

文章编号: 1001-1498(2009)02-0200-07

# 盐胁迫对桑树幼苗光合生理及 叶绿素荧光特性的影响

柯裕州<sup>1</sup>, 周金星<sup>1\*</sup>, 卢楠<sup>2</sup>, 张旭东<sup>1</sup>, 孙启祥<sup>1</sup>

(1. 中国林业科学研究院林业研究所, 国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091;

2. 北京林业大学生物科学与技术学院, 北京 100083)

**摘要:** 试验以黄河流域和西北地区常用的桑树砧木 - 1年生实生桑树幼苗为试验材料, 采用盆栽加盐的方式模拟盐胁迫环境, 通过设置 1、3、5、7 g·kg<sup>-1</sup>等 4个盐分梯度, 以不加 NaCl(0 g·kg<sup>-1</sup>)为对照(CK), 研究 NaCl胁迫对桑树幼苗光合作用和叶绿素荧光特性的影响。结果表明: 1 g·kg<sup>-1</sup> NaCl处理对桑树幼苗叶片的净光合速率( $P_n$ )没有明显影响; 而 3、5、7 g·kg<sup>-1</sup>等 NaCl处理则对  $P_n$ 具有明显的抑制作用, 5、7 g·kg<sup>-1</sup>等的 NaCl处理的影响显著, 造成桑树幼苗  $P_n$ 急剧降低, 部分植株受害严重, 甚至死亡。此外, 1、3 g·kg<sup>-1</sup>等 NaCl处理对桑树幼苗的气孔导度( $G_s$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、水分利用率( $WUE$ )和胞间  $CO_2$ 浓度( $C_i$ )没有明显影响, 而 5、7 g·kg<sup>-1</sup>等 NaCl处理则显著提高了桑树幼苗的  $C_i$ 降低了  $G_s$ 、 $T_r$ 和  $WUE$ 。盐胁迫对桑树幼苗叶片的叶绿素荧光参数具有一定的影响。随 NaCl处理浓度增大, 初始荧光( $F_0$ )呈下降的趋势, 而非光化学荧光淬灭系数( $NPQ$ )则先升后降, 但处理之间  $F_0$ 和  $NPQ$ 变化差异不明显; 1、3 g·kg<sup>-1</sup>等 NaCl处理对桑树幼苗的最大荧光( $F_m$ )、最大光化学效率( $F_v/F_m$ )、潜在光化学效率( $F_v/F_0$ )和 PS 有效光化学量子效率( $PS$ )没有明显影响, 而 5、7 g·kg<sup>-1</sup>等 NaCl处理则显著降低其  $F_m$ 、 $F_v/F_m$ 、 $F_v/F_0$ 和  $PS$ 。

**关键词:** 桑树; 盐胁迫; 光合特性; 叶绿素荧光特性

**中图分类号:** S718.43

**文献标识码:** A

## Effects of Salinity on Photosynthetic Physiology and Chlorophyll Fluorescence Characteristics of Mulberry (*Morus alba*) Seedlings

KE Yu-zhou<sup>1</sup>, ZHOU Jin-xing<sup>1\*</sup>, LU Nan<sup>2</sup>, ZHANG Xu-dong<sup>1</sup>, SUN Qi-xiang<sup>1</sup>

(1. Research Institute of Forestry, CAF; Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation, State Forestry Administration, Beijing 100091, China;

2. Institute of Biological Science and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

**Abstract:** The pot experiments on effects of salt stress on photosynthetic physiology and chlorophyll fluorescence characteristics of 1-year-old mulberry (*Morus alba*) seedlings were conducted with a common stock of mulberry-Shishengsang which adapted to the Yellow River valley and northwestern areas. The seedlings were treated with NaCl concentrations of 1, 3, 5 and 7 g·kg<sup>-1</sup>, and with fresh water as the control. By using LICOR 6400 portable photosynthesis system and PAM-2100 portable pulse-modulated chlorophyll fluorescence system, the net photosynthetic rate ( $P_n$ ), stomatal conductance ( $G_s$ ), intercellular  $CO_2$  concentrations ( $C_i$ ), transpiration rate ( $T_r$ ) and other indexes were measured on the 1<sup>st</sup>, 2<sup>nd</sup>, 3<sup>rd</sup>, 7<sup>th</sup> and 21<sup>th</sup> day after salt stress treatments. The results showed that the salinity in NaCl concentration of 1 g·kg<sup>-1</sup> had no significant impact on  $P_n$  of mulberry seedlings, but it

收稿日期: 2008-06-16

基金项目: 国家“十一五”科技支撑项目“长江中下游低山丘陵生态退化区植被恢复技术实验示范”(2006BAD03A16)

作者简介: 柯裕州(1970—),男,湖北鄂州人,在读博士生,主要从事森林培育与生态工程方面的研究。E-mail: keyuzhou@126.com

\*通讯作者 E-mail: zjx9277@126.com

significantly inhibited  $P_n$  under treatment with NaCl concentration of 3, 5 and 7  $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ , especially, the effects of salt in NaCl concentration of 5 and 7  $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$  on it were greater. Moreover,  $P_n$  gradually decreased as NaCl concentration increased. In addition, the salt had no significant effects on  $G_s$ ,  $C_i$ ,  $Tr$  and  $WUE$  under treatments with NaCl concentration of 1 and 3  $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ , however  $G_s$ ,  $Tr$  and  $WUE$  significantly decreased but  $C_i$  significantly increased when the mulberry seedlings were treated with NaCl concentration of 5 and 7  $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ . Moreover, the salinity had impact on the kinetic parameters of chlorophyll fluorescence of mulberry seedling leaves. During the experiments, the original fluorescence ( $F_o$ ) showed a declining trend, but non-photochemical quenching of fluorescence ( $NPQ$ ) were at first increased and then decreased with the increment of NaCl concentration, however, the differences of  $F_o$  and  $NPQ$  under various salt stress treatments were not significant. However, salinity didn't significantly affect the maximal fluorescence ( $F_m$ ), original light energy transforming efficiency ( $F_v / F_m$ ), PS latent activity ( $F_v / F_o$ ) and quantum yield of PS electron transport ( $PS$ ) of mulberry seedling leaves under treatments with NaCl concentrations of 1 and 3  $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ , but  $F_m$ ,  $F_v / F_m$ ,  $F_v / F_o$  and  $PS$  evidently declined when treated with NaCl concentrations of 5 and 7  $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ . It denoted that NaCl critical concentration of mulberry seedlings of 1 year old was between 3 and 5  $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ .

**Key words:** mulberry (*Morus alba*); salt stress; photosynthetic physiology; chlorophyll fluorescence characteristics

土壤盐渍化是农林资源生产力下降的一个主要逆境因素,加强植物抗盐生理和耐盐机理的研究,有助于耐盐植物的选育及其在盐碱地综合治理和生态植被恢复中的应用。叶绿素荧光动力学是研究植物光合作用的快速、无损伤的探针<sup>[1]</sup>,因其信号反应灵敏、测定快速简便,被广泛应用于植物的各个领域,尤其在探索植物逆境生理方面具有十分重要的意义。在抗盐胁迫方面,国内外大量的研究表明,叶绿素荧光动力学在植物耐盐生理和耐盐植物材料选育方面具有重要意义<sup>[2-6]</sup>,但也有研究认为盐胁迫对叶绿素荧光动力学参数(如  $F_o$ 、 $F_m$ 、 $F_v/F_m$  等)无影响<sup>[7-9]</sup>。桑树 (*Morus alba* L.) 具有良好的生态、经济和社会效益,广泛用于荒山绿化、四旁绿化、防沙治沙、治理水土流失等方面,在饲料、食品、医药保健等方面也发展迅速。目前,我国桑产业的发展正从东南经济发达地区向内陆干旱、盐渍化地区转移,桑树抗盐性研究是实现桑树在盐渍环境中大面积推广的主要前提。我国已培育出上千个桑树品种,嫁接是被广泛采用的一种繁殖方式,因此了解砧木生理生态特性是桑树品种大规模应用推广的基础,而在我国干旱、半干旱地区、土壤盐渍化地区,砧木抗逆性研究尤为重要。学者们开展过桑树抗盐性研究<sup>[11-15]</sup>,但有关抗盐光合生理方面报道较少,尤其是叶绿素荧光动力学技术在桑树盐胁迫生理方面的应用更少见报道。本试验采用盆栽加盐方式设置不同土壤盐分处理,以黄河流域和北方地区桑树品种常用的砧木-实生桑的 1 年生苗为材料,对桑树幼苗叶片光合气体交换和叶绿素荧光参数进行研究,分析盐胁迫下桑树幼苗叶片的光合生理

生态变化及叶绿素荧光参数的变化规律,了解桑树幼苗的耐盐能力和耐盐机理,为桑树在盐碱地的推广应用提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验设计与处理

试验在中国林业科学研究院花卉种植资源试验基地(北京市房山良乡)进行。2007年3月在桑树苗未萌芽前将地径相似(约 1 cm)的 1 年生实生桑树苗移植到 30 cm  $\times$  24 cm 的塑料盆中,保留 30 cm 截干,每盆种植 1 株,每盆干土 8 kg(盆土取自于良乡基地园土的表土,剔除杂物晒干称质量)。待新梢长至 15 ~ 20 cm,于 5 月 29 日选择生长一致的盆植苗进行加盐(NaCl)处理,盆下放置塑料托盘,以防止盐分渗失。加盐前 5 d 开始控水,以利盐溶液在干燥土壤中扩散均匀。本试验设置 5 个盐分浓度(NaCl 质量 / (NaCl 质量 + 盆土干质量))梯度进行胁迫处理,即 0(不加 NaCl 为对照)、1、3、5 和 7  $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ ,简称为 CK, T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub>, T<sub>3</sub> 和 T<sub>4</sub>。加盐时,按照所设计的盐分梯度分别称取 0、8、24、40 和 56 g NaCl,将其溶于 1 500 mL 的水中,混合均匀,一次缓慢渗入。每个处理 20 盆。处理期间,盆上覆盖塑料薄膜,以减少土壤蒸发,且每隔 2 d 补水 1 次,采用称质量法控制土壤含水量,使土壤含水量保持在 30 ~ 35  $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。

### 1.2 光合生理指标和叶绿素荧光参数的测定

于加盐处理后的第 1、2、3、7 和 21 天测定不同盐胁迫处理的桑树叶片光合生理指标和叶绿素荧光参数,测定时间为上午 9:00—10:00,选择生长一致

的桑树幼苗挂牌定株,统一选择植株第 4 片完全叶(做标记)进行测定,每个处理分别测量 5 株。

1.2.1 光合生理指标的测定 采用美国 Licor 公司生产的 Li-6400 便携式光合系统,测定桑树幼苗叶片的净光合速率 ( $P_n$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、蒸腾速率 ( $T_r$ ,  $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、气孔导度 ( $G_s$ ,  $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、胞间  $\text{CO}_2$  浓度 ( $C_i$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ) 等光合气体交换参数,并计算出水分利用率 ( $WUE$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$ ),其采用公式为:

$$WUE = P_n / T_r$$

测定时,叶室温度设定为  $28 \pm 1$ ,光合有效辐射 ( $PAR$ ) 为  $1\,000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,  $\text{CO}_2$  浓度为  $400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ,流速为  $400 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

1.2.2 叶绿素荧光参数测定 采用德国 WALZ 生产的 PAM-2100 便携式脉冲调制式叶绿素荧光仪测定桑树幼苗叶片的叶绿素荧光参数。测量前采用叶夹使植株暗适应 20 min,然后打开测量光,得最小/原初荧光 ( $F_0$ ); 1.5 min 后,荧光曲线基本稳定,打开单饱和白光脉冲 1 次,测量最大荧光 ( $F_m$ ),仪器自动记录  $F_0$ 、 $F_m$ 、原初光能转化效率 ( $F_v/F_m$ ) 等参数值。此后,光适应 15 ~ 20 min,测得  $F_0$ 、 $F_m$ 、PS 电子传递量子产量 ( $PS$ ) 等荧光参数,并根据所测的叶绿素荧光参数值计算出潜在光化学效率 ( $F_v/F_0$ ) 和非光化学荧光淬灭系数 ( $NPQ$ ),其中:

$$F_v(\text{可变荧光}) = F_m - F_0$$

$$NPQ = F_m / F_m - 1$$

## 2 结果与分析

### 2.1 盐胁迫对桑树幼苗叶片光合生理特性的影响

2.1.1 净光合速率 ( $P_n$ ) 由表 1 可看出:试验过程中,  $T_1$  的净光合速率 ( $P_n$ ) 和 CK (对照) 的差异不显著,其所测 5 次的平均值为  $11.75 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,略大于对照的平均值 ( $11.36 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ),可见,  $1 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$  的 NaCl 对桑树幼苗的净光合速率没有明显影响;当 NaCl  $3 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$  时,盐分对桑树幼苗叶片的净光合速率具有明显的抑制作用,且 NaCl 处理浓度越大,其抑制程度越强。

随着处理时间的增长,不同盐处理的桑树幼苗叶片  $P_n$  变化差异较大。CK 和  $T_1$  的  $P_n$  除了第 1 天可能因处理时灌水而导致较高之外,其余处理时间的  $P_n$  均表现较稳定。 $T_2$  处理在 1 ~ 3 d 内  $P_n$  逐步下降,分别为  $12.85$ 、 $9.22$ 、 $5.72 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,以后趋于稳定;而  $T_3$  和  $T_4$  处理的  $P_n$  则迅速下降,分别由

第 1 天的  $11.03$ 、 $8.41 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  骤降至第 3 天的  $1.09$ 、 $0.09 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。可见,1 年生桑树幼苗在 NaCl  $5 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$  时产生较强烈的胁迫反应。

2.1.2 气孔导度 ( $G_s$ )、胞间  $\text{CO}_2$  浓度 ( $C_i$ ) 由表 1 可看出:桑树幼苗叶片的  $G_s$  随 NaCl 含量的增大而下降; $T_1$  处理的  $G_s$  与对照的差异不显著; $T_2$  处理的  $G_s$  变化较大,在第 1、2 和 21 天的  $G_s$  与对照没有显著差异,而第 3、7 天的  $G_s$  则显著低于对照;试验期间,  $T_3$  和  $T_4$  的  $G_s$  均显著低于对照,可见,NaCl  $5 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$  时,盐分对 1 年生桑树幼苗的  $G_s$  具有极显著的抑制作用。随着时间的增长,不同 NaCl 处理的  $G_s$  表现各异,  $T_1$  和  $T_2$  的  $G_s$  表现出先降后升的现象,可能是由于在处理初期叶片失水较多造成气孔关闭,而后逐渐开始恢复的缘故,说明  $1.3 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$  的 NaCl 处理对桑树幼苗的影响是可逆的;而  $T_3$  和  $T_4$  的  $G_s$  却一直下降,表明 NaCl  $5 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$  时,根系吸水困难,造成植物水分严重亏缺,引起气孔关闭。

由表 1 可看出:处理后的第 1 天,  $T_1$  的  $C_i$  略大于对照,  $T_2$ 、 $T_3$  和  $T_4$  的  $C_i$  测略小于对照;随着处理时间的增长,  $T_1$  和  $T_2$  的  $C_i$  大体表现出比对照略小,而  $T_3$  和  $T_4$  的  $C_i$  测逐渐大于对照。方差分析结果表明:CK、 $T_1$  和  $T_2$  的  $C_i$  之间差异不显著;  $T_3$  的  $C_i$  在处理后的第 1、2 天与 CK、 $T_1$  和  $T_2$  差异不显著,而在第 3、7 天则显著高于 CK、 $T_1$  和  $T_2$ ;  $T_4$  的  $C_i$  在处理后的第 1 天和其他处理之间没有显著差异,而在第 2、3 天则显著高于其它处理;可见,NaCl  $3 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$  对 1 年生桑树幼苗的  $C_i$  没有明显影响,而高盐浓度 (NaCl  $5 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ ) 则显著增加其胞间  $\text{CO}_2$  浓度。随着处理时间的增长,不同处理的  $C_i$  大体表现出上升趋势,可能的原因在于盐胁迫产生的渗透胁迫和离子毒害造成叶肉细胞的光合反应中心受到损伤,光系统活力下降,从而使  $\text{CO}_2$  同化能力降低,叶片胞间  $\text{CO}_2$  浓度增加。

2.1.3 蒸腾速率 ( $T_r$ ) 和水分利用率 ( $WUE$ ) 由表 1 可看出:1 年生桑树幼苗的蒸腾速率随处理浓度的增加而减少,随处理时间增长的变化比较复杂,总的趋势是在减小。NaCl  $5 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$  时,1 年生桑树幼苗的蒸腾速率均比其它处理低,而且与对照的差异显著。

水分利用率 ( $WUE$ ) 是植物在有限的水分条件下反映水分利用与光合作用关系的一种重要生理指标,它取决于  $P_n$  和  $T_r$  的相对变化。从表 1 可看出:  $WUE$  的变化规律和  $T_r$  相似,NaCl  $3 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$  时对 1 年生桑树幼苗叶片的水分利用率没有明显影响,而 NaCl  $5 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$  时则显著降低其水分利用率。

表 1 盐胁迫下桑树幼苗叶片光合生理特性的变化

光合指标	处理	NaCl浓度 / (g · kg <sup>-1</sup> )	处理时间 /d				
			1	2	3	7	21
<i>Pn</i> / ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	CK	0	15.50 ± 3.01a	10.54 ± 3.42a	10.79 ± 4.10a	10.74 ± 1.56a	9.28 ± 2.47a
	T <sub>1</sub>	1	14.34 ± 4.23a	11.53 ± 1.77a	10.55 ± 3.10a	10.98 ± 2.15a	11.08 ± 2.04a
	T <sub>2</sub>	3	12.85 ± 1.92ab	9.22 ± 3.41a	5.72 ± 4.16b	6.06 ± 3.89b	6.10 ± 1.80b
	T <sub>3</sub>	5	11.03 ± 1.10bc	4.38 ± 1.98b	1.09 ± 1.03c	0.91 ± 1.80c	-
	T <sub>4</sub>	7	8.41 ± 2.63c	1.40 ± 3.13b	-0.09 ± 0.30c	-	-
	<i>F</i> 值		5.068	11.707	14.511	16.555	6.046
	<i>P</i> 值		0.006	0.000	0.000	0.000	0.017
<i>Gs</i> / ( $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	CK	0	0.13 ± 0.03a	0.14 ± 0.06a	0.14 ± 0.07a	0.16 ± 0.06a	0.17 ± 0.07a
	T <sub>1</sub>	1	0.14 ± 0.03a	0.12 ± 0.06a	0.11 ± 0.04a	0.15 ± 0.05a	0.17 ± 0.07a
	T <sub>2</sub>	3	0.11 ± 0.03ab	0.09 ± 0.03ab	0.05 ± 0.02b	0.07 ± 0.05b	0.11 ± 0.05a
	T <sub>3</sub>	5	0.08 ± 0.02b	0.04 ± 0.02b	0.02 ± 0.02b	0.03 ± 0.01b	-
	T <sub>4</sub>	7	0.07 ± 0.04b	0.03 ± 0.02b	0.02 ± 0.01b	-	-
	<i>F</i> 值		4.891	5.876	8.665	8.457	1.015
	<i>P</i> 值		0.006	0.003	0.000	0.002	0.394
<i>Ci</i> / ( $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )	CK	0	185.34 ± 13.47a	249.32 ± 19.40b	228.35 ± 21.29bc	241.08 ± 17.34b	280.80 ± 22.17a
	T <sub>1</sub>	1	193.47 ± 43.59a	195.45 ± 61.34b	206.12 ± 40.50c	229.17 ± 30.47b	262.00 ± 29.21a
	T <sub>2</sub>	3	170.13 ± 20.20a	198.69 ± 74.82b	224.27 ± 88.32bc	213.84 ± 23.92b	290.75 ± 21.16a
	T <sub>3</sub>	5	136.73 ± 34.39a	197.06 ± 77.87b	299.34 ± 87.85b	318.92 ± 42.51a	-
	T <sub>4</sub>	7	162.81 ± 65.11a	351.24 ± 77.67a	399.04 ± 19.64a	-	-
	<i>F</i> 值		1.46	5.203	8.880	4.229	1.598
	<i>P</i> 值		0.251	0.005	0.000	0.038	0.246
<i>Tr</i> / ( $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	CK	0	2.39 ± 0.36bc	1.89 ± 0.66a	2.37 ± 1.02a	1.71 ± 0.44a	1.50 ± 0.52a
	T <sub>1</sub>	1	3.36 ± 0.94a	1.69 ± 0.70a	2.63 ± 0.82a	1.67 ± 0.43a	1.57 ± 0.47a
	T <sub>2</sub>	3	2.51 ± 0.34b	1.39 ± 0.47ab	1.41 ± 0.56b	1.09 ± 0.71ab	1.14 ± 0.43a
	T <sub>3</sub>	5	1.97 ± 0.34bc	0.72 ± 0.41bc	0.67 ± 0.38b	0.43 ± 0.17b	-
	T <sub>4</sub>	7	1.65 ± 0.73c	0.57 ± 0.36c	0.50 ± 0.34b	-	-
	<i>F</i> 值		5.925	5.888	10.218	7.075	0.993
	<i>P</i> 值		0.003	0.003	0.000	0.004	0.401
<i>WUE</i> / ( $\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$ )	CK	0	6.48 ± 0.95a	5.64 ± 0.84a	4.63 ± 0.52a	6.41 ± 0.72a	6.38 ± 1.10a
	T <sub>1</sub>	1	4.35 ± 0.84b	7.49 ± 2.23a	4.10 ± 0.85a	6.78 ± 1.33a	7.38 ± 1.47a
	T <sub>2</sub>	3	5.11 ± 0.45ab	6.99 ± 2.71a	3.55 ± 2.06ab	5.57 ± 0.91a	5.58 ± 1.06a
	T <sub>3</sub>	5	5.68 ± 0.70ab	6.61 ± 2.60a	1.84 ± 1.95b	1.30 ± 2.96b	-
	T <sub>4</sub>	7	5.50 ± 1.57ab	1.30 ± 2.69b	-0.36 ± 0.48c	-	-
	<i>F</i> 值		3.212	5.792	11.152	9.983	2.395
	<i>P</i> 值		0.034	0.003	0.000	0.001	0.137

注: -表示所测植株枯萎严重,甚至死亡,故没有测量;表中小写字母显示多重比较结果( $P=0.05$ ),不同字母表示差异显著。

## 2.2 盐胁迫对桑树幼苗叶片叶绿素荧光动力学参数的影响

2.2.1  $F_0$ 、 $F_m$ 、 $F_v/F_m$ 和 $F_v/F_0$   $F_0$ 反映PS 开放时的荧光产量,它与叶片叶绿素浓度有关<sup>[11]</sup>。一般认为,PS 天线的热耗散增加导致 $F_0$ 的降低,而 $F_0$ 升高则表明PS 反应中心受到伤害,色素吸收的能量中以热和荧光的形式耗散的比例增加<sup>[10]</sup>;长期持续的升高则反映PS 反应中心发生不可逆的失活破坏<sup>[16]</sup>,叶绿体膜受损<sup>[17]</sup>。由图1可看出:试验期间, $T_1$ 的 $F_0$ 表现稳定,而 $T_2$ 、 $T_3$ 和 $T_5$ 的 $F_0$ 随处理时间的增长呈下降趋势,但方差分析结果表明,试验期间,各种盐处理之间的 $F_0$ 的变化没有显著差异( $P$ 均 $>0.05$ )。

$F_m$ 是PS 反应中心处于完全的最大荧光产量,反映出PS 的电子传递情况。从图1可看出:随着处理时间的延长, $T_4$ 的 $F_m$ 下降最快,其次是 $T_3$ 、 $T_2$ 的 $F_m$ 的变化比较复杂, $T_1$ 和CK的 $F_m$ 相近。方差分析结果表明,处理后的第1天,各个处理的 $F_m$ 没有显著差异( $F=0.806$ , $P>0.05$ );随着处理时间的增长,CK、 $T_1$ 和 $T_2$ 的 $F_m$ 没有显著差异,而 $T_3$ 、 $T_4$ 的 $F_m$ 与对照的差异极显著。NaCl 3 g · kg<sup>-1</sup>时对1年生桑树幼苗的 $F_m$ 没有明显影响,而NaCl 5 g · kg<sup>-1</sup>时则显著降低其 $F_m$ 。 $F_m$ 的下降,反映环境胁迫条件下PS 的电子传递量减少,从而产生光抑制<sup>[18-19]</sup>。

$F_v/F_m$ 和 $F_v/F_0$ 分别代表PS 原初光能转化

效率和 PS 的潜在活性<sup>[20]</sup>,是反映植物胁迫程度的常用指标。从图 1 可看出:  $T_1$  的  $F_v/F_m$  较稳定,且和 CK 较为接近;  $T_2$  的  $F_v/F_m$  则在处理后的前 3 天稳定;  $T_3$  和  $T_4$  的  $F_v/F_m$  的下降幅度大,且  $T_4 > T_3$ 。方差分析结果表明,处理后的第 1 天,各个处理的  $F_v/F_m$  没有显著差异 ( $F = 1.973, P > 0.05$ );随着处理时间的增长,CK、 $T_1$  和  $T_2$  的  $F_v/F_m$  没有显著差异,  $T_3$  的  $F_v/F_m$  与对照差异显著,而  $T_4$  的  $F_v/F_m$  与对照的差异极显著。 $F_v/F_o$  的变化趋势与  $F_v/F_m$  相似。

2.2.2 PS 和 NPQ  $PS (F_v / F_m)$  反映 PS 反应中心原初光能捕获效率,是叶片用于光合电子传递的能量占所吸收光能的比例,常用于表示植物光合作用的电子传递量子产额。较高的 PS 值有利于提高植物的光能转化效率,促进碳同化的高效运转和有机物的积累<sup>[10]</sup>。从图 1 可看出:盐胁迫处理 7 d 后,4 种盐分处理的桑树幼苗的 PS 值

均比对照的低。方差分析结果表明,处理后的第 1 天,各个处理的 PS 没有显著差异 ( $F = 1.783, P > 0.05$ );随着处理时间的增长,CK、 $T_1$  和  $T_2$  的 PS 也没有显著差异,而  $T_3$ 、 $T_4$  的 PS 均与对照的差异极显著。PS 的降低反映了植物在盐胁迫过程中的光合电子传递受阻,PS 反应中心的开放程度下降,可见  $NaCl 5 g \cdot kg^{-1}$  时对桑树幼苗在盐胁迫过程中的光合电子传递具有极显著的抑制作用。

不同盐浓度对桑树叶片的 NPQ 的影响没有表现出明显的规律,时间效应上则均表现为先升后降(图 1)。NPQ 反映了 PS 天线色素所吸收的光能中用于热耗散的比例,高的 NPQ 有利于过剩光能的及时耗散,从而避免光系统的损害。盐胁迫对桑树叶片的 NPQ 的时间效应实际表现出植物对逆境所产生的一种自我调节和自我保护机制。

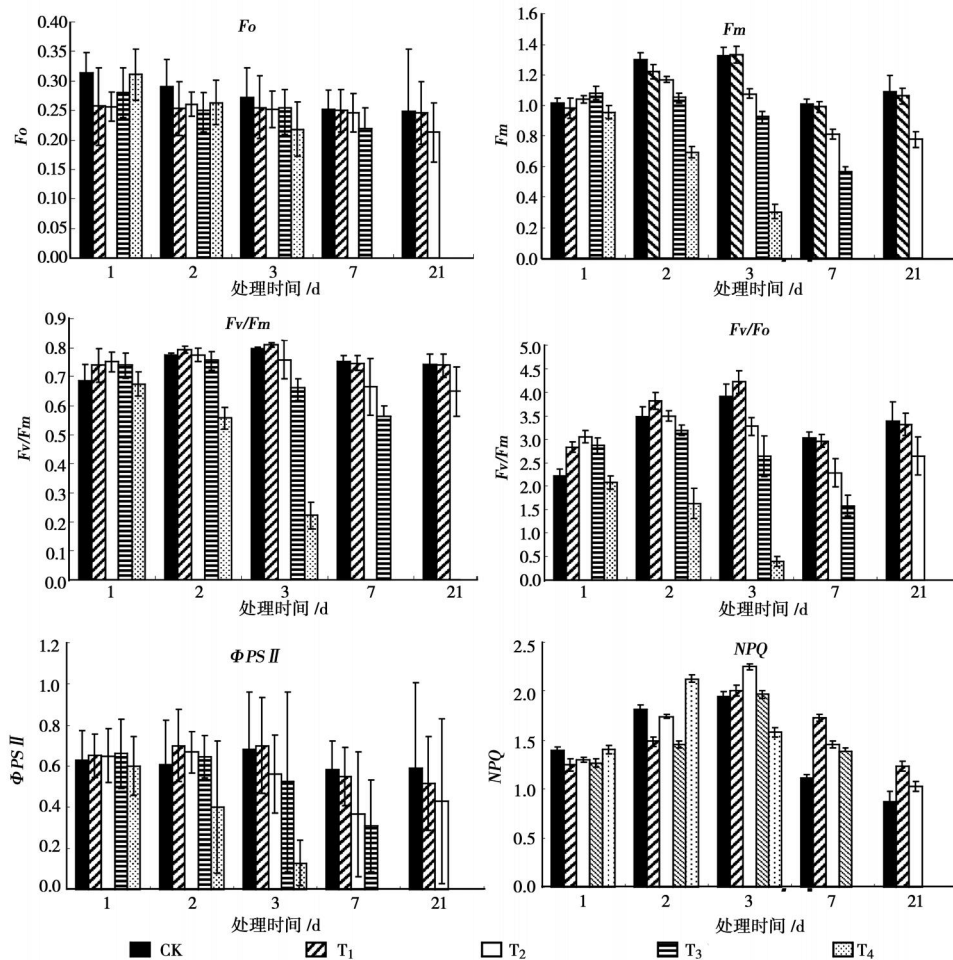


图 1 盐胁迫下桑树幼苗叶绿素荧光动力学参数的变化

### 3 结论与讨论

净光合速率 ( $P_n$ )是反映植物对盐胁迫的响应以及鉴定植物抗盐能力的有效生理指标,直接反映了单位叶面积的同化能力。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,导致植物净光合速率下降<sup>[21-24]</sup>,  $P_n$ 降低直接和桑树幼苗盐害程度有关。试验结果表明,  $1\text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 的 NaCl对 1年生桑树幼苗的  $P_n$ 没有明显影响;  $3\text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时对其  $P_n$ 具有明显抑制作用。随着 NaCl含量的增大,盐胁迫对 1年生桑树幼苗叶片的气孔导度 ( $G_s$ )、胞间  $\text{CO}_2$ 浓度 ( $C_i$ )、蒸腾速率 ( $T_r$ )和水分利用率 ( $WUE$ )具有一定的影响,总体上表现出  $G_s$ 、 $T_r$ 和  $WUE$ 下降,而  $C_i$ 上升。方差分析结果表明,  $1, 3\text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 的 NaCl处理对 1年生桑树幼苗叶片的  $G_s$ 、 $C_i$ 、 $T_r$ 和  $WUE$ 没有显著影响,而  $5\text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时则对  $G_s$ 、 $C_i$ 、 $T_r$ 和  $WUE$ 有显著影响。

目前,一般认为盐胁迫导致光合速率降低的因素包括气孔限制和非气孔限制,根据 Farquhar等<sup>[25]</sup>的观点,气孔因素引起的  $P_n$ 降低表现为  $G_s$ 和  $C_i$ 降低;而非气孔因素引起的  $P_n$ 降低则伴随着  $C_i$ 的提高。处理后的第 1天,  $P_n$ 的下降伴随着  $G_s$ 和  $C_i$ 降低, NaCl造成桑树幼苗  $P_n$ 降低的效应主要是由气孔因素控制的;随着处理时间的增长,  $T_1$ 、 $T_2$ 、 $T_3$ 和  $T_4$ 的  $C_i$ 逐渐升高,其中,  $T_3$ 和  $T_4$ 的  $C_i$ 上升的趋势更加显著,可见, NaCl为  $5$ 和  $7\text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 造成桑树幼苗  $P_n$ 降低效应则主要是由非气孔因素控制。有关这方面的研究很多,有些研究结果以气孔限制为主<sup>[26-27]</sup>,有些研究认为以非气孔限制为主<sup>[28-29]</sup>,亦有学者认为二者均起作用<sup>[30]</sup>,但具体是气孔限制还是非气孔限制还难以明确<sup>[31]</sup>。

叶绿素荧光分析技术在反映光合作用过程中光系统对光能的吸收、传递、分配、耗散和转换方面具有独特的作用<sup>[32]</sup>。盐胁迫下,随着 NaCl含量的增大, 1年生桑树幼苗叶片的  $F_m$ 、 $F_v/F_m$ 、 $F_v/F_o$ 和  $PS$  下降,当 NaCl为  $1, 3\text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时,对 1年生桑树幼苗叶片的这 4个指标没有显著影响,而 NaCl  $5\text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时这 4个指标则显著降低。 $F_m$ 、 $F_v/F_m$ 、 $F_v/F_o$ 和  $PS$  的下降表明盐胁迫使  $PS$  受到损伤,从而叶片的潜在活力下降,其伤害部位可能位于  $PS$  氧化传递链或  $PS$  反应中心或  $PS$  原初电子受体<sup>[33]</sup>。盐胁迫下,桑树叶片光合机构发生异常以及光合电子传递受阻导致光抑制现象的产生是桑树

幼苗  $P_n$ 下降的一个重要方面。

研究结果还表明, NaCl对桑树幼苗生理特性和叶绿素荧光参数的影响,除浓度效应外,还具有明显的时间效应。随着处理时间的增长,同一处理的桑树幼苗生理特性和叶绿素荧光参数均发生一定的变化,尤其是高盐 ( $5, 7\text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )处理下其变化更加明显,可见, NaCl  $5\text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时对桑树幼苗的胁迫效应随处理时间的增长而增大。

总而言之, NaCl含量为  $1, 3\text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时对 1年生桑树幼苗光合作用和叶绿素荧光特性没有明显影响;当 NaCl含量在  $5\text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 以上时对 1年生桑树幼苗光合作用和叶绿素荧光特性均有显著影响;可见, 1年生桑树幼苗的 NaCl临界浓度在  $3 \sim 5\text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 之间,当 NaCl  $5\text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时, 1年生桑树幼苗的光合作用受到明显抑制,部分植株受害严重,有的甚至死亡。

### 参考文献:

- [1] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论 [J]. 植物学通报, 1999, 16 (4): 444 - 448
- [2] Lloyd J, Kriedeman N P, Prior L, et al. Citrus leaf fluorescence: Water and salt effects [J]. Acta Hort, 1986, 175: 333 - 337
- [3] 刘家尧, 张其德. 盐胁迫对不同抗盐性小麦叶片荧光诱导动力学的影响 [J]. 植物学通报, 1998, 15 (2): 46 - 49
- [4] 梁海永, 李会平, 郑均宝, 等. NaCl胁迫对欧洲黑杨组培植株叶片光系统 II 功能的影响 [J]. 河北林果研究, 2000, 15 (2): 101 - 104
- [5] Misra A N, Srivastava A, Strasser R J, et al. Utilization of fast chlorophyll a fluorescence technique in assessing the salinity sensitivity of mung bean and Brassica seedlings [J]. Journal of Plant Physiology, 2001, 158 (9): 1173 - 1181
- [6] Percival G C, Fraser G A. Measurement of the salinity and freezing tolerance of Crataegus genotypes using chlorophyll fluorescence [J]. Journal of Arboriculture, 2001, 27 (5): 233 - 245
- [7] Bugnoli E, Björkman O. Growth of cotton under continuous salinity stress: influence on allocation pattern, stomatal and non-stomatal components of photosynthesis and dissipation of excess light energy [J]. Planta, 1992, 187: 335 - 345
- [8] Lu C M, Qiu N W, Lu Q T, et al. Does salt stress lead to increased susceptibility of photosystem to photoinhibition and changes in photosynthetic pigment composition in halophyte Suaeda salsa grown outdoors [J]. Plant Science, 2002, 163: 1063 - 1068
- [9] Meloni D A, Oliva A, Martinez C A. Photosynthesis and activity of superoxide dismutase, peroxidase and glutathione reductase in cotton under salt stress [J]. Environ Exp Bot, 2003 (49): 69 - 76
- [10] 吕芳德, 徐德聪, 侯红波, 等. 5种红山茶叶绿素荧光特性的比较研究 [J]. 经济林研究, 2003, 21 (4): 4 - 7
- [11] 张和禹. 桑树砧木耐盐性比较 [J]. 经济林研究, 2005, 23 (3):

46 - 48

- [12] 苏兴国, 洪法水. 桑品种耐盐性的隶属函数法之评价 [J]. 江苏农业学报, 2002, 18 (1): 42 - 47
- [13] 苏国兴, 宋卫平, 洪法水. 盐胁迫对桑树  $\text{NH}_4^+$  同化和谷氨酰胺合成酶活性的影响 [J]. 蚕业科学, 2003, 29 (1): 90 - 94
- [14] 苏国兴. 盐胁迫下桑树器官和组织  $\text{K}^+$ 、 $\text{Na}^+$  分布特点研究 [J]. 蚕业科学, 2002, 28 (3): 256 - 260
- [15] 张国英, 谈建中, 刘美娟. 盐胁迫对桑种子发芽及幼苗生理生化特性的影响 [J]. 蚕业科学, 2004, 30 (2): 191 - 194
- [16] Heppich W B, Heppich M, Tuffers A. Photosynthetic responses to  $\text{CO}_2$  concentration and photon fluency rates in the CAM cycling plant *Delospema tradescantioides* (Mesembryanthemaceae) [J]. New Phytologist, 1998, 138: 433 - 440
- [17] Schreiber U, Amund P A. Heat induced changes of chlorophyll fluorescence in isolated chloroplasts and related heat damage at the pigment level [J]. Biochim Biophys Acta, 1978, 502: 138 - 151
- [18] Demmig B, Winter K, Krüger A, et al. Photo inhibition and zeaxanthin information in intact leaves [J]. Plant physiology, 1997, 84 (2): 218 - 224
- [19] Dodd IC, Critchley C, Woodall G S, et al. Photo inhibition in different tycolorded juvenile leaves of *Syzygium* species [J]. J Exper Bot, 1998, 49: 1437 - 1445
- [20] 林世青, 许春辉, 张其德, 等. 叶绿素荧光动力学在植物抗性生理学、生态学和农业现代化中的应用 [J]. 植物学通报, 1992, 9 (1): 1 - 16
- [21] 冯立田, 赵可夫, 邓振旭. NaCl 对菜豆叶片光合  $\text{CO}_2$  和水分交换效应的研究 [J]. 山东师范大学学报, 1999, 14 (2): 180 - 183
- [22] 郭书奎, 赵可夫. NaCl 胁迫抑制玉米光合作用的可能机理 [J]. 植物生理学报, 2001, 27(6): 461 - 466
- [23] Gibberd M R, Tumer N C, Storey R. Influence of saline irrigation on growth, ion accumulation and partitioning, and leaf gas exchange of carrot (*Daucus carota* L.) [J]. Ann Bot, 2002, 90: 715 - 724
- [24] 刘会超, 孙振元, 彭镇华. NaCl 胁迫对五叶地锦生长及某些生理特性的影响 [J]. 林业科学, 2004, 40 (6): 63 - 67
- [25] Neumann P M. Salinity resistance and plant growth revisited Plant [J]. Cell and En Neumann viron, 1997, 20: 1193 - 1198
- [26] Pascale S D, Barbieri G. Effect of soil salinity from long-term irrigation with saline-soda water on yield and quality of winter vegetable crops [J]. Scient Hort, 1995, 64: 145 - 147
- [27] Ouerghi Z, Comic G, Rørdan IM. Effect of NaCl on photosynthesis of two wheat species (*Triticum durum* and *T. aestivum*) differing in their sensitivity to salt stress [J]. Plant Physiol, 2000, 156: 335 - 340
- [28] Bethke P C, Drew M C. Stomatal and non-stomatal components to inhibition of photosynthesis in leaves of *Capsicum annuum* during progressive exposure to NaCl salinity [J]. Plant Physiol, 1992, 99: 219 - 226
- [29] 江行玉, 窦君霞, 王正秋. NaCl 对玉米和棉花光合作用和渗透调节能力的调控 [J]. 植物生理学通讯, 2001, 37 (4): 303 - 305
- [30] Downton W J S, Loveys B R, Grant W J R. Salinity effects on the stomatal behaviour of grapevine [J]. New Phytol, 1990, 116: 499 - 503
- [31] 许大全. 叶片表观光合量子效率的测定 [M] // 中国科学院上海植物生理研究所, 上海市植物生理学会. 现代植物生理学实验指南. 北京: 科学出版社, 1999: 89 - 90
- [32] 冯建灿, 胡秀丽, 毛训甲. 叶绿素荧光动力学在研究植物逆境生理中的应用 [J]. 经济林研究, 2002, 20 (4): 14 - 18, 30
- [33] 陈怡竹, 李晓萍, 夏丽, 等. 叶绿素荧光技术在植物环境胁迫研究中的应用 [J]. 热带亚热带植物学报, 1995, 3 (4): 79 - 86