

# 海水处理对不同产地菊芋幼苗光合作用及叶绿素荧光特性的影响

隆小华 刘兆普\* 蒋云芳 陈铭达 王琳

(南京农业大学资源与环境科学学院, 南京 210095)

**摘要** 种植抗盐耐海水经济作物是合理开发利用沿海滩涂和海水资源、培育耐盐植物的有效措施之一。该研究以不同产地菊芋(*Helianthus tuberosus*)为试验材料研究了海水处理对菊芋幼苗生长、光合作用和叶绿素荧光特性的影响。结果表明: 1) 随着海水浓度的增加, 各地菊芋幼苗根、地上部的鲜重和干重均降低, 但盐城菊芋幼苗地上部和根鲜重及干重降低的幅度小于武威和烟台菊芋幼苗。2) 随着海水浓度的增加, 各地菊芋叶片的净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、水分利用效率( $WUE$ )、气孔导度( $G_s$ )和气孔限制值( $L_s$ )均降低, 而细胞间隙  $CO_2$  浓度( $C_i$ )增大, 且在各处理下盐城菊芋较武威和烟台菊芋叶片  $P_n$  和  $T_r$  大, 而盐城菊芋在 15% 海水处理下,  $WUE$  和  $C_i$  较武威及烟台菊芋低,  $G_s$  和  $L_s$  较武威和烟台菊芋高。3) 随着海水浓度的增加, 各地菊芋叶片的初始荧光( $F_o$ )、最大荧光( $F_m$ )、可变荧光( $F_v$ )、恒态荧光( $F_s$ )、恒态荧光与初始荧光差值( $\Delta F_o$ )、PS II 潜在光化学效率( $F_v/F_o$ )和 PS II 最大光化学效率( $F_v/F_m$ )均降低, 且在各处理下盐城菊芋较武威和烟台菊芋叶片  $F_m$ 、 $F_v$ 、 $F_s$ 、 $F_v/F_o$  大。随着海水浓度的增加, 盐城菊芋叶片电子传递速率( $ETR$ )、光化学荧光猝灭系数( $q_p$ )和光化学速率变化幅度不大, 武威和烟台菊芋在 30% 海水处理下显著下降, 较盐城菊芋小, 各处理下菊芋叶片的 PS II 实际光化学效率( $\Phi_{PSII}$ )变化也不一致, 盐城和武威菊芋叶片的  $\Phi_{PSII}$  在 15% 海水处理较 0 和 30% 海水处理下大, 而烟台菊芋叶片的  $\Phi_{PSII}$  在 0 海水处理下最大。4) 随着海水浓度的增加, 各地菊芋叶片的叶绿素 a (Chla) 含量均降低, 而叶绿素 b (Chlb) 含量没显著差异, 且在各处理下盐城菊芋较武威和烟台菊芋叶片 Chla 含量大, 武威和盐城菊芋叶片的 Chla/Chlb 比值均降低, 烟台菊芋叶片的 Chla/Chlb 比值在 0 和 15% 海水处理下没差异。可见海水处理对菊芋幼苗生长发育、光合作用和叶绿素荧光特性均有影响, 随海水浓度的增加, 其效应越明显, 但对各来源地菊芋幼苗的影响不一致, 盐城菊芋幼苗表现为更耐海水。

**关键词** 海水处理 菊芋 光合作用 叶绿素荧光

## EFFECTS OF SEAWATER ON PHOTOSYNTHESIS AND CHLOROPHYLL FLUORESCENCE IN *HELIANTHUS TUBEROSUS* SEEDLINGS IN DIFFERENT REGIONS

LONG Xiao-Hua LIU Zhao-Pu\* JIANG Yun-Fang CHEN Ming-Da and WANG Lin

(College of Resources and Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

**Abstract Background and Aims** Growing plants that are tolerant to saltwater is an option for use of coastal mudflats and application of seawater.

**Methods** Pot experiments were carried out to study the effects of the seawater on photosynthesis and chlorophyll II fluorescence of *Helianthus tuberosus* seedlings from three different regions, Yancheng (YC), Wuwei (WW), and Yantai (YT). Three different concentrations of seawater were applied: 0 (CK), 15%, and 30% seawater.

**Key Results** Fresh and dry weights of roots and shoots of seedlings decreased with increasing seawater concentrations for all regions, but less at YC. Net photosynthetic rate ( $P_n$ ), transpiration rate ( $T_r$ ), water use efficiency ( $WUE$ ), stomatal conductance ( $G_s$ ), and stomatal limitation ( $L_s$ ) decreased with increasing seawater concentration for all regions; however, intracellular  $CO_2$  ( $C_i$ ) increased with increasing seawater concentration. The  $P_n$  and  $T_r$  were the highest for YC, whereas  $WUE$  and  $C_i$  were lower and  $G_s$  and  $L_s$  were higher than those for WW and YT with the 15% seawater treatment. Minimal fluorescence ( $F_o$ ), maximum fluorescence ( $F_m$ ), variable fluorescence ( $F_v$ ), stable fluorescence ( $F_s$ ), difference between  $F_s$  and  $F_o$  ( $\Delta F_o$ ),

PS II potential fluorescence efficiency(  $F_v/F_o$  ), and PS II maximum fluorescence efficiency(  $F_v/F_m$  ) all decreased with increasing seawater concentration. Values of  $F_m$  ,  $F_v$  ,  $F_s$  , and  $F_v/F_o$  were the highest for YC. Electronic transfer rate(  $ETR$  ), photochemical quench(  $q_p$  ), and photochemistry rate of YC leaves changed slightly. Compared to the controls , values for WW and YT all decreased markedly with 30% seawater and were lower than for YC. The PS II actual fluorescence efficiency(  $\Phi_{PSII}$  ) changed differently with different treatments. The  $\Phi_{PSII}$  for YC and WW was the highest with 15% seawater than other seawater concentration , and  $\Phi_{PSII}$  for YT was highest with CK. The Chla contents all decreased and Chlb contents changed slightly with increasing seawater concentration. The ratio of Chla and Chlb for WW and YC decreased with increasing seawater concentration , and the ratio for YT changed slightly with the 0 and 15% seawater treatments.

**Conclusions** Seawater suppressed the growth , photosynthesis , and chlorophyll II fluorescence of *H. tuberosus* seedlings , and effects increased with increasing seawater concentration. Seedlings grown in the YC region were less affected by seawater than those in the WW and YT regions.

**Key words** *Helianthus tuberosus* , Chlorophyll II fluorescence , Photosynthesis , Treatment of seawater

中国拥有 18 000 km 漫长海岸线和 20 779 km<sup>2</sup> 沿海滩涂 , 这些地区淡水资源十分缺乏 , 且处在海陆过渡带 , 物质、能量交流极其频繁 , 是极其具有开发价值的珍贵自然资源( 刘联等 , 2003 )。有些地区海水是唯一的灌溉水资源( Daniela *et al.* , 2004 ) , 海水资源直接用于农业灌溉为海水养殖废水的资源化利用、缓解对海洋的环境压力 , 开辟了一条新途径( 刘兆普等 , 2003 )。在自然条件下海水灌溉植物的田间试验研究的基础上( 刘兆普等 , 2005 ) , 再进行室内盆栽试验以取得海水处理对其影响的机制参数 , 十分必要。光合作用是植物生长和作物产量的根本基础 , 是植物最基本的生理过程。各种环境因素 , 如冷、热、干旱、盐渍、缺营养元素等都直接或间接地影响光合作用( 张丽和张兴昌 , 2003 ; 潘晓华等 , 2003 )。菊芋( *Helianthus tuberosus* ) 属菊科向日葵属 , 是为数不多的抗逆高产、高密度能源植物。该植物耐寒、耐旱、耐贫瘠、耐盐碱 , 产量潜力大( 可产  $50 \times 10^3$  kg · hm<sup>-2</sup> 以上的块茎 ) , 能源密度高 , 可作为工业酒精的上乘原料 , 每公顷每年生产的块茎可以转化成 4 500 L 乙醇和碳氢燃料 , 同时该植物几乎无病虫害 , 且富含营养 , 宜生产绿色食品( 隆小华等 , 2004 ; 刘兆普等 , 2005 ; 隆小华等 , 2005 )。在滩涂地、沿海被海水侵袭的盐碱地荒漠沙地上种植菊芋 , 可以为人类提供更多的生物质资源 , 创造更多的就业机会 , 同时节约农本 , 减少滩涂水土流失 , 加速滩涂土壤的熟化过程 , 获得经济、生态和社会三重效益。本试验以不同来源地菊芋为材料 , 研究海水处理下菊芋幼苗的光合作用和叶绿素荧光特征 , 以期选育适宜沿海滩涂大面积推广种植的耐海水菊芋品种。

# 1 材料和方法

## 1.1 材料的培养和处理

供试菊芋品种分别来源于沿海的江苏盐城、山东烟台与内陆的甘肃武威 3 个典型区域。菊芋块茎用自来水及蒸馏水冲洗干净后 , 再经 0.05% 的杀真菌剂进行表面灭菌。灭过菌的具有芽眼菊芋块茎切片播于装有石英砂、下部有孔、置于周转箱中的塑料盆钵中 , 周转箱存有一定深度的培养液 , 隔天换培养液 , 每次都充分淋洗石英砂 , 以保证培养条件的均一性 , 自然光照。待块茎萌发后用 1/2 Hoagland 营养液浇灌。海水浓度设  $\alpha$  ( 对照 ) , 15% 和 30% 海水 3 个水平( 100% 莱州湾海水 : pH 8.3 , HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>、Cl<sup>-</sup>、SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>、Ca<sup>2+</sup>、Mg<sup>2+</sup>、K<sup>+</sup> 和 Na<sup>+</sup> 分别为 0.132、17.520、3.867、0.785、1.027、0.596 和 9.480 g · L<sup>-1</sup> ) , 电导率分别为 0、5.88、10.44 dS · m<sup>-1</sup> , 用固体海水( 天然海水蒸发所得 ) 溶于去离子水所得的各水平海水作溶剂溶解配制 1/2 Hoagland 培养液。菊芋幼苗长至 3 叶期时 , 进行疏苗 , 每盆保留 1 株。至 6 叶完全展开时进行处理 , 之后第七天进行各光合参数的测定 , 均重复 6 次。

## 1.2 鲜重和干重的测定

将菊芋幼苗从塑料盆中取出 , 用去离子水冲去砂粒 , 再用吸水纸吸干后称地上部、地下部及全株鲜重 , 经 110 °C 杀青 10 min 后于 60 °C 烘干至恒重。

## 1.3 光合作用参数的测定

采用英国 PP-System 公司 CIRAS-1 型全自动便携式光合测定系统测定净光合速率(  $P_n$  ) , 大气温度(  $T_a$  ) , 光量子通量密度(  $PFD$  ) , 大气 CO<sub>2</sub> 浓度(  $C_a$  ) , 气孔导度(  $G_s$  ) , 蒸腾速率(  $T_r$  ) , 细胞间隙 CO<sub>2</sub> 浓度(  $C_i$  ) 等生态、生理参数 , 水分利用效率(  $WUE$  ) 为  $P_n/T_r$  计算所得( 曲桂敏等 , 2000 ) , 气孔限制值(  $L_s$  ) 为  $1 - C_i/C_a$  计算所得( 李文瑞等 , 1999 )。测定过程采用生物效应灯为光源 ,  $PFD$  为 1 176 ~ 1 184  $\mu$ mol ·

$\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  ,叶面积  $2.5\text{ cm}^2$  ,大气温度  $17.3\sim18.2\text{ }^{\circ}\text{C}$  , $C_a$  变化范围为  $394.2\sim398.1\text{ }\mu\text{l}\cdot\text{L}^{-1}$ 。

1.4 叶绿素荧光参数的测定

采用英国 Hansatech 公司生产的 FMS-2 便携调制式荧光仪测定荧光参数。测量时 ,叶片先暗适应 5 min 后用 600 Hz 测定光测定初始荧光( $F_o$ ) ,随后给叶片施加  $3\ 000\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 饱和脉冲光  $0.7\text{ s}$  ,测得最大荧光( $F_m$ ) ,然后 ,打开作用光( $600\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) ,当荧光下降至恒定时 ,测得恒态荧光( $F_s$ ) ,此时 ,再加上一个强闪光  $3\ 000\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  ,荧光上升到能化类囊体最大荧光( $F_m'$ ) ,随后打开远红光 ,让荧光信号重新平衡 ,在荧光下降至施加饱和光前稳定水平之后再过  $20\sim30\text{ s}$  ,测得能化类囊体最小荧光( $F_o'$ ) ,其它荧光参数计算如下(张守仁,1999):暗适应叶片可变荧光( $F_v$ )= $F_m-F_o$  ,PS II 最大光化学效率= $F_v/F_m$  ,PS II 潜在光化学效率= $F_v/F_o$  ,PS II 实际光化学效率( $\Phi_{\text{PSII}}$ )= $(F_m'-F_s)/(F_m'-F_o')$  ,光化学荧光猝灭系数( $q_p$ )= $(F_m'-F_s)/(F_m'-F_o')$  ,表观光合电子传递速率( $ETR$ )= $\Phi_{\text{PSII}}\times PFD\times0.5\times0.84$  ,光化学速率= $F_v'/F_m'\times q_p\times PFD$ 。

1.5 叶绿素含量的测定

采用比色法测定叶绿素的含量(张宪政,1986)。

1.6 数据分析

利用 SAS 软件对数据均进行方差分析 ,采用 Duncan 氏新复极差测验法进行平均数的比较。

2 结果与分析

2.1 海水处理对不同来源地菊芋幼苗生长的影响

如表 1 所示 ,在 0、15% 和 30% 海水处理下 ,盐城菊芋的根、地上部的鲜重和干重均大于武威和烟台菊芋 ,随着海水浓度增加 ,根、地上部的鲜重和相

应干重均降低 ,武威、盐城和烟台菊芋在 30% 海水处理下分别是对照的 81.8%、62.1%、80.0%、71.4% ; 88.2%、72.3%、82.0%、81.8% 和 66.0%、53.5%、67.4%、60.3% ,盐城菊芋幼苗地上部和根鲜重及干重较对照的降低幅度小于武威和烟台菊芋幼苗。

2.2 海水处理对不同来源地菊芋幼苗叶片光合作用特性的影响

随着海水浓度的增加 ,各地菊芋叶片的  $P_n$ 、 $T_r$  和  $WUE$  均降低 ,武威、盐城和烟台菊芋在 30% 海水处理下分别是对照的 2.85%、48.9%、22.7% ; 14.5%、58.3%、36.6% 和 19.7%、83.9%、61.9% ; 且在各处理下盐城菊芋较武威和烟台菊芋叶片  $P_n$  和  $T_r$  大 ,如在 15% 海水处理下 ,分别大 37.4%、41.1% 和 44.2%、55.7% ;而盐城菊芋在 0 和 15% 海水处理下 , $WUE$  较武威和烟台菊芋低 ,在 15% 海水处理下分别低 4.7% 和 9.4%(图 1) ,但在 30% 海水处理下  $P_n$ 、 $T_r$  和  $WUE$  较对照的降低幅度远小于武威和烟台菊芋幼苗。

随着海水浓度的增加 ,各地菊芋叶片的  $G_s$  和  $L_s$  均降低 ,武威、盐城和烟台菊芋在 30% 海水处理下分别是对照的 24.4%、56.6%、37.8% 和 44.7%、68.2%、63.9% ;而  $C_i$  浓度随着海水浓度的增加而增大 ,30% 海水处理下分别是对照的 1.33、1.26 和 1.20 倍 ,在各处理下盐城菊芋较武威和烟台菊芋叶片  $C_i$  低 ,如在 15% 海水处理下 ,分别低 6.4% 和 7.8% ;而盐城菊芋在 15% 海水处理下 , $G_s$  和  $L_s$  较武威和烟台菊芋高 ,分别高为 27.1%、5.9% 和 15.6%、19.4% ,较对照降低幅度远小于武威和烟台菊芋幼苗(图 1)。

2.3 海水处理对不同来源地菊芋幼苗叶片叶绿素 a 荧光产额和 PS II 光化学效率的影响

如图 2 所示 ,随着海水浓度的增加 ,各地菊芋叶片的  $F_o$ 、 $F_m$ 、 $F_v$ 、 $F_s$  和恒态荧光与初始荧光差值

表 1 海水处理对菊芋幼苗鲜重及干重的影响( $\text{g}\cdot\text{株}^{-1}$ )  
Table 1 Effects of seawater treatment on biomass fresh weight (FW) and dry weight (DW) of aerial parts and roots of *Helianthus tuberosus* seedlings ( $\text{g}\cdot\text{plant}^{-1}$ )

处理 Treatment	0				15%				30%			
	鲜重 FW		干重 DW		鲜重 FW		干重 DW		鲜重 FW		干重 DW	
	根 Root	地上部 Shoot	根 Root	地上部 Shoot	根 Root	地上部 Shoot	根 Root	地上部 Shoot	根 Root	地上部 Shoot	根 Root	地上部 Shoot
武威 Wuwei	6.22 <sup>a</sup>	5.78 <sup>a</sup>	0.40 <sup>a</sup>	0.77 <sup>a</sup>	5.85 <sup>a</sup>	4.77 <sup>b</sup>	0.36 <sup>ab</sup>	0.65 <sup>b</sup>	5.09 <sup>b</sup>	3.59 <sup>c</sup>	0.32 <sup>b</sup>	0.55 <sup>c</sup>
盐城 Yancheng	7.65 <sup>a</sup>	6.26 <sup>a</sup>	0.50 <sup>a</sup>	0.88 <sup>a</sup>	7.40 <sup>a</sup>	5.97 <sup>a</sup>	0.48 <sup>a</sup>	0.87 <sup>a</sup>	6.75 <sup>b</sup>	4.53 <sup>b</sup>	0.41 <sup>b</sup>	0.72 <sup>b</sup>
烟台 Yantai	7.46 <sup>a</sup>	5.89 <sup>a</sup>	0.46 <sup>a</sup>	0.78 <sup>a</sup>	7.04 <sup>a</sup>	4.90 <sup>b</sup>	0.43 <sup>a</sup>	0.71 <sup>a</sup>	4.92 <sup>b</sup>	3.15 <sup>c</sup>	0.31 <sup>b</sup>	0.47 <sup>b</sup>

表中同项同行数据后相同字母表示在  $p=0.05$  水平上无显著差异 Data followed by same letters are not significantly different at  $p=0.05$  level in a line

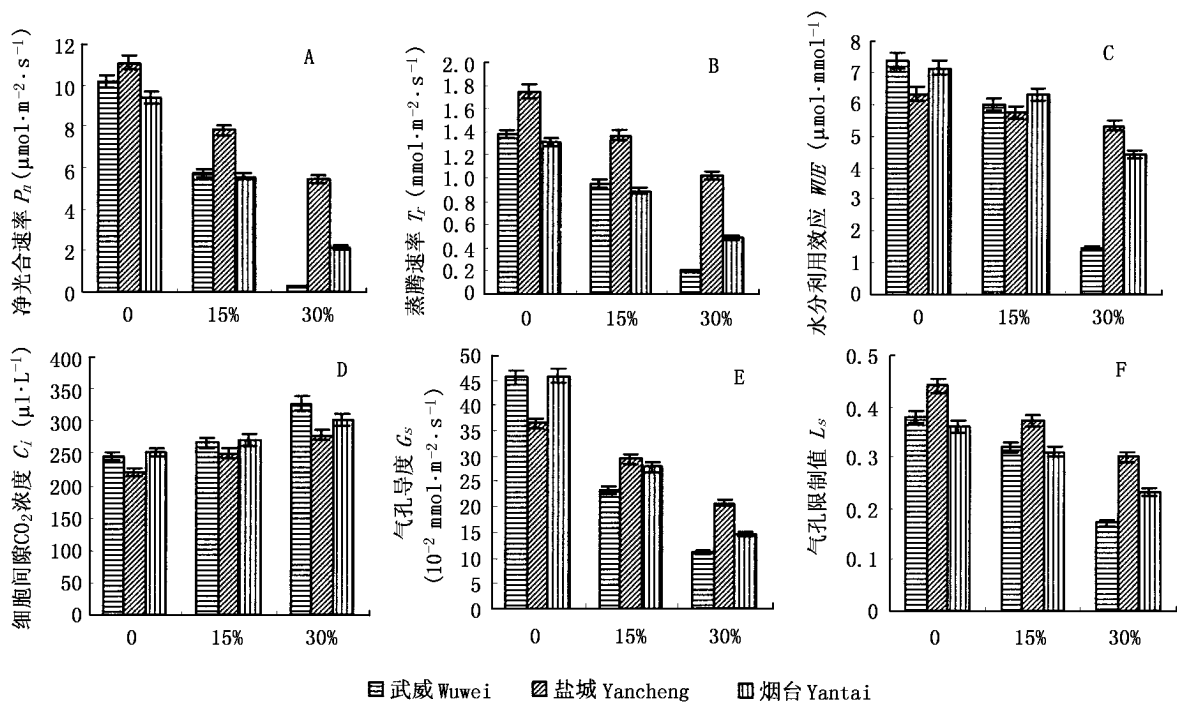


图 1 海水处理对菊芋幼苗叶片净光合速率、蒸腾速率、水分利用效率、细胞间隙  $CO_2$  浓度、气孔导度和气孔限制值的影响

Fig. 1 Effects of seawater treatment on net photosynthetic rate ( $P_n$ ), transpiration rate ( $T_r$ ), water use efficiency ( $WUE$ ), internal  $CO_2$  concentration ( $C_i$ ), stomatal conductance ( $G_s$ ) and stomatal limitation ( $L_s$ ) of *Helianthus tuberosus* seedling leaves

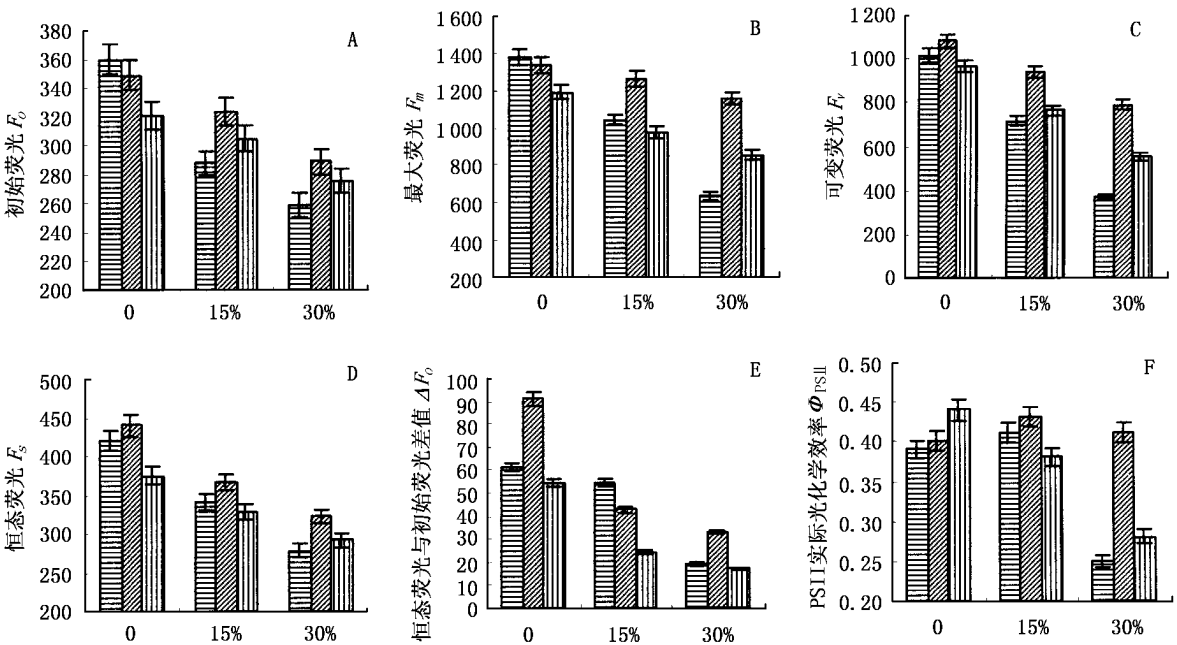


图 2 海水处理对菊芋幼苗叶片初始荧光、最大荧光、可变荧光、恒态荧光、恒态荧光与初始荧光差值和 PSII 实际光化学效率的影响

Fig. 2 Effects of seawater treatment on minimal fluorescence ( $F_o$ ), maximum fluorescence ( $F_m$ ), variable fluorescence ( $F_v$ ), stable fluorescence ( $F_s$ ), difference between  $F_s$  and  $F_o$  ( $\Delta F_o$ ), PSII actual fluorescence efficiency ( $\Phi_{PSII}$ ) of *Helianthus tuberosus* seedling leaves

图例同图 1 Legends see Fig. 1

( $\Delta F_o$ )均降低,且在各处理下盐城菊芋较武威和烟台菊芋叶片  $F_m$ 、 $F_v$  和  $F_s$  大,如在 15% 海水处理下,分别大 25.6%、17.8%、30.9%、22.4% 和 7.3%、11.6%;且在 30% 海水处理下  $F_o$ 、 $F_m$ 、 $F_v$ 、 $F_s$  和  $\Delta F_o$  较对照的降低幅度小于武威和烟台菊芋幼苗。

同样由图 2 可知,随着海水浓度的增加,各地菊芋叶片的  $F_v/F_o$  和  $F_v/F_m$  均降低,武威、盐城和烟台菊芋在 30% 海水处理下分别是对照的 50.4%、88.1%、66.4% 和 78.4%、84.0%、80.2%,且在各处理下盐城菊芋较武威和烟台菊芋叶片  $F_v/F_o$  大,如在 15% 海水处理下,分别大 16.5% 和 15.1%;而各处理下各地菊芋叶片  $F_v/F_m$  变化不一致,在 15% 海水处理下为:烟台 > 盐城 > 武威。各处理下菊芋叶片的  $\Phi_{PSII}$  变化也不一致,盐城和武威菊芋叶片的  $\Phi_{PSII}$  在 15% 海水处理较 0 和 30% 海水处理下大,而烟台菊芋叶片  $\Phi_{PSII}$  在 0 海水处理最大,且在 30% 海水处理下  $F_v/F_o$ 、 $F_v/F_m$  和  $\Phi_{PSII}$  较对照的降低幅度小于武威和烟台菊芋幼苗。

## 2.4 海水处理对不同来源地菊芋幼苗叶片电子传递速率、光化学荧光猝灭系数和光化学速率的影响

随着海水浓度的增加,盐城菊芋叶片  $ETR$ 、 $q_p$  和光化学速率变化幅度不大,武威和烟台菊芋在 30% 海水处理下显著下降,分别是对照的 66.3%、85.3%、66.1% 和 67.0%、71.8%、66.9%,且在 30% 处理下盐城菊芋较武威和烟台菊芋叶片  $ETR$ 、 $q_p$  和光化学速率大,分别大 64.6%、43.2%、19.1% 和 23.2%、64.1%、42.9%,同样在 30% 海水处理下  $ETR$ 、 $q_p$  和光化学速率较对照降低幅度小于武威和烟台菊芋幼苗(图 3)。

## 2.5 海水处理对不同来源地菊芋幼苗叶片叶绿素 a、叶绿素 b 含量和叶绿素 a/叶绿素 b 的影响

随着海水浓度的增加,各地菊芋叶片的叶绿素 a(Chla)含量均降低,武威、盐城和烟台菊芋叶片 Chla 含量在 30% 海水处理下分别是对照的 61.8%、81.6% 和 85.7%,且在各处理下盐城菊芋较武威和烟台菊芋叶片 Chla 含量大。但随着海水浓度的增加,各地菊芋叶片的叶绿素 b(Chlb)含量无显著差异。武威和盐城菊芋叶片 Chla/Chlb 比值均降低,烟台菊芋叶片 Chla/Chlb 比值在 0 和 15% 海水处理下无差异(图 4)。

## 3 讨论

盐胁迫对植物造成的危害主要是离子毒害、渗透胁迫和营养不平衡(Ruizd *et al.*, 1999),生长量是

植物对盐胁迫响应的综合体现及植物抗盐能力的可靠标准。本试验表明:15% 海水处理对各来源地菊芋幼苗生长发育没有显著抑制作用(表 1),由于海水中离子组成丰富,有些离子对植物是有益的,如外源  $Ca^{2+}$  可增强植物的耐盐性(郑青松等, 2001),且低浓度海水中主要盐害离子如  $Na^+$  和  $Cl^-$  还没达到对菊芋幼苗有害浓度,而 30% 海水胁迫对菊芋幼苗形态发育上具有明显抑制作用(表 1),这是由于随海水浓度增加,离子毒害和渗透胁迫占主导地位,从而显著抑制了菊芋幼苗的生长发育。但海水处理对各来源地菊芋幼苗的抑制作用效应不一致,表现为盐城菊芋幼苗地上部和根鲜重及干重降低的幅度小于武威和烟台菊芋幼苗,其受抑制作用最低,说明其耐海水能力较大,这与植物耐盐性的大小由其遗传性决定有关。

$P_n$  直接反映出单位叶面积的物质生产能力,  $T_r$  是植物必不可少的生理过程,它的主要生理作用在于降低植物体温,增加植物水分的吸收和增加无机离子的吸收和运输,  $WUE$  是植物在有限的水分条件下重要的生理特性(彭长连等, 2000),不同浓度海水处理对  $WUE$  的影响取决于  $P_n$  和  $T_r$  的相对变化,一般认为盐胁迫下导致光合速率降低的原因主要归纳为两类:一类为气孔因素,主要受气孔导度的影响;另一类为非气孔因素,即内部的调控机制,如 1,5-二磷酸核酮糖羧化氧化酶(Rubisco) 1,6-二磷酸果糖酶合成酶(FBPase)的活性,光系统 II 反应中心电子流的状态等均影响光合能力(苏培玺等, 2003)。随着海水浓度的增加,各地菊芋幼苗叶片的  $P_n$ 、 $T_r$ 、 $WUE$ 、 $G_s$  和  $L_s$  均降低,而  $C_i$  随着海水浓度的增加而增大,说明  $P_n$  和  $T_r$  变化幅度相似,根据 Cowan 和 Farquhar 等的观点,气孔在短期的行为总是以有限的水分丧失来换取最大的  $CO_2$  同化量,即气孔的最优化理论(冯立田和卢元芳, 1998),表明菊芋幼苗不适应 15% 和 30% 海水造成的渗透胁迫。气孔的不均匀关闭并不限制  $CO_2$  进入叶片,也不会影响  $C_i$  值,说明光合速率的下降以非气孔因素为主,即应是叶肉细胞同化能力降低,非气孔限制成了光合速率降低的主要因素,这种光合作用的非气孔限制可能是由于 RuBP 羧化酶的活性下降所致,而 RuBP 羧化酶含量减少、再生能力的下降或者 PS II 对盐的敏感性都会影响 RuBP 羧化酶活性。但海水处理对各来源地菊芋幼苗  $P_n$ 、 $T_r$ 、 $WUE$ 、 $G_s$ 、 $L_s$  和  $C_i$  的效应不一致,这与各来源地菊芋遗传差异性有关。

与“表观性”的气体交换指标相比,叶绿素荧光

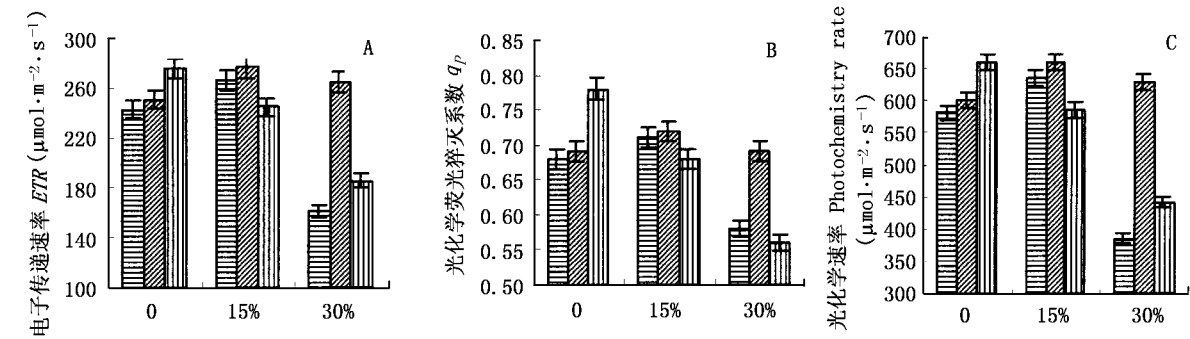


图3 海水处理对菊芋幼苗叶片电子传递速率、光化学荧光猝灭系数和光化学速率的影响  
Fig.3 Effect of seawater treatment on electronic transfer rate ( ETR ), photochemical quench (  $q_p$  ) and photochemistry rate of *Helianthus tuberosus* seedling leaves  
图例同图1 Legends see Fig. 1

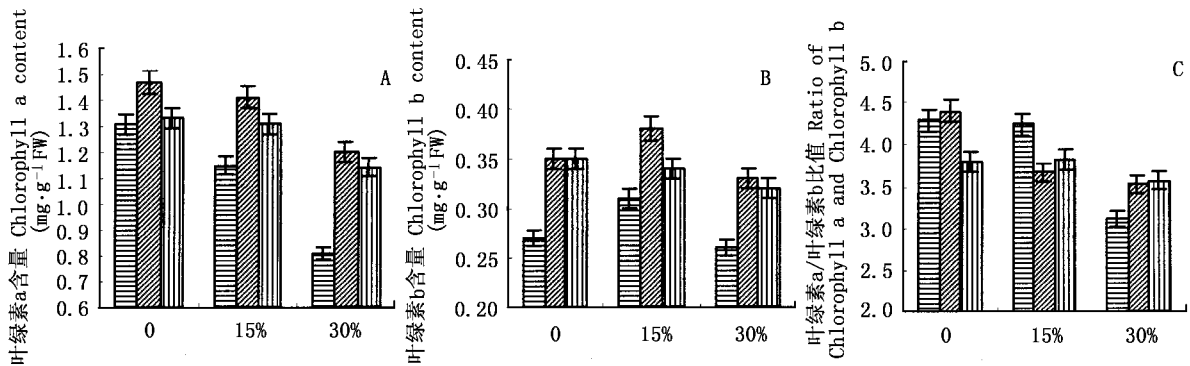


图4 海水处理对菊芋幼苗叶片叶绿素 a、叶绿素 b 和叶绿素 a/叶绿素 b 的影响  
Fig.4 Effect of seawater treatment on chlorophyll a content , chlorophyll b content and ratio of chlorophyll a and chlorophyll b of *Helianthus tuberosus* seedling leaves  
图例同图1 Legends see Fig. 1

参数更具有反映“内在性”的特点,盐胁迫对植物光合作用的影响是多方面的,不仅直接引发光合机构的异常,同时也影响光合电子传递。 $F_v/F_m$  常被用作表明环境胁迫程度的探针(张守仁,1999)。  $F_v/F_m$  下降可能伴随着  $F_o$  的上升或  $F_m$  的下降,  $F_o$  的变化程度可用来鉴别植物的不同抵抗或耐盐能力。不同来源地菊芋幼苗叶片叶绿素荧光参数对海水处理的敏感程度存在差异,海水处理下  $F_v/F_m$  的变化与  $F_o$  变化趋势相似,这与 Kalapos 和 Mázsá (2001)关于  $F_v/F_m$  下降与  $F_o$  增加有关的结论有所不同。海水处理使菊芋幼苗的  $F_v$ 、 $F_m$ 、 $F_o$ 、 $F_v/F_m$ 、 $F_v/F_o$ 、 $F_s$  和  $\Delta F_o$  下降(图2),说明 PS II 结构与功能受到不同程度的损伤与破坏,不利于叶绿体把光能转化为化学能,各处理下盐城菊芋幼苗叶片荧光参数较武威和烟台菊芋幼苗叶片稳定,30%海水处理下武威菊芋幼苗叶片  $F_v$ 、 $F_m$ 、 $F_o$ 、 $F_v/F_m$ 、 $F_v/F_o$ 、 $F_s$

和  $\Delta F_o$  较对照差异最大,从叶绿素荧光特性看,盐城菊芋耐海水胁迫的能力较武威和烟台菊芋强,同时盐城菊芋幼苗叶片净光合速率下降幅度较小,这与其胁迫期间维持较高的 PS II 实际光化学效率是一致的,另一方面,30%海水处理下武威菊芋幼苗叶片净光合速率下降幅度远远大于  $F_v/F_m$  的下降幅度,这与 Lafitte 和 Edmeades(1997)在不同抗温性玉米中发现荧光反应与碳同化的不一致性结果相似,由此也说明光合作用受抑原因的复杂性。

从叶绿素荧光动力学的结果看,  $q_p$  反映了 PS 天线色素捕获的光能用于光化学电子传递的份额,电子传递速率和光化学效率降低,使得光能不能被有效利用,而以热的形式被耗散掉了,成为光合作用的重要限制因子(郭盛磊等,2005)。30%海水处理使菊芋幼苗叶片 ETR、光化学速率和  $q_p$  均降低(图3),菊芋叶绿体的双层膜部分损坏,基粒片层之间的

连接出现断裂,叶绿体精细结构的解体(扫描透视图片未例),导致色素蛋白复合体不稳定,使 PS II 捕光色素蛋白复合体受到伤害,发生降解,光能转换能力下降。同时盐城菊芋幼苗叶片 *ETR*、光化学速率和  $q_p$  变化幅度较武威和烟台菊芋低,这与其耐海水胁迫的能力大小有关。

叶绿素作为光合色素,参与光合作用中光能的吸收、传递和转化,在植物光合作用中起着关键性的作用。海水处理对各来源地菊芋幼苗叶片 Chla 和 Chlb 含量影响不一致,Chla 的下降幅度远大于 Chlb (图 4),可见叶片中叶绿素的下降主要是由于 Chla 含量的下降引起的,这也导致 Chla/Chlb 的值随海水胁迫程度的加深表现出下降趋势,以上变化是由于盐胁迫引起了叶片中叶绿素降解加强,生物合成减弱所致,而此间 Chla 可能不及 Chlb 稳定,更容易受盐胁迫的影响,叶绿素含量的降低是光合作用减弱的主要原因之一。

综上所述,海水处理对菊芋幼苗生长发育、光合作用和叶绿素荧光特性均有影响,随海水浓度的增加,其效应越明显,但对各来源地菊芋幼苗的影响不一致,盐城菊芋幼苗表现为更耐海水,其机制将进一步进行研究。

## 参 考 文 献

- Daniela DB, Flavia NI, Riccardo I (2004). Seawater irrigation: antioxidant defence responses in leaves and roots of a sunflower (*Helianthus annuus* L.) ecotype. *Journal of Plant Physiology*, 161, 1359 – 1356.
- Feng LT (冯立田), Lu YF (卢元芳) (1998). Study on the leaf photosynthesis and chloroplastonic regulation of *Chenopodium glaucum* L. under salt stress. *Journal of Qufu Normal University* (曲阜师范大学学报), (3), 57 – 61. (in Chinese with English abstract)
- Guo SL (郭盛磊), Yan XF (阎秀峰), Bai B (白冰), Yu S (于爽) (2005). Effects of nitrogen supply on photosynthesis in larch seedlings. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 25, 1291 – 1298. (in Chinese with English abstract)
- Kalapos T, Mázsú K (2001). Juniper shade enables terricolous lichens and mosses to maintain high photochemical efficiency in a semiarid temperate sand grassland. *Photosynthetica*, 39, 263 – 268.
- Lafitte HR, Edmeades GO (1997). Temperature effects on radiation use and biomass partitioning in diverse tropical maize cultivars. *Field Crops Research*, 49, 231 – 247.
- Li WR (李文瑞), Feng JC (冯金朝), Jiang TR (江天然), Zhang LX (张立新), Liu XM (刘新民) (1999). Seasonal changes in photosynthetic characteristics of *Ammopiathanthus mon-*
- golicus*. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 41, 190 – 193. (in Chinese with English abstract)
- Liu ZP (刘兆普), Deng LQ (邓力群), Liu L (刘玲), Qi CH (綦长海), Chen MD (陈铭达), Xia TX (夏天翔) (2005). Physiological characteristics of *Helianthus tuberosus* irrigated by seawater, Laizhou coast, Shandong province. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 29, 474 – 478. (in Chinese with English abstract)
- Liu L (刘联), Liu L (刘玲), Liu ZP (刘兆普), Fu YS (符永生), Yun Y (云艳), Deng LQ (邓力群), Chen MD (陈铭达) (2003). Study on *Aloe vera* L. irrigated by seawater in the sea-beach of South China. *Journal of Natural Resources* (自然资源学报), 18, 589 – 594. (in Chinese with English abstract)
- Liu ZP (刘兆普), Liu L (刘玲), Chen MD (陈铭达), Deng LQ (邓力群), Zhao GM (赵耕毛), Tang QZ (唐奇志), Xia TX (夏天翔) (2003). Study on the irrigation systems in agriculture by seawater. *Journal of Natural Resources* (自然资源学报), 18, 423 – 429. (in Chinese with English abstract)
- Long XH (隆小华), Liu ZP (刘兆普), Chen MD (陈铭达), Qi CH (綦长海), Liu L (刘玲) (2005). Coupling effect of salt and fertilizer application on *Helianthus tuberosus* irrigated with seawater in semiarid region. *Acta Pedologica Sinica* (土壤学报), 42, 91 – 97. (in Chinese with English abstract)
- Long XH (隆小华), Liu ZP (刘兆普), Liu L (刘玲), Chen MD (陈铭达), Zheng QS (郑青松) (2004). Effects of different concentrations of seawater on growths, developments and absorption of P of *Helianthus tuberosus* seedlings. *Bulletin of Botanical Research* (植物研究), 24, 331 – 334. (in Chinese with English abstract)
- Pan XH (潘晓华), Liu SY (刘水英), Li F (李锋), Li MY (李木英) (2003). Effect of low phosphorus stress on leaf photosynthesis in the seedlings of different rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 29, 770 – 774. (in Chinese with English abstract)
- Peng CL (彭长连), Lin ZF (林植芳), Lin GZ (林桂珠) (2000). Photosynthesis and water use efficiency in wheat varieties differing in phosphate use efficiency. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 26, 543 – 548. (in Chinese with English abstract)
- Qu GM (曲桂敏), Shen X (沈向), Wang HX (王鸿霞), Shu HR (束怀瑞) (2000). Study on diurnal variations of *WUE* and relevant parameters for different cultivars of apple trees. *Journal of Fruit Science* (果树科学), 17, 7 – 11. (in Chinese with English abstract)
- Ruiz D, Martinez V, Cerdá A (1999). Demarcating speciation ( $\text{NaCl}$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Na}^+$ ) and osmotic effects in the response of two citrus rootstocks to salinity. *Scientia Horticulturae*, 80, 213 – 224.
- Su PX (苏培玺), Zhang LX (张立新), Du MW (杜明武), Bi YR (毕玉蓉), Zhao AF (赵爱芬), Liu XM (刘新民) (2003). Photosynthetic character and water use efficiency of

different leaf shapes of *Populus euphratic* and their response to CO<sub>2</sub> enrichment. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 27, 34 – 40. (in Chinese with English abstract)

Zhang L (张丽), Zhang XC (张兴昌) (2003). Interactions of nitrogen with water and light in the growth of plant. *Agricultural Research in the Arid Areas* (干旱地区农业研究), 21(1), 43 – 46. (in Chinese with English abstract)

Zhang SR (张守仁) (1999). A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 4, 444 – 448. (in Chinese with English abstract)

Zhang XZ (张宪政) (1986). Method for measurement of chlorophyll content in plants. *Liaoning Agricultural Sciences* (辽宁农业科学), (3), 26 – 28. (in Chinese with English abstract)

Zheng QS (郑青松), Wang RL (王仁雷), Liu YL (刘友良) (2001). Effects of Ca<sup>2+</sup> on absorption and distribution of ions in salt treated cotton seedling. *Acta Phytophysiological Sinica* (植物生理学报), 27, 325 – 330. (in Chinese with English abstract)

责编委 : 蒋高明    责任编辑 : 刘丽娟