

# NaCl胁迫对互花米草光合作用及其参数的影响\*

## Effects of NaCl Stress on Photosynthesis and Parameters of *Spartina alterniflora*

康浩, 石贵玉\*\* , 李佳枚

KANG Hao, SHI Gui-yu\*\* , LI Jia-mei

(广西师范大学生命科学学院, 广西桂林 541004)

(College of Life Science, Guangxi Normal University, Guilin, Guangxi, 541004, China)

**摘要:** 以互花米草 (*Spartina alterniflora* Loisel) 为材料, 研究不同盐浓度下其  $\text{CO}_2$  响应曲线及其参数的变化情况。结果表明, 盐浓度  $100\text{mmol L}^{-1}$  时, 互花米草各项指标和参数达到最大值, 预示此浓度比较适合其生长和繁殖; 盐浓度高于  $300\text{mmol L}^{-1}$  时, 其  $\text{CO}_2$  响应 ( $A-C_i$ ) 曲线、蒸腾速率 ( $Tr$ )、气孔导度 ( $G_s$ )、最大 Rubisco 羧化速率 ( $V_{\text{cmax}}$ ) 和最大电子传递速率 ( $J_{\text{max}}$ ) 显著低于对照组, 表明高盐浓度对互花米草的生长产生了抑制作用。盐胁迫对互花米草 Rubisco 数量及活性和 RuBP 再生产破坏的程度无差异, 二者综合作用导致互花米草光合速率 ( $A$ ) 的降低。较高盐浓度时, 互花米草依然可以积极调整生存策略, 如降低蒸腾速率, 保持较高的水分利用效率 ( $WUE$ ) 等以此保障生命活动的继续进行, 为其进一步建立种群和扩散提供基础。

**关键词:** 光合作用  $\text{CO}_2$  响应曲线 蒸腾速率 盐胁迫 互花米草

中图分类号: Q256, Q942.5 文献标识码: A 文章编号: 1005-9164(2009)04-0451-04

**Abstract** The  $A-C_i$  curve, transpiration rate ( $Tr$ ), stomatal conductance ( $G_s$ ), maximum carboxylation rates of Rubisco ( $V_{\text{cmax}}$ ), maximum rate of photosynthetic electron transport ( $J_{\text{max}}$ ) of *Spartina alterniflora* under different NaCl concentration stress were studied. The results indicated that all physiological parameters reached the maximum value when salt concentration was  $100\text{mmol L}^{-1}$ , it predicted that the salt concentration was suitable for *Spartina alterniflora*. When salt concentration was higher than  $300\text{mmol L}^{-1}$ ,  $A-C_i$  curve,  $Tr$ ,  $G_s$ ,  $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$  was significant lower than ck group, so it could conclude that high salt concentration can inhibit the growth of *Spartina alterniflora*. However, *Spartina alterniflora* could change survival strategy in order to keep growing, for example, they can cut down  $Tr$  and keep a high  $WUE$ . To sum up, *Spartina alterniflora* have a high toleration for salt stress, so it can be a basic factor for establishing populations and pervasion.

**Key words** photosynthesis,  $A-C_i$  curve, transpiration rate, salt stress, *Spartina alterniflora*

互花米草 (*Spartina alterniflora*) 属于禾本科草属植物<sup>[1]</sup>。在我国, 北起鸭绿江口, 南至广西北部湾沿海滩涂均有互花米草分布, 面积达  $5.3 \times 10^4\text{hm}^2$  以上, 形成了可观的盐沼植被<sup>[2]</sup>。由于互花米草的促淤作用, 起先在水运上曾用来稳固泥滩以减少航道淤积, 但是因其能在盐浓度 35‰ 的滩涂生长, 抗逆性强、适应性广<sup>[3]</sup>的特点, 互花米草占据沼泽植被和海藻生

长地<sup>[4,5]</sup>, 从而导致底栖动物和鸟类的饲料来源受到影响, 迫害当地物种多样性。同时草属植物还侵占航道, 淤塞港口, 影响船只出港, 给海上渔业、运输业带来不便<sup>[6]</sup>。目前对米草植物的研究主要集中在米草植物的生态特性<sup>[7]</sup>、光合特性对  $\text{CO}_2$  浓度的响应<sup>[8]</sup>、黄酮的提取<sup>[9]</sup>、饲料的开发<sup>[10]</sup>, 以及多糖的水解及其抗氧化的研究<sup>[11]</sup>, 而关于互花米草光合参数对盐胁迫的响应却未见报道。本文试图基于互花米草对不同 NaCl 响应的植物生理生态模拟试验, 围绕植物光合生理特征参数: 净光合速率、最大羧化速率、最大电子传递速率和磷酸丙糖利用率, 探讨互花米草光合作用参数对盐浓度变化的响应关系, 为进一步研究互花米草以及  $C_4$  植物光合参数对盐胁迫的响应提供理论参

收稿日期: 2009-08-03

修回日期: 2009-09-14

作者简介: 康浩 (1984-), 男, 硕士研究生, 主要从事植物生理生化研究。

\* 国家自然科学基金项目 (NO. 30660036) 资助。

\*\* 通讯作者。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料

互花米草幼苗(高约 20 cm, 3~4 叶)于 2008 年 4 月采于广西北海沿海滩涂, 种于直径 15 cm, 深度 18 cm 塑料桶的沙基中, 每桶种植 3 株, 第 1 星期浇自来水使其根系生理状况恢复, 第 2 星期开始浇含 NaCl ( $\text{mmol L}^{-1}$ ) 为 0 100 300 500 700 900 的 Hoagland 营养液, 每个浓度 3 个重复, 每隔 4 d 弃去旧液, 更换 1 次新鲜营养液, 浇灌量为 300 ml, 于自然光下培养。60 d 后取生长良好, 同浓度内高度基本一致的植株, 选定从顶端向下第 3 片充分伸展的完整叶片为测量对象。

### 1.2 测定项目及方法

2008 年 7 月对所有符合条件的叶片进行测量, 光强由 LI-6400 红蓝 BLED 光源控制为  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 叶面温度控制在  $(28 \pm 0.5)^\circ\text{C}$ , 大气压为 98.35 kPa,  $\text{CO}_2$  由 LI-6400 注入系统提供并控制。参比室  $\text{CO}_2$  浓度由 LI-6400 设定为  $C_r$  ( $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ): 50 100 200 300 400 600 800 1 000 1 200 1500 1800。待各项参数稳定后, 启用  $\text{CO}_2$  浓度控制程序, 进入浓度梯度, 每一  $\text{CO}_2$  浓度数据测定最小等待时间为 180 s, 最大等待时间为 360 s。利用 LI-6400 便携式光合测定仪 (Li-cor, Ins. USA) 测定其净光合速率 ( $A$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), 同时提取  $\text{CO}_2$  浓度  $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  时相关光合参数: 蒸腾速率 ( $T_r$ )、叶片气孔导度 ( $G_s$ ) 和胞间  $\text{CO}_2$  浓度 ( $C_i$ )。

### 1.3 数据统计分析方法

试验数据采用 SPSS11.0, Excel2003 和光合模拟软件进行分析制图。根据实测值 (3 次重复) 做  $\text{CO}_2$  响应曲线。

获取曲线参数根据 Farquhar 等<sup>[12]</sup>、von Caemmerer 和 Farquhar<sup>[13]</sup> 的模型, 植物叶片光合速率 ( $A$ ) 与有关因素的关系可以用公式表示为:

$$A = \left(1 - \frac{0.5 \times O}{f \times C_i}\right) \times \min(W_c, W_j, W_p) - Rd \quad (1)$$

$$W_c = \frac{V_{\max} \times C_i}{[C_i + K_c(1 + O/K_o)]} \quad (2)$$

$$W_j = \frac{J \times C_i}{4(C_i + O/f)} \quad (3)$$

$$W_p = 3(TPU) + \frac{0.5 \times V_o \times O}{C_i \times f} \quad (4)$$

(1) 式中  $O$  为氧浓度,  $C_i$  为胞间  $\text{CO}_2$  浓度,  $f$  为 1, 5-二磷酸核酮糖 (RuBP) 羧化酶加氧酶 (Rubisco) 的专一性因子,  $Rd$  为暗呼吸速率。将式 (2)、(3) 或 (4)

代入公式 (1), 计算出  $V_{\max}$  (Rubisco 羧化速率)、 $J_{\max}$  (最大电子传递速率) 和磷酸丙糖的利用速率 ( $TPU$ )。其中,  $W_c$ 、 $W_j$  和  $W_p$  是分别由 Rubisco 活力、RuBP 和无机磷再生支持的潜在的  $\text{CO}_2$  同化速率,  $K_c$  和  $K_o$  分别为 Rubisco 对  $\text{CO}_2$  和  $\text{O}_2$  的米氏常数,  $V_o$  是 Rubisco 加氧速率。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同盐浓度对互花米草 $\text{CO}_2$ 响应曲线的影响

由图 1 可见, 互花米草  $\text{CO}_2$  响应曲线分为 3 个阶段: 第 1 阶段为近似直线段 ( $C_i < 200 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ), 叶片的光合速率随着  $C_i$  的增大而迅速增高; 第 2 阶段为曲线段 ( $C_i$  为  $200 \sim 1000 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ), 光合速率随胞间  $\text{CO}_2$  浓度增高而较慢地增高; 第 3 阶段几乎也是直线段 ( $C_i > 1000 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ), 光合速率基本上不再随  $C_i$  的增加而增加, 表明它已经达到了饱和水平。不同盐浓度下互花米草  $\text{CO}_2$  响应曲线呈现比较一致的变化规律, 盐浓度高于  $700 \text{mmol L}^{-1}$  时, 互花米草曲线显著低于对照组,  $700 \text{mmol L}^{-1}$  和  $900 \text{mmol L}^{-1}$  盐浓度组互花米草  $A_{\max}$  仅为对照组的 60.7% 和 32.1%。NaCl 浓度  $100 \text{mmol L}^{-1}$  时, 互花米草  $\text{CO}_2$  响应曲线有最大净光合速率, 表明此盐浓度可以促进其生长, 随着盐浓度的增加, 其  $\text{CO}_2$  响应曲线逐渐降低, 表明高盐浓度对互花米草光合速率产生了强烈的抑制作用。

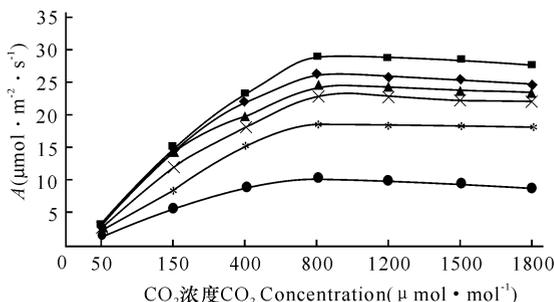


图 1 盐胁迫对互花米草  $\text{CO}_2$  响应曲线的影响

Fig. 1 Effects of NaCl stress on  $\text{CO}_2$  response curve of *Spartina alterniflora*

—○—: CK; —■—: 100; —▲—: 300; —×—: 500; —\*—: 700; —●—: 900.

### 2.2 不同盐浓度对互花米草 $\text{CO}_2$ 响应曲线参数的影响

由表可知,  $V_{\max}$ 、 $J_{\max}$  和  $TPU$  均呈现升高然后降低的趋势, 因此盐浓度低于  $300 \text{mmol L}^{-1}$  时促进了互花米草光合作用,  $100 \text{mmol L}^{-1}$  时促进效果最明显, 高于  $300 \text{mmol L}^{-1}$  时则抑制了光合作用, 盐浓度愈高抑制作用愈强烈。盐浓度低于  $300 \text{mmol L}^{-1}$  时, 互花米草具有较高的  $V_{\max}$  和  $J_{\max}$ ,  $700 \text{mmol L}^{-1}$  和  $900 \text{mmol L}^{-1}$  盐浓度组互花米草  $V_{\max}$  和  $J_{\max}$  仅为对

照组的 42.2% , 30.7% 和 39.6% , 32.5%。羧化效率越大叶片光合作用对 CO<sub>2</sub> 的利用越充分,其胞间 CO<sub>2</sub> 浓度则越低,这可以从图 3 得到证实。C<sub>3</sub> 植物初始羧化酶固定 CO<sub>2</sub> 能力较强,CO<sub>2</sub> 饱和点较低,一定范围内升高 CO<sub>2</sub> 浓度对其光合速率有一定得促进作用,超过 CO<sub>2</sub> 饱和点之后,继续升高 CO<sub>2</sub> 浓度对光合作用已无贡献,同时有一定的抑制作用,因而曲线呈现平缓后略有下降的趋势。通过相关性分析表明 A 与 V<sub>cm<sub>ax</sub></sub> 和 J<sub>max</sub> 呈显著正相关 V<sub>cm<sub>ax</sub></sub> 与 Rubisco 的数量和活性呈正比<sup>[14]</sup>, J<sub>max</sub> 与卡尔文循环中 RuBP 再生相关<sup>[15]</sup>。因此高盐浓度降低了互花米草 Rubisco 的数量和活性,同时抑制了 RuBP 活性 J<sub>max</sub> 与 V<sub>cm<sub>ax</sub></sub> 之比无显著差异,进一步证实高浓度盐对互花米草 Rubisco 数量及活性和 RuBP 再生产生破坏的程度无差异,二者综合作用导致互花米草净光合速率降低。

表 1 不同盐浓度对互花米草 V<sub>cm<sub>ax</sub></sub> J<sub>max</sub> TPU 的影响

Table 1 Effects of NaCl stress on V<sub>cm<sub>ax</sub></sub> J<sub>max</sub> TPU of *Spartina alterniflora*

处理 Treatment	V <sub>cm<sub>ax</sub></sub> (μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	J <sub>max</sub> (μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	TPU (μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	J <sub>max</sub> / V <sub>cm<sub>ax</sub></sub>
CK	105.6	107.13	2.95	1.01
100	139.5	146.1	6.02	1.04
300	77.9	86	5.85	1.1
500	71*	69*	3.6	0.97
700	44.6*	42.45*	3.3	0.95
900	32.4*	34.8*	2.4	1.07

\* : P < 0.05, \*\* : P < 0.01.

### 2.3 盐胁迫对互花米草其他光合参数的影响

图 2 结果显示,盐浓度 100mmol L<sup>-1</sup> 时大米草 Tr 有最大值,后随盐浓度的升高而降低。相关性分析表明,Tr 与盐浓度呈二次函数关系 (R<sup>2</sup> = 0.89),其关系式为 Tr = - 0.0964x<sup>2</sup> + 0.4376x + 1.59(其中 x 为盐浓度,下同)。因此随着盐浓度的增加,互花米草 Tr 会迅速降低。盐胁迫下互花米草光合相关酶如 Rubisco 和 RuBP 活性受到抑制,致使净光合速率降低,因此 Tr 的迅速降低可以使叶片水分利用效率

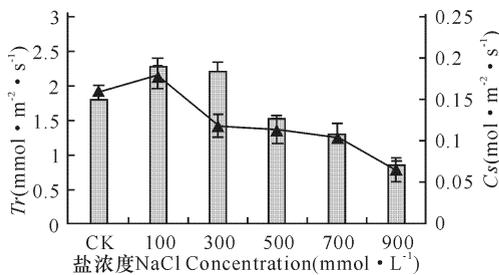


图 2 盐胁迫对互花米草 Tr 和 Gs 的影响

Fig. 2 Effects of NaCl stress on Tr and Gs of *Spartina alterniflora*

□ : Tr ▲ : Gs

(WUE) 维持在较高水平(图 3),以此缓解渗透势改变对细胞造成的伤害,维持生命活动。盐胁迫对 Gs 的影响与 Tr 的相似,盐浓度 100mmol L<sup>-1</sup> 时 Gs 有最大值,盐浓度 700mmol L<sup>-1</sup> 和 900mmol L<sup>-1</sup> 时的 Gs 仅为 CK 组的 64.6% 和 40.4%。Gs 与盐浓度呈二次函数关系 (R<sup>2</sup> = 0.88),其关系式为 Gs = - 0.0016x<sup>2</sup> - 0.0092x + 0.1798。单因素方差分析表明,除 100 mmol L<sup>-1</sup> NaCl 处理 Gs 与 CK 组差异不显著外,其他处理 Gs 与 CK 组相比均显著降低。盐处理后,互花米草叶片 Gs 降低,Ci 较 CK 组变化不大并略有增高。表明盐胁迫下,互花米草可能通过降低 Gs 来减少水分蒸腾而适应渗透胁迫,这可从图 2 中 Tr 的下降得到证实。

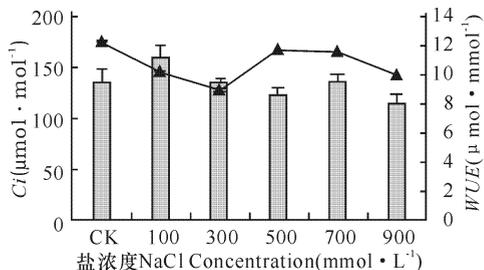


图 3 盐胁迫对互花米草 Ci 和 WUE 的影响

Fig. 3 Effects of NaCl stress on Ci and WUE of *Spartina alterniflora*

□ : Ci ▲ : WUE

### 3 讨论

一般认为 NaCl 抑制光合作用的可能原因有三:渗透胁迫,导致水势及气孔导度降低;糖积累造成的反馈抑制;离子伤害,包括离子积累和离子亏缺引起的伤害<sup>[16]</sup>。本实验 500~ 900 mmol L<sup>-1</sup> NaCl 处理后,互花米草 Gs, Tr 和 A 显著下降,Ci 逐渐上升,因此推测 A 下降主要是离子伤害,渗透胁迫和糖积累造成的反馈抑制为次要原因。J<sub>max</sub> / V<sub>cm<sub>ax</sub></sub> 在各处理组之间无显著性差异,说明盐胁迫对电子传递速率的影响和对 Rubisco 数量和(或)活性的影响是一致的。逆境胁迫下,引起植物叶片光合效率降低的植物自生因素主要有气孔的部分关闭导致的气孔限制和叶肉细胞光合活性的下降导致的非气孔限制两类。前者使 Ci 降低,而后者使 Ci 增高。当这两种因素同时存在时,Ci 变化的方向取决于占优势的那个因素<sup>[17]</sup>。盐胁迫下水稻净光合速率降低的原因,短时间内以气孔显著为主,长时间时以非气孔限制因素为主<sup>[18]</sup>。本实验中,互花米草在长期高盐浓度胁迫情况下,A 和 Gs 均显著低于 CK 组,而 Ci 则维持在较高水平,表明互花米草可能通过降低 Gs 来减少水分蒸腾而适应渗透胁迫;同时还表明 A 的下降与 Ci 关系不大,推测此时互

花米草叶片  $A$  的下降是叶肉细胞光合活性下降导致的非气孔限制所致 这与利用公式 (1) 计算得到的参数反映的情况一致。

综上所述,在低盐 ( $< 300 \text{ mmol L}^{-1}$ ) 处理后,互花米草幼苗有较高的  $A$ 、 $V_{\text{cmax}}$ 、 $J_{\text{max}}$  和  $TPU$ , 预示着在海水环境下互花米草具有很高的光合同化能力,为其积累有机物质提供了基础 特别是盐浓度为  $100 \text{ mmol L}^{-1}$  时,  $A$ 、 $T_k$ 、 $G_s$ 、 $V_{\text{cmax}}$ 、 $J_{\text{max}}$  和  $TPU$  较对照组均达到最大值,说明此浓度比较适合互花米草的生长,符合其生长需要一定盐浓度的盐生植物的特点 较高盐浓度时 ( $> 500 \text{ mmol L}^{-1}$ ),互花米草光合速率受到抑制,地上部分生物量降低,虽然在一定程度上抑制了其生长,但是互花米草依然可以积极调整生存策略,如降低蒸腾速率和  $\text{CO}_2$  补偿点,保持较高的水分利用效率等以此保障生命活动的继续进行,这为其在高盐浓度的沿海滩涂生长提供了生理条件。所以,应该进一步加强沿海生态环境的治理工作,将互花米草控制在一定的范围内生长,防止其过度地繁殖及蔓延。

#### 参考文献:

[1] Thompson J D, McNeilly T, Gray A J Population variation in *Spartina anglica* C E Hubbard II: Reciprocal transplants among three successional population [J]. New Phytologist, 1991, 117: 129-139.

[2] 朱晓佳, 钦佩. 外来种互花米草及米草生态工程 [J]. 海洋科学, 2003, 27(12): 14-19.

[3] Ranwell D.S. *Spartina* salt marshes in Southern England II: Rate and seasonal pattern of sediment accretion [J]. Journal of Ecology, 1964, 52(1): 79-94.

[4] Wang Q, An S Q, Ma Z J, et al. Invasive *Spartina alterniflora* biology, ecology and management [J]. Acta Phytotaxon Sin, 2006, 44: 559-588.

[5] Cottet M, Montaudouin X, Blanchet H, et al. *Spartina anglica* eradication and in situ monitoring assess structuring strength of habitat complexity on marine macrofauna at high tidal level [J]. Estuar Coast Shelf Sci,

2007, 71: 629-640.

[6] Ranwell D S. World resources of *Spartina townsendii* (senso lato) and economic use of *Spartina marshland* [J]. Journal of Applied Ecology, 1967, 4: 239-256.

[7] Martina L, Justus E E, Beusekom V, et al. Is spread of the neophyte *Spartina anglica* recently enhanced by increasing temperatures [J]. Aquatic Ecology, 2006, 40: 315-324.

[8] 石贵玉, 康浩, 梁士楚. 互花米草对  $\text{CO}_2$  浓度的光合和蒸腾响应 [J]. 广西科学, 2009, 16(3): 322-325.

[9] 唐军, 徐年军, 何艳丽, 等. 大米草黄酮的提取工艺及清除羟自由基作用的研究 [J]. 食品科技, 2008(2): 149-152.

[10] 缪伏荣, 刘景, 王淡华. 大米草作为饲料原料的开发利用 [J]. 饲料广角, 2008(16): 43-44.

[11] 何艳丽, 徐年军, 唐军, 等. 大米草多糖的水解及其抗氧化和  $\alpha$ -葡萄糖苷酶抑制活性研究 [J]. 宁波大学学报: 理工版, 2008, 21(4): 491-494.

[12] Farquhar G D, Von Caemmerer S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic  $\text{CO}_2$  assimilation in leaves of  $C_3$  species [J]. Planta, 1980, 149: 78-90.

[13] Von Caemmerer S, Farquhar G D. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves [J]. Planta, 1981, 153: 376-387.

[14] 孙谷畴, 赵平, 曾小平. 不同光强下焕镭木和观光木的光合参数变化 [J]. 植物生态学报, 2002, 26(3): 355-362.

[15] Sharkey T D. Photosynthesis in intact leaves of  $C_3$  plants: physics, physiology and rate limitation [J]. The Botanical Review, 1985, 53(1): 53-105.

[16] 朱广新, 张其德.  $\text{NaCl}$  对光合作用的研究进展 [J]. 植物学通报, 2006, 16(4): 332-33.

[17] 许大全. 光合作用气孔分析中的一些问题 [J]. 植物生理学通讯, 1997, 33(4): 241-244.

[18] 王仁雷, 华春, 刘友良. 盐胁迫对水稻光合特性的影响 [J]. 南京农业大学学报, 2002, 25(4): 11-14.

(责任编辑: 邓大玉)

## 科学家阐释细胞核中 DNA 折叠

科学家推测,人体基因组中展开达 2m 的 DNA 被巧妙地装入  $1 \mu\text{m}$  宽的细胞核中而没有出现一丝的混乱与纠结,可能是通过将 DNA 以越来越小的比例反复折叠而产生不能被标准几何所定义的不标准的形状和表面来实现的。当一段 DNA 链开始折皱为看起来像一串珠子的球形时,这种所谓的不规则碎片形小球团便产生了。这些小球与其他的小球挤在一起便形成了更大的一串珠子。这种折叠过程会一直持续下去,直到一条染色体的数百万碱基链形成一个大球。这种形状将使得蛋白质能够设法接近隐藏的基因而不会破坏整个折叠。

(据科学时报)