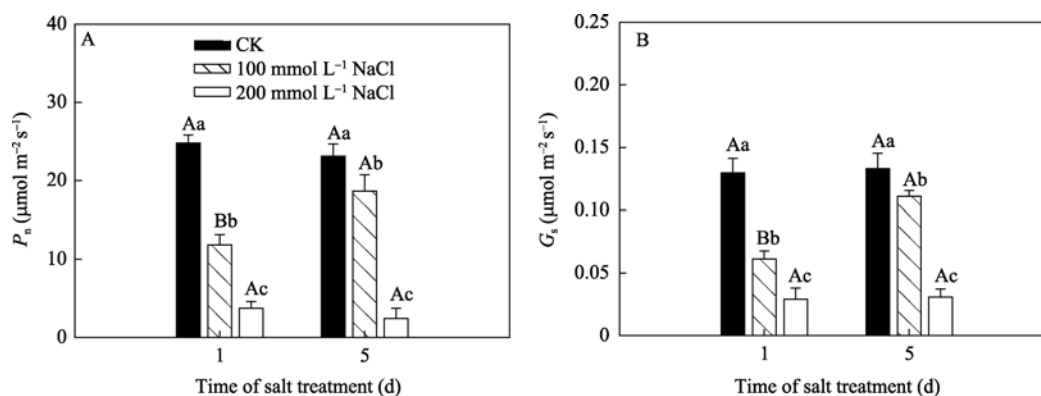


图3 不同浓度NaCl对甜高粱叶片净光合速率( $P_n$ )(A)和气孔导度( $G_s$ )(B)的影响

Fig. 3 Effects of different NaCl concentrations on photosynthetic rate( $P_n$ )(A) and stomatal conductance( $G_s$ )(B) in leaf of sweet sorghum

不同大、小写字母分别代表处理时间和NaCl处理后叶片净光合速率( $P_n$ )和气孔导度( $G_s$ )的差异显著( $P=0.05$ )。平均值 $\pm$ SE,  $n=5$ 。  
Bars superscripted by different capital letters and lowercase letters are significantly different at  $P<0.01$  and  $P<0.05$  for each parameter and each treatment time, respectively, based on One-way ANOVA( $P=0.05$ ), Means $\pm$ SE,  $n=5$ .

孔导度( $G_s$ )明显下降, 并且 200 mmol L<sup>-1</sup> NaCl 处理下降程度远远大于 100 mmol L<sup>-1</sup> NaCl 处理。盐处理第 1 天, 100 mmol L<sup>-1</sup> NaCl 处理组的  $P_n$  与对照相比下降 50% 以上, 而 200 mmol L<sup>-1</sup> NaCl 处理组  $P_n$  下降 85% 左右。到第 5 天, 100 mmol L<sup>-1</sup> NaCl 处理组的  $P_n$  明显恢复, 与对照相比仅仅下降约 25%, 而 200 mmol L<sup>-1</sup> NaCl 处理组  $P_n$  则持续下降到对照的 10% 左右。气孔导度( $G_s$ )的变化规律与净光合速率( $P_n$ )相似。说明盐处理明显降低了甜高粱的碳同化能力, 100 mmol L<sup>-1</sup> NaCl 处理下光合能力能够得到恢复且维持较高水平, 但 200 mmol L<sup>-1</sup> NaCl 处理下其叶片几乎丧失光合能力。

## 2.3 盐胁迫对荧光猝灭动力学的影响

如图 4 所示, 盐处理第 1 天时, 叶片 PSII 开放中心转化效率( $F_v'/F_m'$ )、实际光化学量子效率( $\Phi_{PSII}$ )和光化学猝灭系数( $q_p$ )与对照相比均有显著下降, 非光化学猝灭( $NPQ$ )则显著增加。盐胁迫 5 d 时, 100 mmol L<sup>-1</sup> NaCl 处理除  $F_v'/F_m'$  没有显著恢复完外, 其余参数与第 1 天相比均有明显改善; 与之相反, 200 mmol L<sup>-1</sup> NaCl 处理除光化学猝灭系数( $q_p$ )与第 1 天相比无显著变化外,  $F_v'/F_m'$  和  $\Phi_{PSII}$  持续降低, 非光化学猝灭( $NPQ$ )持续增加。

## 2.4 盐胁迫对最大光化学效率的影响

如图 5 所示, 盐处理第 1 天, 8:00 测得的叶片最大光化学效率( $F_v/F_m$ )在 2 个浓度盐胁迫条件下与对照相比无变化; 14:00 和 18:00 分别测得的  $F_v/F_m$  随 NaCl 浓度升高而降低。盐处理第 5 天, 8:00 的  $F_v/F_m$  在 2 个 NaCl 浓度处理下均持续下降, 其中, 与对照

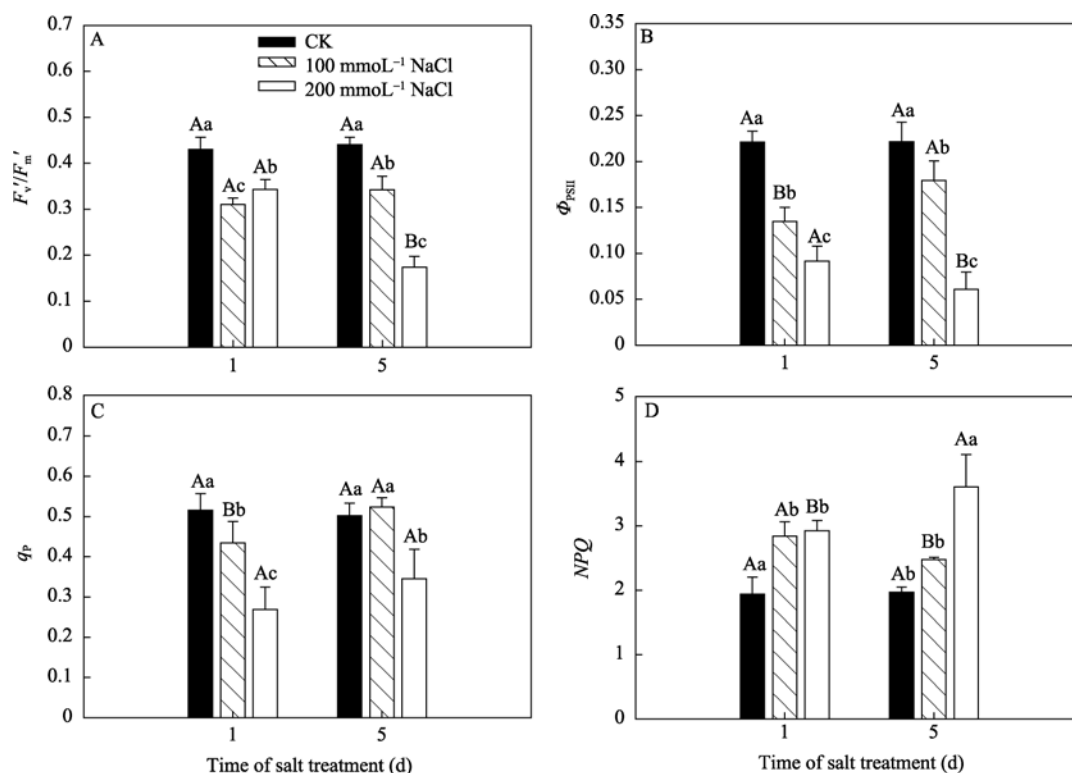


图 4 不同浓度 NaCl 对甜高粱叶片实际光化学效率( $F_v'/F_m'$ )(A)、实际光化学量子效率( $\Phi_{PSII}$ )(B)、光化学猝灭( $q_p$ )(C)和非光化学猝灭( $NPQ$ )(D)的影响

Fig. 4 Effects of different NaCl concentrations on the efficiency of excitation energy captured by open PSII reaction centers ( $F_v'/F_m'$ )(A), the actual photo system II efficiency ( $\Phi_{PSII}$ )(B), photochemical quenching ( $q_p$ )(C), and non-photochemical quenching ( $NPQ$ )(D) in leaf of sweet sorghum

不同大、小写字母分别代表处理时间和 NaCl 处理后叶片 PSII 开放反应中心转化效率( $F_v'/F_m'$ )、实际光化学量子效率( $\Phi_{PSII}$ )、光化学猝灭系数( $q_p$ )和非光化学猝灭( $NPQ$ )的差异显著性( $P=0.05$ )。平均值 $\pm$ SE,  $n=5$ 。

Bars superscripted by different capital letters and lowercase letters are significantly different at  $P<0.01$  and  $P<0.05$  for each parameter and each treatment time, respectively, based on One-way ANOVA( $P=0.05$ ), Means $\pm$ SE,  $n=5$ .

组相比 100 mmol L<sup>-1</sup> NaCl 处理  $F_v'/F_m'$  下降约 0.05, 200 mmol L<sup>-1</sup> NaCl 处理组则下降 0.2 左右; 14:00 时, 100 mmol L<sup>-1</sup> NaCl 处理的  $F_v'/F_m'$  有所恢复(与对照组相比降幅从 0.08 缩短为 0.04), 而 200 mmol L<sup>-1</sup> NaCl 处理的  $F_v'/F_m'$  持续下降(与对照组相比降幅从 0.18 增加为 0.38); 18:00 的结果与 14:00 变化趋势一致。以上结果说明强光与盐胁迫交互作用时, 100 mmol L<sup>-1</sup> NaCl 处理对 PSII 最大光化学效率的影响不大, 中午的光抑制情况容易恢复。但 NaCl 浓度达到 200 mmol L<sup>-1</sup> 时 PSII 最大光化学效率发生明显下降, 并且中午光抑制持续加重, 受损的 PSII 反应中心在一天内不能完全恢复。

## 2.5 盐胁迫对叶绿素荧光诱导动力学曲线的影响

如图 6 所示, 盐胁迫第 1 天, 叶片叶绿素荧光诱导曲线在 3 个处理间几乎无差异。到盐胁迫第 5 天,

100 mmol L<sup>-1</sup> NaCl 处理的  $V_t$  (对数形式时间坐标的叶绿素荧光诱导曲线)和  $W$  (线性形式时间坐标的叶绿素荧光诱导曲线)与对照相比差异较小, 而 200 mmol L<sup>-1</sup> NaCl 处理的叶绿素荧光诱导曲线上速度加快, 尤其 300  $\mu$ s、2 ms 和 30 ms 三个特征位点的相对荧光产量大幅提高; 同时  $W$  相差异明显增加。说明 200 mmol L<sup>-1</sup> NaCl 处理导致供体侧和受体侧电子传递均受阻, 而且放氧复合物失活。

## 2.6 盐胁迫对 PSII 失活速率( $K_i$ )和修复速率( $K_r$ )的影响

如图 7 所示, 盐处理第 1 天, PSII 失活速率和修复速率在 3 个处理间无明显差异。处理第 5 天, 叶片 PSII 失活速率亦无明显变化, 均维持在 0.15 左右; 但修复速率有所下降, 与对照组相比 200 mmol L<sup>-1</sup> NaCl 处理组的降幅大于 100 mmol L<sup>-1</sup> NaCl 处理组。以上数据证明全日照条件下盐胁迫明显抑制甜高粱

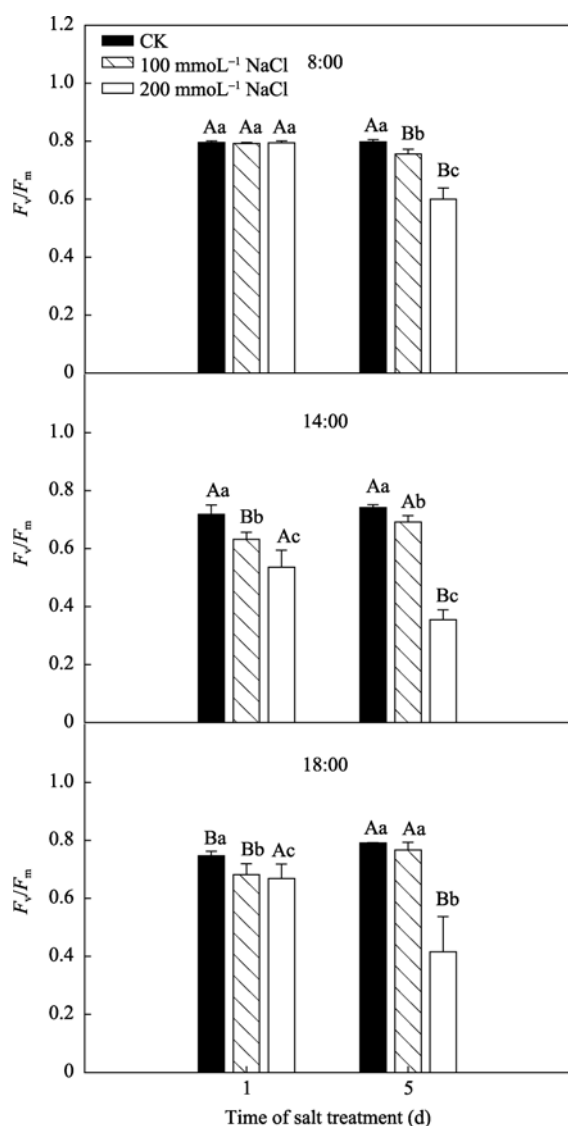


图 5 不同浓度 NaCl 对甜高粱叶片最大光化学效率( $F_v/F_m$ )的影响

Fig. 5 Effects of different NaCl concentrations on the maximum quantum yield of photosystem II photochemistry ( $F_v/F_m$ ) in leaf of sweet sorghum

不同大、小写字母分别代表胁迫时间和 NaCl 处理后叶片最大光化学效率( $F_v/F_m$ )的差异显著( $P=0.05$ )。平均值 $\pm$ SE,  $n=5$ 。

Bars superscribed by different capital letters and lowercase letters are significantly different at  $P<0.01$  and  $P<0.05$  for each parameter and each treatment time, respectively, based on One-way ANOVA ( $P=0.05$ ), Means $\pm$ SE,  $n=5$ .

PSII 的修复速率而不是失活速率。

### 3 讨论

植物在适应盐胁迫过程中分为两个阶段。渗透调节阶段, 主要表现新生叶片生长受抑制; 离子调节阶段, 主要表现老叶加速衰老<sup>[28]</sup>。本研究中盐处理第 1 天,  $\text{Na}^+$ 离子在叶片中积累很少(图 2), 但叶片的净光合速率( $P_n$ )在 2 个浓度的盐胁迫条件下均大

幅度降低(图 3), 说明此时 2 个处理组光合能力的下降原因均为盐胁迫导致的水分亏缺。100 mmol L<sup>-1</sup> NaCl 处理 5 d 后功能叶净光合速率( $P_n$ )仍维持在较高水平(图 3),  $\text{Na}^+$ 离子含量和  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ 维持在较低水平(图 2); 而 200 mmol L<sup>-1</sup> NaCl 处理组的功能叶  $\text{Na}^+$ 离子含量和  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ 急速积累(图 1), 叶片明显变黄、坏死和干枯, 净光合速率( $P_n$ )几乎降为 0 (图 2)。这些结果说明甜高粱有一定的耐盐性, 即使 NaCl 浓度达到 100 mmol L<sup>-1</sup> 时仍能维持光合能力, 在 100 mmol L<sup>-1</sup> NaCl 浓度下净光合速率的减少的主要原因可能是渗透胁迫而非离子伤害; 200 mmol L<sup>-1</sup> NaCl 浓度下净光合速率大幅降低的主要原因可能与  $\text{Na}^+$ 离子积累和  $\text{K}^+$ 离子流失导致的离子毒害有关。

光既是光合作用的能源, 同时强光也会造成光抑制和光破坏。因此, 为了适应自然条件下的强光环境, 植物往往通过各种调节机制来克服强光的消极影响, 保护 PSII 免受破坏<sup>[29-30]</sup>。本研究中, 盐胁迫条件下甜高粱叶片  $F_v'/F_m'$ 、 $\Phi_{\text{PSII}}$  和  $q_p$  均明显下降, 而  $NPQ$  显著高于对照(图 4), 说明盐胁迫会改变甜高粱叶片光系统 II 的激发能分配方式, 通过提高热耗散消耗过多激发能来适应盐胁迫环境。这一结果与之前我们关于盐胁迫对甜高粱幼苗影响的研究结果一致<sup>[31]</sup>。我们还证明严重盐胁迫和强光交互作用很容易导致甜高粱发生光抑制, 如 200 mmol L<sup>-1</sup> NaCl 胁迫 5 d 后 PSII 最大光化学效率大幅度下降, 并且这种光抑制在经过一昼夜修复后没有完全恢复, 还有逐渐加重的趋势(图 5); 另一方面, 叶绿素荧光诱导曲线的结果(图 6)也证明 200 mmol L<sup>-1</sup> NaCl 胁迫条件下 PSII 放氧复合物失活, 供体侧及受体侧电子传递受阻。因此, 我们的数据揭示甜高粱在重度盐胁迫下光系统 II 反应中心确实失活, 而且是逐步积累形成的。

为了进一步了解盐胁迫导致 PSII 光合机构受损的机制, 我们分别测定了不同盐胁迫条件下 PSII 反应中心的失活速率和修复速率。本研究表明两个盐浓度条件下甜高粱叶片的 PSII 失活速率并没有明显变化, 但修复速率与对照相比下降, 且下降程度随着盐浓度的增加而加大(图 7), 证明盐胁迫与全光照交互作用下 PSII 活性的下降与失活速率无关, 是修复速率降低的结果。换句话说, 盐胁迫与强光共同作用下表现出来的 PSII 最大光化学效率的下降(图 5)是修复过程受抑制。本研究中, 100 mmol L<sup>-1</sup> NaCl

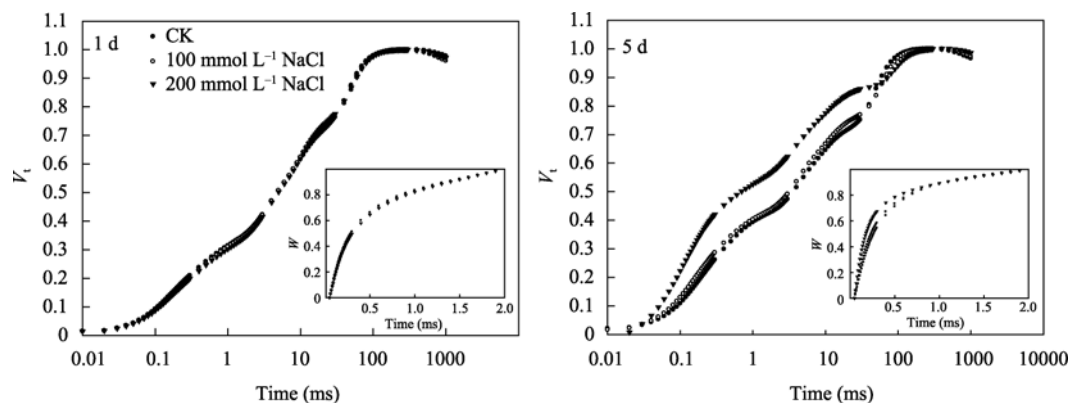


图 6 不同浓度 NaCl 处理 1 d 和 5 d 时对甜高粱叶片快速荧光诱导动力学曲线( $V_t$ : 相对荧光产量, 时间坐标为对数形式;  $W$ : O-J 相间相对荧光产量, 时间坐标为线性形式)的影响

Fig. 6 Effects of different NaCl concentrations on the rise kinetics of chlorophyll *a* fluorescence transients ( $V_t$ : relative variable fluorescence plotted on logarithmic time scale;  $W$ : relative variable fluorescence between O-J phases plotted on a linear time scale) in leaf of sweet sorghum after 1 d and 5 d

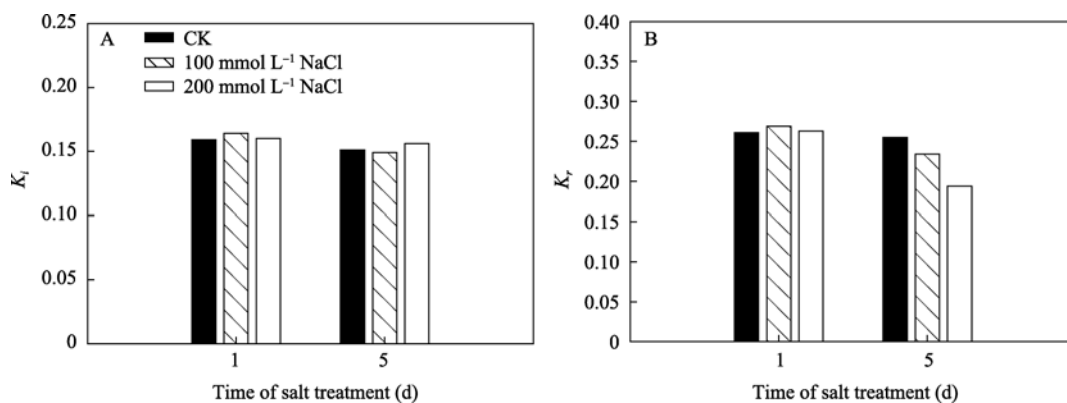


图 7 不同浓度 NaCl 对甜高粱叶片 PSII 失活速率( $K_i$ )、(A)和修复速率( $K_r$ )、(B)的影响

Fig. 7 Effects of different NaCl concentrations on the rates of PSII photoinactivation ( $K_i$ ), (A) and repair of photoinactivation ( $K_r$ ), (B) in leaf of sweet sorghum

处理的 PSII 修复速率在第 5 天尽管也受到了一定程度的抑制, 但 8:00 的最大光化学效率( $F_v/F_m$ )与对照相比却下降很少, 因此推测其受损的 PSII 在夜间得到有效修复。对 200 mmol L<sup>-1</sup> NaCl 处理来说, 因其 PSII 的修复速率受到较严重的抑制, 所以夜间不足以使其受损 PSII 得以较好修复。故严重盐胁迫条件下 PSII 的失活积累现象比中度盐胁迫更加明显。

#### 4 结论

室外盆栽条件下叶片 Na<sup>+</sup>离子积累造成甜高粱碳同化能力的降低并改变了 PSII 激发能分配; 叶片 Na<sup>+</sup>离子含量的大幅增加还会导致 PSII 活性下降及光抑制, 但这与 PSII 失活速率无关, 主要是失活 PSII 修复速率受抑制的结果。这对理解户外盐胁迫条件下 C<sub>4</sub> 作物的光抑制机制具有一定意义。

#### References

- [1] Rao P S, Mishra B, Gupta S R, Rathore A. Reproductive stage tolerance to salinity and alkalinity stresses in rice genotypes. *Plant Breed*, 2008, 127: 256–261
- [2] Munns R. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell Environ*, 2002, 25: 239–250
- [3] Qiu N W, Lu Q T, Lu C M. Photosynthesis, photosystem II efficiency and the xanthophylls cycle in the salt-adapted halophyte *Atriplex centralasiatica*. *New Phytol*, 2003, 159: 479–486
- [4] Koyro H W. Effect of salinity on growth, photosynthesis, water relations and solute composition of the potential cash crop halophyte *Plantago coronopus* (L.). *Environ Exp Bot*, 2006, 56: 136–146

- [5] Wei Y, Xu X, Tao H, Wang P. Growth performance and physiological response in the halophyte *Lycium barbarum* grown at salt-affected soil. *Ann Appl Biol*, 2006, 149: 263–269
- [6] Liu J, Shi D C. Photosynthesis, chlorophyll fluorescence, inorganic ion and organic acid accumulations of sunflower in responses to salt and salt-alkaline mixed stress. *Photosynthetica*, 2010, 48: 127–134
- [7] Baker N R. A possible role for photosystem-II in environmental perturbations of photosynthesis. *Plant Physiol*, 1991, 81: 563–570
- [8] Lu C, Jiang G, Wang B, Kuang T. Photosystem II photochemistry and photosynthetic pigment composition in salt-adapted halophyte *Artemisia anethifolia* grown under outdoor conditions. *J Plant Physiol*, 2003, 160: 403–408
- [9] Demiral T, Türkan I. Exogenous glycinebetaine affects growth and proline accumulation and retards senescence in two rice cultivars under NaCl stress. *Environ Exp Bot*, 2006, 56: 72–79
- [10] Santos C V. Regulation of chlorophyll biosynthesis and degradation by salt stress in sunflower leaves. *Hortscience*, 2004, 103: 93–99
- [11] Jiang Q, Roche D, Monaco T A, Durham S. Gas exchange, chlorophyll fluorescence parameters and carbon isotope discrimination of 14 barley genetic lines in response to salinity. *Field Crops Res*, 2006, 96: 269–278
- [12] Suleyman I, Allakhverdiev, Murata N. Salt stress inhibits photosystems II and I in cyanobacteria. *Photosynth Res*, 2008, 98: 529–539
- [13] Powles S B. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Annu Rev Plant Physiol*, 1984, 35: 15–44
- [14] Long S P, Humphries S, Falkowski P G. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1994, 19: 1083–1090
- [15] Masojidek J, Hall D O. Salinity and drought stresses are amplified by high irradiance in sorghum. *Photosynthetica*, 1992, 27: 159–171
- [16] Melgar J C, Guidi L, Remorini D, Agati G, Degl'Innocenti E, Castelli S, Baratto M C, Faraoni C, Tattini M. Antioxidant defenses and oxidative damage in salt-treated olive plants under contrasting sunlight irradiance. *Tree Physiol*, 2009, 29: 1187–1198
- [17] Demmig-Adams B, Adams W W III. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1992, 43: 599–626
- [18] Allakhverdiev S I, Nishiyama Y, Miyairi S, Yamamoto H, Inagaki N, Kanesaki Y, Murata N. Salt stress inhibits the repair of photo-damaged photosystem II by suppressing the transcription and translation of *psbA* gene in *Synechocystis*. *Plant Physiol*, 2002, 130: 1443–1453
- [19] Murata N, Takahashi S, Nishiyama Y, Allakhverdiev S I. Photoinhibition of photosystem II under environmental stress. *Biochim Biophys Acta*, 2007, 1767: 414–421
- [20] Nishiyama Y, Suleyman I, Allakhverdiev S I, Yamamoto H, Hayashi H, Murata N. Singlet oxygen inhibits the repair of photosystem II by suppressing the translation elongation of the D1 protein in *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Biochemistry*, 2004, 43: 11321–11330
- [21] Li D-J(黎大爵), Liao F-S(廖馥荪). Sweet Sorghum and Utility (甜高粱及其利用). Beijing: Science Press, 1992. p 17 (in Chinese)
- [22] Schreiber U, Bflger W, Neubauer C. Chlorophyll fluorescence as a nonintrusive indicator for rapid assessment of *in vivo* photosynthesis. In: Schulze E D, Caldwell M M, eds. Ecophysiology of Photosynthesis. Berlin: Springer-Verlag, 1994. pp 49–70
- [23] Demmig A B, Adams W W III. Xanthophyll cycle and light stress in nature: uniform response to excess direct sunlight among higher plant species. *Planta*, 1996, 198: 460–470
- [24] Jiang C D, Li P M, Gao H Y, Qi Z, Jiang G M, Li L H. Enhanced photoprotection at the early stages of leaf expansion in field-grown soybean plants. *Plant Sci*, 2005, 168: 911–919
- [25] Jiang C D, Jiang G M, Wang X Z, Li L H, Biswas D K, Li Y G. Increased photosynthetic activities and thermo-stability of photosystem II with leaf development of Elm seedlings (*Ulmus pumila*) probed by the fast fluorescence rise OJIP. *Environ Exp Bot*, 2006, 58: 261–268
- [26] Lee H Y, Hong Y N, Chow W S. Photo-inactivation of photosystem II complexes and photo-protection by non-functional neighbors in *Capsicum annuum* L. leaves. *Planta*, 2001, 212: 332–342
- [27] He J, Chow W S. The rate coefficient of repair of photosystem II after photoinactivation. *Physiol Plant*, 2003, 118: 297–304



- [28] Achard P, Cheng H, De Grauwe L, Decat J, Schoutteten H, Moritz T, Straeten D V D, Peng J, Harberd N P. Integration of plant responses to environmentally activated phytohormonal signals. *Science*, 2006, 311: 91–94
- [29] Prásil O, Adir N, Ohad I. Dynamics of photosystem II: mechanism of photoinhibition and recovery process, in: Barber J ed. *The Photo-systems: Structure, Function and Molecular Biology*. Vol. 11. Amsterdam, The Netherlands: Elsevier Science Publishers, 1992. pp 295–348
- [30] Aro E M, Virgin I, Andersson B. Photoinhibition of photosystem II. Inactivation, protein damage and turnover. *Biochim Biophys Acta*, 1993, 1143: 113–134
- [31] Ge J-L(葛江丽), Shi L(石雷), Gu W-B(谷卫彬), Tang Y-D(唐宇丹), Zhang J-Z(张金政), Jiang C-D(姜闯道), Ren D-M(任大明). Photosynthetic characteristics and the regulation of photosystem II function in salt-stressed sweet sorghum seedlings. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2007, 33(8): 1272–1278 (in Chinese with English abstract)

## 科学出版社生物分社新书推介

### 《麦红吸浆虫的研究与防治》

武予清等

2011 年 8 月出版

978-7-03-032197-8

定价: 56 元

麦红吸浆虫是我国北方麦区的主要害虫, 自 2002 年以来在我国常年发生面积为 200 万公顷以上, 严重威胁我国小麦生产。自 2008 年以来, 本书作者在国家现代农业产业技术体系(CARS-03)资助下, 开展了麦红吸浆虫的寄主植物、区域分布、种群随气流的扩散、种群的空间动态、生产品种对麦红吸浆虫的抗性、黄色黏板监测成虫和穗期保护的防控技术体系新模式的研究与示范工作, 在吸取前人研究经验的基础上编写而成此书。

全书分为 9 章, 介绍了麦红吸浆虫的发生分布和形态特征、生活史和生物学特性、寄主植物和为害特征、发生的环境和天敌因素、空间分布格局和扩散、小麦对麦红吸浆虫的抗性、化学生态学研究进展、分子生物学研究进展、预测预报和防控技术等内容和图片, 是反映麦红吸浆虫研究和防治重要进展的专著。



欢迎各界人士邮购科学出版社各类图书

联系人: 科学出版社科学销售中心 周文宇 电话: 010-64017301 E-mail: zhouwenyu@mail.sciencep.com

网上订购: <http://shop.sciencepress.cn> 卓越网 当当网

联系我们: 010-64012501 <http://www.lifescience.com.cn> E-mail: lifescience@mail.sciencep.com

更多精彩图书请登陆网站, 欢迎致电索要书目