



NaCl 胁迫对祁连山野生黄瑞香叶片光合 叶绿素荧光特性的影响

闫 芳^{1,2}, 王勤礼^{1,2}, 郭有燕², 张亚娟², 侯梁宇²

(1 甘肃省高校河西走廊特色资源利用省级重点实验室, 甘肃张掖 734000; 2 河西学院 河西走廊设施蔬菜工程技术研究中心, 甘肃张掖 734000)

摘 要:以 4 片真叶黄瑞香幼苗为材料, 设置不同浓度(0、50、100、150、200 mmol · L⁻¹) NaCl 胁迫处理, 采用温室砂培实验系统考察了其幼苗叶绿素含量、叶绿素荧光参数及气体交换参数等光合生理指标的变化。结果表明: (1) 在正常环境条件下(对照), 黄瑞香叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)的日变化曲线呈双峰型, 蒸腾速率(T_r)日变化曲线呈单峰型; 较高浓度(>100 mmol · L⁻¹) NaCl 胁迫改变了黄瑞香叶片光合特性日变化曲线, 导致其 P_n 、 T_r 、 G_s 日变化曲线整体下降, 而胞间 CO₂ 浓度(C_i)日变化曲线整体上升。(2) 低浓度(50 mmol · L⁻¹) NaCl 胁迫对黄瑞香叶片叶绿素含量及其比值无显著影响, 但较高浓度(>100 mmol · L⁻¹) NaCl 胁迫则使叶绿素含量显著下降, 其比值下降则较平缓。(3) 较高浓度(>100 mmol · L⁻¹) NaCl 胁迫使得黄瑞香叶片最大荧光(F_m)、PS II 最大光化学效率(F_v/F_m)、PS II 光下最大捕光效率(F_v'/F_m')、光化学荧光猝灭系数(qP)、PS II 实际光化学效率(Φ_{PSII})均显著下降, 却使其初始荧光(F_0)和非光化学猝灭(NPQ)显著上升。研究发现, 随着盐胁迫浓度的增加, 引起黄瑞香光合速率下降的主要原因是非气孔因素; 在轻度 NaCl 胁迫下黄瑞香有较强的忍耐性, 而重度 NaCl 胁迫则显著降低了叶片的光合机构活性, 加剧了光抑制程度, 从而严重限制了其叶片的光合作用效率。

关键词:黄瑞香; NaCl 胁迫; 叶绿素荧光; 光合作用

中图分类号: Q945.79

文献标志码:

文章编码:

Effect of NaCl Stress on the Leaf Photosynthesis and Chlorophyll Fluorescence Parameters of *Daphne giraldii* Nitsche

YAN Fang^{1,2}, WANG Qinli^{1,2}, GUO Youyan², ZHANG Yajuan², HOU Liangyu²

(1 Key Laboratory of Hexi Corridor Resources Utilization of Gansu University, Zhangye, Gansu 734000, China; 2 Research Center of Vegetable Engineering and Technology of Hexi University, Zhangye, Gansu 734000, China)

Abstract: With four true leaves of *Daphne giraldii* Nitsche as the material, we investigated the effects of various NaCl stress(50, 100, 150 and 200 mmol · L⁻¹) on photosynthetic physiological indexes as seedling photosynthetic pigment content, chlorophyll fluorescence parameters and gas exchange parameters of *D. giraldii* Nitsche. based on the pots experiments in sand culture systematically. The result showed that: (1) Under a proper environmental condition(Control), the daily variation of P_n and G_s are both illustrated by double-peak curve while the daily variation of T_r is represented by a single peak one, thus the daily variation of *D. giraldii* Nitsche. 's leaves is changed by a higher-concentrated NaCl stress(>100 mmol · L⁻¹) that causes an overall decline to the daily variation curves of P_n , T_r , as well as G_s , and an overall rise of

收稿日期: 2016-01-15; 修改稿收到日期: 2016-06-02

基金项目: 甘肃省高校河西走廊特色资源利用省级重点实验室面上项目(XZ1404); 甘肃省自然科学基金(1506RJZG052)

作者简介: 闫 芳(1980—), 女, 硕士, 副教授, 在读博士研究生, 主要从事中草药资源与利用研究。E-mail: lgod_forever@163.com

C_i 's daily variation curve; (2) A lower-concentrated NaCl stress($50\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) has little effects on the leaf chlorophyll content and the ratio of *D. giraldii* Nitsche and its chlorophyll content declined significantly by a higher-concentrated NaCl stress($>100\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)when the ratio had a slight decrease. (3) F_m , F_v/F_m , F_v'/F_m' , qP , Φ_{PSII} are all declined significantly by a higher-concentrated NaCl stress($>100\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$), while F_0 and NPQ are both raised significantly. The research shows that with the increasing of NaCl concentration, the reason for leading to the decrease of photosynthetic rate was mainly caused by the no-stomatal factors; *D. giraldii* Nitsche is fairly resistible of less NaCl stress but a worse NaCl stress may damage the activity of photosynthetic apparatus, thereby surging photo-inhibition and restricting photosynthesis.

Key words: *Daphne giraldii*; NaCl stress; chlorophyll fluorescence; photosynthesis

黄瑞香(*Daphne giraldii* Nitsche)为瑞香科瑞香属小灌木,植株高 40~120 cm,胸径可达 80 cm,分布在中国甘肃、青海等海拔 2 000~2 600 m 的山坡灌丛、林缘、沟谷地带^[1]。黄瑞香适应性强,较喜冷凉湿润气候,也耐寒耐热,其叶片墨绿有光泽,花清香淡雅,果色鲜红,具有较高的观赏价值,对改善西北地区的大地面貌和生态保护具有重要的开发价值^[2]。同时,黄瑞香的茎皮也是中国治疗风湿和止痛的常用中药,具有祛风除湿、止痛散瘀、抗肿瘤活性等作用^[3]。随着人们对黄瑞香应用价值认识的深入,其需求量与日俱增,导致黄瑞香野生种质资源植株数量越来越少,现已被国家列为三级保护植物^[4]。目前黄瑞香人工栽培技术尚未成熟,相关的基础研究较少,多集中在其茎皮的化学成分和活性成分^[5-8]等方面,而对其人工栽培方面关于盐胁迫对黄瑞香幼苗光合生理与叶绿素荧光方面的研究未见报道。

土壤盐渍化是农业栽培生产中主要障碍之一,在土壤盐分较高的地区常规农作物很难正常生长,若能种植抗盐性强且能适应地区气候的耐盐经济植物,不仅能增加加工产品农业资源,还可有助于区域内土地的水土保持、盐土土壤改良和生物治理^[9]。盐胁迫会诱发植物体内某些功能和结构发生改变而适应新环境,也会明显影响植物的光合等生理特性,植物耐盐的重要机理之一就是维持光合功能^[10]。随着盐胁迫和光抑制对植物生长发育的限制作用日益突出,许多学者围绕盐胁迫对不同作物组织光合机构的影响进行了广泛研究,大多集中在农作物或草本植物上^[11-12],而对西北地区灌木类植物研究较少^[13],且迄今围绕盐胁迫对不同植物种类、植物组织的光系统和光化学效率的影响有许多报道,但结论并不一致^[14-15]。本研究通过盆栽实验,考察了中性盐(NaCl)胁迫下黄瑞香幼苗光合作用、荧光参数与叶绿素含量的变化,了解盐胁迫对其生长的影响,旨在为黄瑞香大面积的引种驯化和规模化栽培提供

理论基础和实践指导。

1 材料和方法

1.1 试验材料与设计

供试黄瑞香种子采自武威市天祝县祁连山布尔草原($103^{\circ}33'26''\text{E}$, $38^{\circ}43'31''\text{N}$),坡向东西,坡位中下部,坡度约为 25° ,土壤为山地沙壤黑钙土。将种子清水浸泡 12 h,去除外果皮与湿沙混合后藏于 $5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 冰箱中层积 3 个月,后再播种于装有蛭石的穴盘中,于 $25\text{ }^{\circ}\text{C}$ 光照培养箱中育苗,光强 $1\ 200\text{ lx}$,相对湿度 50%,保持基质湿润。在第 9 天,挑选生长一致的幼苗,移栽河西学院温室进行砂培,每处理重复 3 次,每盆 3 株。采用 1/2Hoagland 培养液浇灌,温室自然光照。培养至 4 片真叶时开始在营养液中加入 NaCl 进行胁迫处理,浓度分别为 50、100、150、200 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$,以不加 NaCl 溶液的 1/2Hoagland 营养液作为对照。每 2 d 灌 1 次相同体积的培养液,灌前用去离子水充分淋洗石英砂基质。胁迫 5 d 后开始进行各项指标的测定。

1.2 测定指标与方法

1.2.1 光合作用气体交换参数 选择晴朗无风的天气,采用英国产 CIRAS-2 型光合测定仪对每个处理的植株顶部 3 片叶子进行测定,每片叶子记录 3 个值。试验于 2015 年 7 月 18 日 8:00~18:00 进行,每隔 2 h 测定 1 轮,测得净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、蒸腾速率(T_r)的日变化。测定当天(7 月 18 日)甘肃省张掖市光合有效辐射和叶片温度如图 1 所示。

1.2.2 叶绿素含量 叶绿素含量采用乙醇和丙酮混合液浸提法提取,用分光光度法测定浸提液在 645 和 663 nm 处的吸光度值 A_{645} 和 A_{663} ,按 Lichtenthaler 公式计算叶绿素 a($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)和叶绿素 b($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)含量。材料取每个处理分属不同植株顶部的 3 片叶子。

1.2.3 叶绿素荧光参数 在早 10:00 测定完光合作用气体交换参数后,立即用便携式荧光仪(Handy-PEA,英国 Hansatech 公司)对相同叶片进行叶绿素荧光参数的测定。测定前首先将叶片暗适应 30 min,照射检测光后测得初始荧光(F_0),在 F_0 之后用强饱和脉冲光($3\,000\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)激发,使原初电子受体 QA 全部处于还原状态,测得最大荧光值(F_m),并计算可变荧光 F_v ($F_v = F_m - F_0$)。 F_v/F_m 代表 PSⅡ 最大量子效率, F 表示作用光下任一时间的荧光值。在施加作用光的同时用饱和脉冲光闪光,使 QA 处于瞬时最大还原状态,得到荧光值 F_m' 和稳态荧光 F_s ,其他叶绿素荧光参数计算公式如下:

$$\text{PSⅡ 开放反应中心转化效率 } F_v'/F_m' = (F_m' - F_0')/F_m'$$
$$\text{光化荧光猝灭系数 } qP = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_0')$$

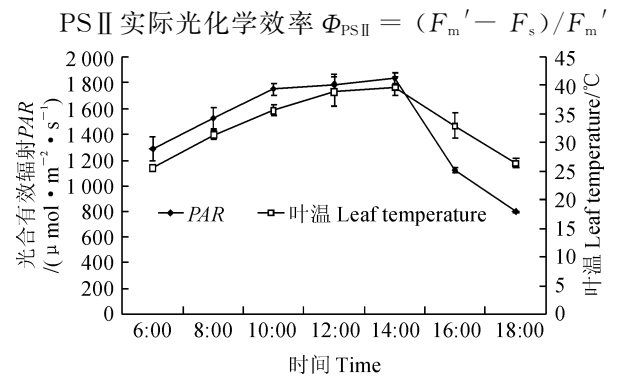


图 1 2015 年 7 月 18 号张掖市光合有效辐射和叶片温度日变化

Fig. 1 Diurnal fluctuations of photosynthetically active radiation (PAR) and leaf temperature in full sunlight on July 18, 2015 in Zhangye

非光化学猝灭系数 $NPQ = F_m/F_m' - 1$

1.3 数据处理

试验数据利用 Origin 8.5 做图,采用 SPSS 19.0 进行统计分析,计算各处理性状的平均值、标准误,并进行相关性分析。

2 结果与分析

2.1 盐胁迫对黄瑞香幼苗叶绿素含量的影响

外部环境的改变可以引起植物叶片叶绿素含量和比例的变化,进而会引起植物光合功能的改变^[16]。表 1 显示,黄瑞香幼苗叶片叶绿素总量[Chl (a+b)]、叶绿素 a(Chl a)和叶绿素 b(Chl b)含量在低度盐胁迫($50\,\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)下均与对照(CK)无显著差异($P>0.05$);叶绿素含量在中度盐胁迫($100\sim150\,\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)时已比对照显著下降($P<0.05$),但中度盐胁迫处理之间没有显著差异;叶绿素含量在重度盐胁迫($200\,\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)时降至最低值,且显著低于对照和其余盐胁迫处理($P<0.05$)。同时,叶绿素 a 与叶绿素 b 的比例(Chl a/Chl b)随着各叶绿素含量的变化而改变。受 Chl a 和 Chl b 在各盐胁迫条件下不同下降程度的影响,Chl a/Chl b 只在中重度盐胁迫处理($150\sim200\,\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)显著小于对照($P<0.05$),而 150 和 200 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 浓度处理间无显著差异;虽然黄瑞香幼苗叶片叶绿素相对含量在盐胁迫下皆呈明显递减趋势,但 Chl a/Chl b 值变化相对平缓,即使在重度盐胁迫条件下也能保持相对稳定。

2.2 盐胁迫对黄瑞香幼苗光合作用参数日变化的影响

2.2.1 净光合速率(P_n)日变化 不同浓度盐胁迫对黄瑞香幼苗净光合速率(P_n)日变化影响较大(图

表 1 盐胁迫下黄瑞香叶绿素含量及比值的变化

盐浓度 NaCl concentration	叶绿素 a Chlorophyll a	叶绿素 b Chlorophyll b	叶绿素(a+b) Chl(a+b)	叶绿素 a / 叶绿素 b Chl a/Chl b
0(CK)	1.440±0.214a	0.410±0.025a	1.850±0.024a	3.510±0.027a
50	1.460±0.032a	0.437±0.041a	1.897±0.035a	3.341±0.036a
100	0.745±0.043b	0.223±0.045b	0.968±0.063c	3.340±0.055a
150	0.774±0.031b	0.263±0.052ab	1.037±0.071bc	2.940±0.046b
200	0.425±0.062c	0.157±0.048b	0.582±0.028d	2.710±0.056b

注:表中测定值均以鲜质量为基础,数据为 3 次测定均值±标准误;同列中不同字母表示处理间差异达到 0.05 显著水平。
Note: The values in the table were tested by fresh weight, and the data were 3 times of the mean value±standard error. Different letters in the same column indicate significant differences among treatments at 0.05 level.

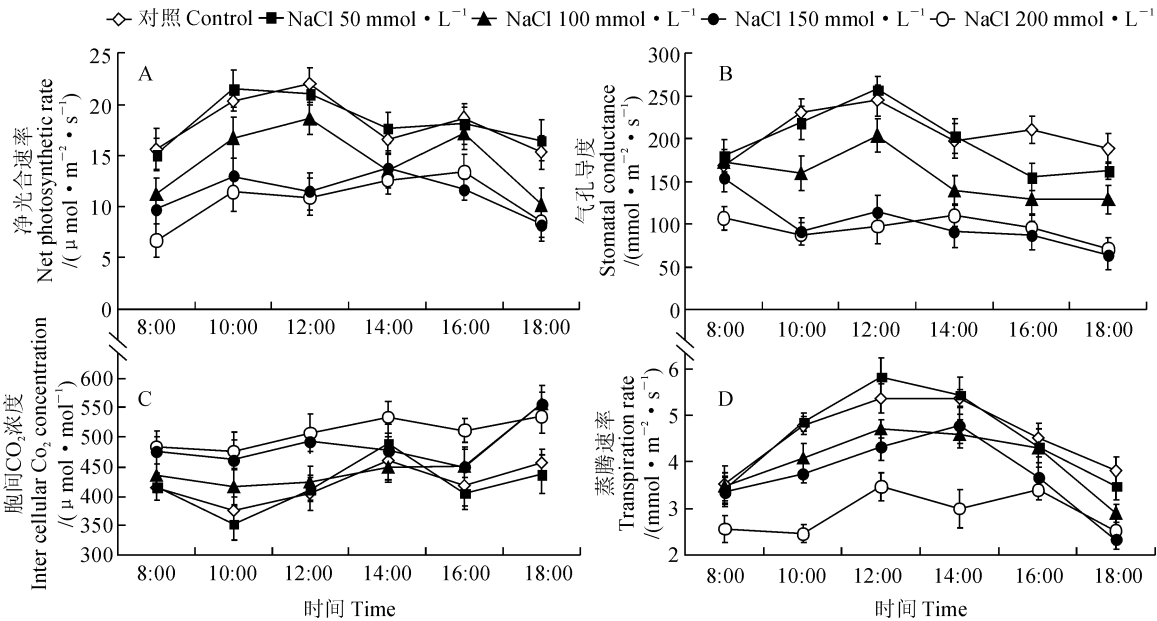


图 2 不同浓度盐胁迫下黄瑞香叶片 P_n 、 G_s 、 C_i 和 T_r 的日变化曲线

Fig. 2 Diurnal changes of P_n , G_s , C_i and T_r in *D. giraldii* leaves under different NaCl stress treatments

2,A)。其中,对照叶片 P_n 的日变化呈双峰曲线,第 1 个较高峰值出现在 12:00,第 2 个较低的峰值出现在 16:00。黄瑞香叶片的 P_n 值在各浓度的盐处理下均不同程度地下降,但其在低盐胁迫处理下与对照差异不大,而随着盐浓度的进一步升高, P_n 下降的幅度越来越大,峰值降低而出现时间提前,尤其是 150~200 mmol · L⁻¹ NaCl 处理使得叶片的光合午休由对照和中低浓度处理的 14:00 提前至 12:00。

2.2.2 气孔导度(G_s)日变化 如图 2,B 所示,在无盐胁迫条件(对照)下,黄瑞香幼苗的气孔导度(G_s)日变化趋势与 P_n 相一致,其叶片的 G_s 日变化呈双峰曲线,最高值出现在 12:00,且 8:00 与 18:00 的值相差不大。低浓度盐胁迫处理 G_s 与对照相比递减的顺序也与相应的 P_n 变化规律相似,特别是 NaCl 浓度为 50 mmol · L⁻¹ 时的 G_s 值与对照差异不大;随着盐胁迫程度的加剧,幼苗 G_s 值呈下降趋势,且下降幅度随着盐浓度的增大而增大;重度盐处理条件下 G_s 值下降幅度最大,其自 12:00 达到峰值后一路降低,日变化曲线也发生了改变,总体呈单峰曲线。

2.2.3 胞间 CO₂ 浓度(C_i)日变化 由图 2,C 可以看出,正常情况下(对照),黄瑞香的胞间 CO₂ 浓度(C_i)于 10:00 下降至最低值,而在 14:00 达最高值。各浓度盐胁迫幼苗叶片 C_i 的变化趋势基本相同,表现为低度和中度盐胁迫下 C_i 值小幅度高于对照,但在重度盐胁迫下 C_i 值上升幅度较大,且低盐胁迫的

黄瑞香叶片 C_i 值变化与对照较为一致;中低度盐胁迫 C_i 值的峰值和最低值出现的时间点变化较为一致,而重度盐胁迫的峰值已不明显。

2.2.4 蒸腾速率(T_r)日变化 图 2,D 表明,各浓度盐胁迫后黄瑞香幼苗叶片的蒸腾速率(T_r)全日均表现为单峰型的变化趋势,最高值出现在 12:00~14:00 左右;各浓度盐胁迫条件下黄瑞香叶片的 T_r 与对照相比整体呈下降趋势,且随着盐浓度的增大下降幅度逐渐增大,尤以高盐胁迫表现最为明显;低中度盐胁迫处理的 T_r 值变化趋势与对照基本相似,且相互之间差异也不明显,但在重度盐胁迫处理叶片 T_r 值的日变化趋于平缓且峰值不如对对照明显。

2.2.5 影响光合速率的因素 对不同浓度盐胁迫下黄瑞香主要光合作用参数与叶绿素指标进行相关分析结果(表 2)表明,叶片 P_n 与 G_s 和 T_r 均呈极显著正相关($P<0.01$),而与叶绿素指标相关不显著($P>0.05$); C_i 与 P_n 呈极显著负相关,而与 G_s 、 T_r 均呈显著负相关($P<0.05$),与叶绿素指标也呈负相关但不显著。这种负相关说明黄瑞香幼苗净光合速率随光强增加而增高是由于其叶肉细胞光合活性增大的结果,而非 C_i 降低的结果,但不能由这种负相关就得出 C_i 越低则光合速率越高的结论。说明在盐胁迫条件下,黄瑞香幼苗叶片光合作用强度降低可能是受到其叶片气孔的关闭及胞间 CO₂ 浓度的影响,而与光合色素的含量关系不大。

2.3 盐胁迫对黄瑞香幼苗叶绿素荧光参数的影响

叶绿素荧光参数能在一定程度上反映光合机构内部一系列重要的调节过程^[17]。 F_0 (初始荧光)、 F_m (最大荧光) 分别指光系统 II (PS II) 反应中心处于完全开放和完全关闭时的荧光水平, 而 F_0 的升高与 PS II 反应中心的 D_1 蛋白失活有关^[18]。其中, 黄瑞香幼苗受到不同程度盐胁迫后, 其叶片 F_0 均有所增加, 尤以重度盐胁迫增加幅度最大, 而中度盐处理间差异不显著, 但各盐胁迫处理与对照间均达到显著差异水平 ($P<0.05$), 这说明盐胁迫使 PS II 反应中心可逆失活或受损 (图 3, A); 同时, 随盐胁迫浓度的升高, 黄瑞香幼苗叶片 F_m 值呈下降趋势, 尤以低度盐胁迫下降幅度最大, 且各盐浓度处理与对照间差异均达到了显著水平 ($P<0.05$), 表明 PS II 反应中心的电子传递能力在低盐胁迫时已明显减弱

(图 3, B)。

另外, F_v (可变荧光) 为 F_m 与 F_0 的差值, 代表原初电子受体 (QA) 的还原状态^[19]; 而 F_v/F_0 、 F_v/F_m 则均可反映 PS II 最大量子效率。图 3, C、D 显示, 随着盐胁迫浓度的升高, 黄瑞香幼苗叶片 F_v/F_0 和 F_v/F_m 值均有所减小, 且各浓度处理与对照相比均呈显著下降趋势 ($P<0.05$)。这说明黄瑞香幼苗叶片 PS II 反应中心已因盐胁迫而受到了伤害, 其潜在活性和原初光能转换效率明显减弱, 因此植物体内发生了光合作用的光抑制。

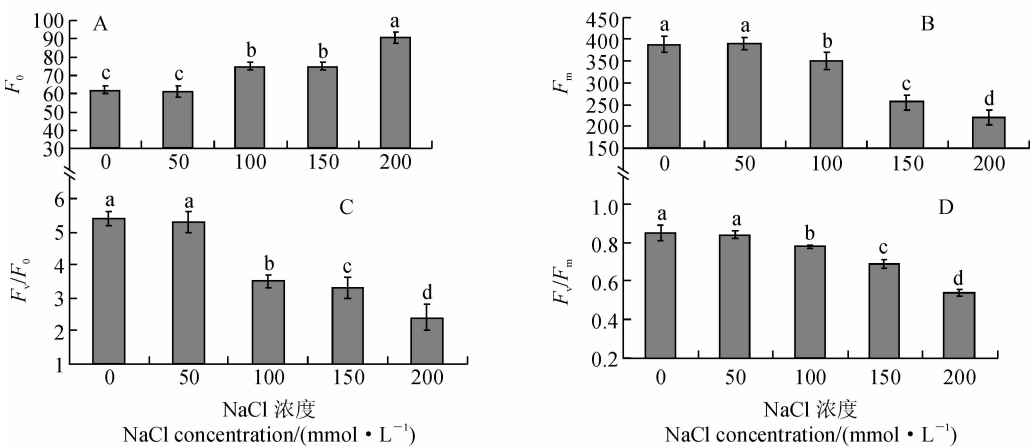
与此同时, 各浓度 NaCl 胁迫对黄瑞香叶片 PS II 实际光化学效率 (Φ_{PSII})、开放的 PS II 反应中心捕获激发能转化效率 (F_v'/F_m')、光化荧光猝灭系数 (qP) 和反映热耗散变化的非光化荧光猝灭系数 (NPQ) 均具有显著性影响 (图 4)。其中, F_v'/F_m' 是

表 2 黄瑞香主要光合参数与叶绿素指标的相关矩阵

参数 Parameter	P_n	G_s	C_i	T_r	Chla	Chlb	Chl(a+b)	Chla/Chlb
P_n	1.000	0.963 **	-0.954 **	0.887 **	0.834	0.827	0.844	0.369
G_s		1.000	-0.723 *	0.820	0.829	0.836	0.826	0.722
C_i			1.000	-0.894 *	-0.725	-0.794	-0.747	-0.508
T_r				1.000	0.890	0.870	0.894 *	0.835
Chl a					1.000	0.978 **	0.999 **	0.796
Chl b						1.000	0.986 **	0.668
Chl(a+b)							1.000	0.775
Chl a/Chl b								1.000

注: * 表示显著相关 ($P<0.05$); ** 表示极显著相关 ($P<0.01$)

Note: * indicates a significant dependence ($P<0.05$); ** indicate a very significant dependence ($P<0.01$)



不同字母表示处理间差异达到 0.05 显著水平;下同

图 3 盐胁迫下黄瑞香叶片 F_0 、 F_m 、 F_v/F_0 和 F_v/F_m 的变化

Different letters indicate significant differences among treatments at 0.05 level. The same as below.

Fig. 3 Impacts of NaCl stress on F_0 , F_m , F_v/F_0 and F_v/F_m of *D. giraldii* leaves

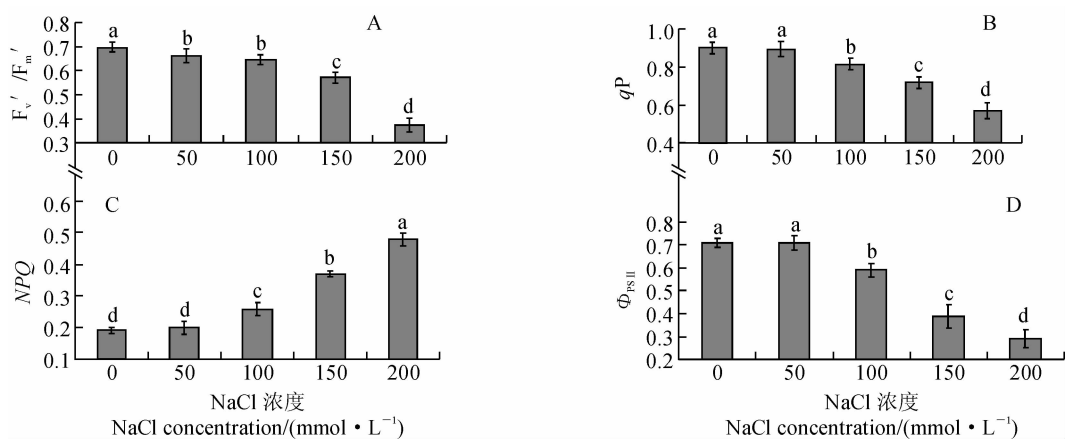


图4 盐胁迫下黄瑞香叶片 F_v'/F_m' 、 qP 、 NPQ 和 Φ_{PSII} 的变化

Fig. 4 Impacts of NaCl stress on F_v'/F_m' , qP , NPQ and Φ_{PSII} of *D. giraldii* leaves

PSⅡ有效光化学量子产量,反映开放的 PSⅡ反应中心原初光能捕获转化效率; qP 是对原初电子受体质体醌 Q_A 氧化态的一种量度,可以反映光合电子链的电子传递速率; NPQ 是 PSⅡ天线色素吸收的不能用于光合电子传递而以热能的形式耗散掉的光能部分,反映光系统对过剩光能的耗散能力。在低盐浓度(50 mmol · L⁻¹)胁迫条件下,黄瑞香叶片 F_v'/F_m' 比对照有所下降, Φ_{PSII} 、 qP 、 NPQ 与对照相比无显著性差异;在 100~200 mmol · L⁻¹ 浓度的盐胁迫条件下,叶片 F_v'/F_m' 、 qP 和 Φ_{PSII} 均随着盐浓度的增大而显著下降,而 NPQ 则随之显著上升。可见,在中高浓度盐胁迫条件下,黄瑞香幼苗叶片 PSⅡ过剩光能通过非光化学途径以热的形式耗散的比例增加,以减小胁迫条件下过剩光能对其光系统的破坏。

3 讨 论

盐胁迫对植物生长代谢的影响机理是一个非常复杂的问题,在植株的生长受到胁迫而产生一系列生理反应的过程中,光合特性和叶绿素荧光特性的变化尤为明显^[20]。本试验结果表明,随着盐胁迫浓度的升高,黄瑞香幼苗的净光合作用速率(P_n)逐渐减小,但其在轻度盐胁迫并没有明显下降,而重度盐胁迫降低幅度较大,这表明黄瑞香幼苗光合作用受重度土壤盐胁迫的影响较大,进而会干扰植株的正常生长。影响 P_n 大小的因素主要有 G_s 、 T_r 和 C_i 等,它们在植物光合作用的顺利进行过程中协同发挥作用^[21]。依据 Farquhar^[22] 的理论,盐胁迫下叶片气孔收缩,气孔导度降低,从而限制了 CO₂ 向叶绿体的输送,使光合速率降低,气孔导度减小和叶片胞间 CO₂ 浓度逐渐升高,说明光合速率下降逐渐以

非气孔因素限制为主,即叶肉细胞光合活性下降。本试验中各浓度盐胁迫处理下黄瑞香幼苗叶片 P_n 、 G_s 、 T_r 均较对照有所降低,而 C_i 则呈上升趋势, G_s 、 T_r 和 C_i 的日变化趋势基本相似。这说明盐胁迫下黄瑞香光合速率的下降主要是由于叶肉细胞光合活性的下降导致的非气孔限制造成的^[23],同时也说明在盐胁迫下植株可能通过降低 G_s 来减少水分蒸腾以适应盐胁迫, T_r 在盐胁迫条件下呈下降趋势也证实了这点,并且 P_n 的下降与 C_i 之间并没有此消彼长的关系,这与薛焱等对长叶红砂的研究结果相似^[24]。此外,本试验中重度盐胁迫不仅使黄瑞香幼苗的 P_n 全都低于对照,并且使其日变化曲线发生改变,体现为其幼苗叶片的“午休现象”较对照提前,与此现象有关的影响因素有生态、生理和生化因子,具体原因还有待进一步的研究。

叶绿素作为光合色素中重要的色素分子,一方面摄取外界光源保证植物叶片顺利进行光合作用,另一方面还参与光合作用中光能的吸收、传递和转化。叶绿素 a、全部叶绿素 b 为聚光色素,具有收集、传递光能给少数反应中心色素叶绿素 a 分子的作用^[25]。本试验结果显示,黄瑞香幼苗叶片中叶绿素 a 与叶绿素 b 的含量及其比值在轻度盐胁迫条件下与对照没有显著差异,但高浓度盐胁迫下却比对照显著减少,这可能主要是由于随着盐浓度提高,叶绿素水解酶活性增大,叶绿素合成减少,分解增加,从而影响光能吸收、转化,导致光合速率下降^[26-27]。

从叶绿素荧光的变化可以了解光合作用过程中光系统对光能的吸收、分配和耗散等一系列反应,能反映出植物受胁迫的情况^[28]。叶绿素荧光参数 F_v/F_m 和 F_v/F_0 是研究植物光合生理状态的重要指标,植株进行光合作用时由于胁迫而受伤害的最

初部位与 PSⅡ 关系密切,盐胁迫会导致叶绿体光合机构的破坏,从而降低 PSⅡ 原初光能转换效率并抑制 PSⅡ 潜在活性^[29]。本研究结果显示,随着盐浓度的增大黄瑞香叶片初始荧光(F_0)显著升高,最大荧光(F_m)、 F_v/F_m 和 F_v/F_0 在盐胁迫条件下均显著降低,这表明黄瑞香叶片在中高度盐胁迫条件下已经发生了光抑制,致使 PSⅡ 潜在活性中心受到损伤,PSⅡ 的光化学活性受抑制,光合电子在由 PSⅡ 反应中心向 Q_A 、 Q_B 及 P_Q 库传递的过程中受到了影响,从而不利于激发捕光色素蛋白复合体(LHC)向 PSⅡ 进行电子传递^[30],进而导致光能转换率降低。在较高浓度的盐胁迫条件下,黄瑞香叶片 F_v'/F_m' 、 qP 和 $\Phi_{PSⅡ}$ 均有所下降,而 NPQ 显著高于对照,说明高盐胁迫下黄瑞香幼苗叶片光合电子传递活性降低,而且越来越多的吸收光能通过非光化学

的途径被耗散,表现出黄瑞香幼苗叶片的自我保护机制。光化学效率的下降使 NPQ 升高,多余的光能无法用于光合电子传递及热散热,吸收的光能在光系统局部大量积累,引发 PSⅡ 结构的破坏和反应中心的光化学活性降低,这与很多前人的研究结果基本一致^[31-33]。

综上所述,光合作用是植物一切生理代谢和生长的基础,光合参数和叶绿素荧光参数可作为快速准确的判断黄瑞香幼苗耐盐程度的重要指标。由以上试验结论我们进一步推断盐胁迫可能是通过破坏黄瑞香叶片 PSⅡ 机构、影响降低叶绿素含量等非气孔限制因素来影响碳同化速率^[34],使光反应速率降低,进一步导致光合速率的下降。低浓度的 NaCl 胁迫对黄瑞香幼苗影响不显著,可见其对盐环境表现出了一定的适应性和耐受能力。

参考文献:

[1] 张 勇,刘贤德,李 鹏,等. 甘肃河西地区微管植物检索表[M]. 兰州:兰州大学出版社,2001:124-126.

[2] 李耀阶. 青海木本植物志[M]. 西宁:青海人民出版社,1987:222-224.

[3] 周光雄,杨永春,石建功. 祖师麻活性化学成分研究[J]. 中国中药杂志,2006,31(7): 555-557.

ZHOU G X, YANG Y C, SHI J G. The study of the active components on *Daphne giraldii* seed[J]. *Chinese Journal of Traditional Chinese Medicine* ,2006,31(7): 555-557.

[4] 李 银,王凤林,李书慧,等. 黄瑞香愈伤组织培养及其二次代谢产物的研究[J]. 北京中医药大学学报,2008,31(3): 199-123.

LI Y, WANG F L, LI S H, *et al.* Study on callus culture of *Daphne giraldii* and its secondary metabolites[J]. *Journal of Beijing University of Traditional Chinese Medicine*,2008,31(3):199-123.

[5] KIMURA Y. Inhibition of the formation of 5-hydroxy-6,8,11,14-eicosatetraenoic acid from arachidonic acid in polymorphonuclear leukocytes by various comarins[J]. *Biochem. Biophys. Acta*.1985,834:224-247.

[6] LI S H, WU L J, GAO Y H. A new dicoumarinoid glycoside from *Daphne giraldii* [J]. *J. Asian. Nat. Prod. Res.* , 2005,7(6): 839-842.

[7] 王成瑞,李士敏,周炳南,等. 黄瑞香生物活性二萜的研究[J]. 化学学报,1987,45(10):993-996.

WANG C R, LI S M, ZHOU B N, *et al.* The studies on the Bioactive Diterpenes from *Daphne Giraldii*[J]. *Acta Chimica Sinica* ,1987,45(10):993-996.

[8] FENG Y L, ZHAN P G, XIAO C M. Preparative isolation and purification of two phenyl-propanoids from *Daphne giral-*

dii Nitsche. by HSCCC[J]. *Chromatographia* , 2010, 71: 480-485.

[9] 贾亚雄,李向林,袁庆华,等. 披碱草属野生种质资源苗期耐盐性评价及相关生理机制研究[J]. 中国农业科学,2008,41(10): 2 999-3 007.

JIA Y X, LI X L, YUAN Q H, *et al.* Evaluation of salt-tolerance and the related physiological characteristics of wild *Elymus*[J]. *Scientia Agricultura Sinica* ,2008,41(10): 2 999-3 007.

[10] BRUGNOLI E, LAUTERI M. Effects of salinity on stomatal conductance, photosynthetic capacity, and carbon isotope discrimination of salt-tolerant (*Gossypium hirsutum* L.) and salt-sensitive (*Phaseolus vulgaris* L.) C_3 non-halophytes[J]. *Plant Physiology* , 1991, 95: 628-635.

[11] 孙景宽,陆兆华,夏江宝,等. 盐胁迫对二色补血草光合生理生态特性的影响[J]. 西北植物学报,2013,33(5):992-997.

SUN J K, LU Z H, XIA J B, *et al.* Photosynthetic characteristics of *Limonium bicolor* under Salt stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* ,2013, 33(5):992-997.

[12] 孙 璐,周宇飞,李丰先,等. 盐胁迫对高粱幼苗光合作用和荧光特性的影响[J]. 中国农业科学,2012,45(16):3 265-3 272.

SUN L, ZHOU Y F, LI F X, *et al.* Impacts of salt stress on characteristics of photosynthesis and chlorophyll fluorescence of sorghum seedlings[J]. *Scientia Agricultura Sinica* ,2012, 45(16):3 265-3 272.

[13] 毛桂莲,许 兴,梁文裕,等. 碱性盐胁迫对3种灌木碳同位素分辨率、光合参数及矿质元素的影响[J]. 核农学报,2015, 29(3):521-527.

MAO G L, XU X, LIANG W Y, *et al.* Effects of Alkali stress on carbon isotope discrimination, photosynthetic gas

- exchange parameters and mineral element of three shrubs[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2015, **29**(3): 521-527.
- [14] YANG X, LU C. Photosynthesis is improved by exogenous Glycine Betaine in salt-stressed maize plants[J]. *Physiologia Plantarum*, 2005, **124**(3): 43-352.
- [15] OUERGI Z, CORNIC G, ROUDANI M, *et al.* Effect of NaCl on photosynthesis of two wheat species (*Triticum durum* and *T. aestivum*) differing in their sensitivity to salt stress [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2000, 156: 335-340.
- [16] 张继澍. 植物的光合作用[M]//张继澍. 植物生理学. 北京: 高等教育出版社, 2005: 105-142.
- [17] ZHANG B B, JING W B, WENG M L, *et al.* Research progress on photosynthetic characteristics of horticulture and landscape tree species under shading condition[J]. *Nonwood Forest Research*, 2009, **27**(3): 115-119.
- [18] YANG X H, WANG W, ZOU Q. Photoinhibition in shaded cotton leaves after exposing to high light and the time course of its restoration [J]. *Acta Botanica Sinica*, 2001, 43: 1 255-1 259.
- [19] 张守仁. 叶绿素荧光参数及其意义讨论[J]. 植物学通报, 1999, **16**(4): 444-448.
- ZHANG S R. A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 1999, **16**(4): 444-448.
- [20] KURBAN H, SANEOKA H, NEHIRA K, *et al.* Effect of salinity on growth, photosynthesis and mineral composition in leguminous plant *Alhagi pseudoalhagii* (Bieb.) [J]. *Soil Ccience and Plant Nutrition*, 1999, (45): 851-862.
- [21] 刘全吉, 孙学成, 胡承孝, 等. 砷对小麦生长和光合作用特性的影响[J]. 生态学报, 2009, **29**(2): 854-859.
- LIU Q J, SUN X C, HU C X, *et al.* Growth and photosynthesis characteristics of wheat (*Triticum aestivum* L.) under arsenic stress condition[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, **29**(2): 854-859.
- [22] FARQUHAR GD, SHARKEY TD. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. *Annu. Rev. Plant. Physiol.*, 1982, 33: 317-345.
- [23] YANG X H, CHEN X Y, GE Q Y, *et al.* Tolerance of photosynthesis to photoinhibition, high temperature and drought stress in flag leaves of wheat: a comparison between a hybridization line and its parents grown under field condition [J]. *Plant Science*, 2006, **171**(3): 389-397.
- [24] 薛 焱, 王迎春, 王同智. 濒危植物长叶红砂适应盐胁迫的生理生化机制研究[J]. 西北植物学报, 2012, **32**(1): 136-142.
- XUE Y, WANG Y C, WANG T Z. Physiological and biochemical mechanisms of an endemic halophyte *Reaumuria trigyna* Maxim. under salt stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2012, **32**(1): 136-142.
- [25] 刘国富, 陶宗姬. 光合作用[M]//王宝山. 植物生理学. 北京: 科学出版社, 2007: 66-106.
- [26] 李海波, 陈温福, 李全英. 盐胁迫下水稻叶片光合参数对光强的响应[J]. 应用生态学报, 2006, **17**(9): 1 588-1 592.
- LI H B, CHEN W F, LI Q Y. Responses of rice leaf photosynthetic parameters to light intensity under NaCl stress[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, **17**(9): 1 588-1 592.
- [27] HOSHIDA H, TANAKA Y, HIBINO T, *et al.* Enhanced tolerance to salt stress in transgenic rice that overexpresses chloroplast glutamine synthetase[J]. *Plant Molecular Biology*, 2000, **43**(1): 103-111.
- [28] ANNICK M, ELISABETH P, GERARD T. Osmotic adjustment, gas exchanges and chlorophyll fluorescence of abaxial leaf of triticale and its parental species under salt stress[J]. *Plant Physiology*, 2004, 161: 25-33.
- [29] LU C M, ZHANG J H. Effects of water stress on photosynthesis II photochemistry and its thermostability in wheat plants [J]. *Journal of Experimental Botany*, 1999, **50**(336): 1 199-1 206.
- [30] XU C C, LI D Q, ZOU Q, *et al.* Effect of drought on chlorophyll fluorescence and xanthophyll cycle components in winter wheat leaves with different ages[J]. *Acta Phytophysiological Sinica*, 1999, **25**(1): 29-37.
- [31] MISHRA S K, SUBRAHMANYAM D, SINGHAL G S. Interaction between salt and light stress on the primary process of photosynthesis[J]. *Plant Physiology*, 1991, 138: 92-96.
- [32] 杨淑萍, 危常州, 梁永超. 盐胁迫对不同基因型海岛棉光合作用及荧光特性的影响[J]. 中国农业科学, 2010, **42**(8): 1 585-1 593.
- YANG S P, WEI C Z, LIANG Y C. Effects of NaCl stress on the characteristics of photosynthesis and chlorophyll fluorescence at seedlings stage in different sea island Cotton genotypes[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2010, **42**(8): 1 585-1 593.
- [33] 史庆华, 朱祝军, KHALIDAL-AGHABARY, 等. 等渗 Ca(NO₃)₂ 和 NaCl 胁迫对番茄光合作用的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2004, **10**(2): 188-191.
- SHI Q H, ZHU Z J, KHALIDAL-AGHABARY, *et al.* Effects of iso-osmotic Ca(NO₃)₂ and NaCl treatment on photosynthesis in leaves of tomato[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2004, **10**(2): 188-191.
- [34] FOYER C H, NOCTOR G. Oxygen processing in photosynthesis: a molecular approach[J]. *New Phytologist*, 2000, 146: 359-388.

(编辑: 裴阿卫)