

# 外源亚精胺对 NaCl 胁迫下 毕氏海蓬子光合参数和叶绿体超微结构的影响

华 春<sup>1</sup>, 周 峰<sup>1</sup>, 丁春霞<sup>1</sup>, 陈全战<sup>1</sup>, 王仁雷<sup>2,①</sup>, 李 萍<sup>1,3</sup>

(1. 南京晓庄学院生物化工与环境工程学院, 江苏 南京 211171;

2. 江苏教育学院, 江苏 南京 210013; 3. 南京师范大学生命科学学院, 江苏 南京 210046)

**摘要:** 在 0、100、300、500 和 700 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl 胁迫条件下比较了喷施 0.1 mmol · L<sup>-1</sup> 亚精胺 (Spd) 对毕氏海蓬子 (*Salicornia bigelovii* Torr.) 幼苗叶绿素含量、净光合速率、气孔导度、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度和叶绿体超微结构的影响。结果表明: 毕氏海蓬子的叶绿素含量、净光合速率和气孔导度均呈低浓度条件下 (0、100 和 300 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl) 升高、高浓度条件下 (500 和 700 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl) 降低的趋势, 在 300 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl 胁迫条件下达到最高值; 胞间 CO<sub>2</sub> 浓度则呈低浓度 NaCl 胁迫条件下降低、500 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl 条件下升高、700 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl 条件下略降低的趋势; 在 0~500 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl 胁迫条件下叶绿素 *a/b* 值变化不明显, 但在 700 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl 条件下急剧降低。在低浓度 NaCl 胁迫条件下, 叶绿体整体膨胀, 类囊体片层结构松散, 但叶绿体和类囊体结构仍保持完整; 而经 500 和 700 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl 处理后, 叶绿体超微结构被严重破坏, 叶绿体膜结构破裂、类囊体结构松散呈放射状、有些叶绿体完全解体。而在相应的 NaCl 胁迫条件下喷施 0.1 mmol · L<sup>-1</sup> Spd, 毕氏海蓬子的叶绿素含量、净光合速率、气孔导度和胞间 CO<sub>2</sub> 浓度虽然也呈现出相同的变化趋势, 但其数值均显著高于对照 (未喷施 Spd); 且叶绿体超微结构的损伤程度也轻于对照。研究结果说明: 喷施外源 Spd 能够减缓 NaCl 胁迫对毕氏海蓬子的伤害作用。

**关键词:** 毕氏海蓬子; 亚精胺; NaCl 胁迫; 光合参数; 叶绿体超微结构

中图分类号: Q945.11; Q944.5 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2012)02-0089-07

**Effects of exogenous spermidine on photosynthetic parameters and chloroplast ultrastructure of *Salicornia bigelovii* under NaCl stress** HUA Chun<sup>1</sup>, ZHOU Feng<sup>1</sup>, DING Chun-xia<sup>1</sup>, CHEN Quan-zhan<sup>1</sup>, WANG Ren-lei<sup>2,①</sup>, LI Ping<sup>1,3</sup> (1. School of Biochemical and Environmental Engineering, Nanjing Xiaozhuang College, Nanjing 211171, China; 2. Jiangsu Institute of Education, Nanjing 210013, China; 3. College of Life Sciences, Nanjing Normal University, Nanjing 210046, China), *J. Plant Resour. & Environ.* 2012, 21(2): 89-95

**Abstract:** Under 0, 100, 300, 500 and 700 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl stress, effects of spraying 0.1 mmol · L<sup>-1</sup> spermidine (Spd) on chlorophyll content, net photosynthetic rate, stomatal conductance, intercellular CO<sub>2</sub> concentration and chloroplast ultrastructure of *Salicornia bigelovii* Torr. seedling were compared. The results show that chlorophyll content, net photosynthetic rate and stomatal conductance of *S. bigelovii* all appear the trend of increasing under low concentration condition (0, 100 and 300 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl) and decreasing under high concentration condition (500 and 700 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl) with the highest value under 300 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl stress. While intercellular CO<sub>2</sub> concentration appears the trend of decreasing under low concentration NaCl stress, increasing under 500 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl stress and slightly decreasing under 700 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl stress. Under 0-500 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl stress, Chl*a*/Chl*b* value has an unobvious change, but sharply decreases under 700 mmol · L<sup>-1</sup> NaCl stress. Under low concentration NaCl stress, chloroplast overall swells and thylakoid lamella loosens but structures of chloroplast and thylakoid

收稿日期: 2011-06-21

基金项目: 江苏省高校自然科学基金资助项目 (KJD180118); 江苏省植物生理学精品课程建设项目 (2010); 南京市环境科学重点学科建设项目 (2011001)

作者简介: 华 春 (1963—), 女, 江苏江阴人, 本科, 教授, 主要从事植物生理学研究。

①通信作者 E-mail: wr13501988@163.com

still remain intact. While under 500 and 700  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl stress, chloroplast ultrastructure is damaged seriously with membrane structure rupturing and thylakoid loosening to radial, and some chloroplasts completely disaggregate. After spraying 0.1  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  Spd under corresponding NaCl stress, though chlorophyll content, net photosynthetic rate, stomatal conductance and intercellular  $\text{CO}_2$  concentration of *S. bigelovii* also appear the same change trend, but their values all are significantly higher than those of the control (not spraying Spd) and the damage of chloroplast ultrastructure is also lighter than that of the control. It is suggested that spraying exogenous Spd can alleviate the injury of NaCl stress to *S. bigelovii*.

**Key words:** *Salicornia bigelovii* Torr.; spermidine (Spd); NaCl stress; photosynthetic parameter; chloroplast ultrastructure

盐分是影响植物生长和产量的重要环境因子之一,盐胁迫对植物光合系统的伤害是影响其生长的一个重要原因,主要表现为气孔开度减小、光合速率下降和叶绿体超微结构遭到破坏<sup>[1-2]</sup>,因此降低盐胁迫对植物光合系统的破坏作用对增强植物的耐盐性具有重要意义<sup>[3]</sup>。

多胺(polyamine, PA)广泛存在于原核生物和真核生物细胞中,是一类具有生理活性的低分子量脂肪族含氮碱。高等植物中常见的多胺有腐胺(Put)、亚精胺(Spd)、精胺(Spm)等。研究结果表明:多胺在植物体内能影响 DNA、RNA 和蛋白质的生物合成,促进植物生长和发育,延迟植物体衰老,并与植物的抗逆性关系密切<sup>[4]</sup>。此外,Spd 与植物叶绿体抗逆境胁迫密切相关。例如:低温胁迫条件下,菠菜(*Spinacia oleracea* L.)叶绿体内高氯酸结合态 Spd 含量的降低可引起类囊体电子传递及碳代谢酶活性降低,导致类囊体膜脂过氧化程度加剧,光抑制程度加强<sup>[5]</sup>;外源 Spd 可以阻止盐胁迫条件下水稻(*Oryza sativa* L.)叶片叶绿素的降解,抑制光化反应及叶绿体编码基因 *psbA*、*psbB*、*psbE* 和 *rbcL* 等的负调<sup>[6]</sup>;外源 Spd 还可以提高盐胁迫下水稻叶绿体内高氯酸结合态多胺的含量,增强植株光合能力<sup>[7]</sup>。

毕氏海蓬子(*Salicornia bigelovii* Torr.)是一种肉质化真盐生植物,原产于美国西部海滨,其抗盐能力极强,可用海水直接灌溉;毕氏海蓬子可作为营养保健食品、动物饲料及制造建材的原料,大面积种植还可以改良盐碱滩涂的生态环境,具有很高的经济和生态价值<sup>[8]</sup>。

目前,对外源 Spd 在植物胁迫反应中的作用研究较少,且主要集中在外源 Spd 对非盐生植物如玉米(*Zea mays* L.)、大麦(*Hordeum vulgare* L.)和黄瓜(*Cucumis sativus* L.)等的影响研究<sup>[9-11]</sup>。有关外源多

胺对盐胁迫条件下盐生植物毕氏海蓬子的光合特性和叶绿体超微结构的影响未见报道。

作者研究了添加 0.1  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  Spd 对不同浓度(0、100、300、500 和 700  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ) NaCl 胁迫条件下毕氏海蓬子叶片叶绿素含量、净光合速率、气孔导度、胞间  $\text{CO}_2$  浓度和叶绿体超微结构的影响,探讨了外源 Spd 在毕氏海蓬子对 NaCl 胁迫适应中的作用,并为应用外源 Spd 提高植物的耐盐性提供一定的实验依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料

实验使用的毕氏海蓬子种子由南京农业大学植物逆境与光合生理实验室提供。将种子用体积分数 0.2% 的  $\text{H}_2\text{O}_2$  浸泡消毒 20 min,自来水充分冲洗后用蒸馏水浸种 30 min,播种于盛有干净细沙的塑料盆(上口直径 15 cm、高 25 cm)中,用蒸馏水浇灌,置于温度( $23 \pm 2$ )  $^\circ\text{C}$ 、光照时间 12 h  $\cdot$  d<sup>-1</sup>、光照强度约 100  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、空气相对湿度 70% ~ 80% 的温室中培养,每盆保留 20 株幼苗,苗高约 5 cm 时进行 NaCl 胁迫处理。

### 1.2 方法

1.2.1 NaCl 胁迫处理方法 分别用含有 0、100、300、500、700  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl 的 1/4 Hoagland 营养液进行胁迫处理,为避免盐冲击效应,采用每天递增 100  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl 的方式提高 1/4 Hoagland 营养液中的 NaCl 浓度直至达到设定的 NaCl 胁迫浓度。处理组每天 18:00 向叶面喷施 0.1  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  Spd 溶液,每株 2 mL;对照组则在同一时间用蒸馏水喷施叶面,每株 2 mL。每处理 3 盆,均重复 3 次。喷施 Spd 溶液第 7 天取样进行叶绿素含量和光合参数的测定

和叶绿体超微结构观察。

1.2.2 光合参数的测定 取相同部位叶片 5 g,用去离子水洗净并吸干水分,采用 Arnon 法<sup>[12]</sup>测定叶绿素含量并计算叶绿素  $a/b$  值,重复测定 3 次。

采用 CIRAS-2 便携式光合测定系统(英国 PP Syestms 公司)测定叶片的净光合速率、气孔导度和胞间  $\text{CO}_2$  浓度,每组随机选取 5 株幼苗进行测定,重复测定 3 次。测定时设定光合测定系统的叶室温度为  $30\text{ }^\circ\text{C}$ ,  $\text{CO}_2$  浓度为  $340\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ,大气相对湿度为 80%,光照强度为  $1\ 000\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

1.2.3 叶绿体超微结构的观察 在各组植株上取顶端第 3 节茎段,洗净后切成体积为  $1\text{ mm}^3$  的小块,置于体积分数 2.5% 戊二醛溶液和体积分数 1% 锇酸溶液中进行双重固定,然后依次经过体积分数 30%、50%、70%、80% 和 90% 丙酮梯度脱水各 15 min,再用纯丙酮脱水 2 次,每次 10 min。经过处理的茎段用 Epon 812 浸透包埋,并用 Leica Ultracut E 超薄切片机(德国徕卡公司)钻石刀切片,切片经醋酸双氧铀-柠檬酸铅双重染色后置于 Hitachi H-7650 型透射电镜(日本日立公司)下观察并拍照。

### 1.3 数据统计分析

使用 Excel 2003 软件对叶绿素含量、叶绿素  $a/b$

值、净光合速率、气孔导度和胞间  $\text{CO}_2$  浓度与 NaCl 浓度的相关性分别进行统计和分析,并计算各指标的平均值( $\bar{x}$ )及标准误( $SE$ )。使用  $t$  检验法对处理组和对照组相关数据进行差异显著性分析。

## 2 结果和分析

### 2.1 外源 Spd 对 NaCl 胁迫下毕氏海蓬子叶片光合参数的影响

2.1.1 对叶绿素含量的影响 叶绿素是植物进行光合作用的主要色素,其含量高低与光合作用能力强弱密切相关<sup>[13-15]</sup>,而叶绿素  $a/b$  值则反映了叶绿体将光能转化为生物化学能的效率<sup>[16]</sup>。研究结果表明:随着 NaCl 胁迫浓度的升高,对照组(未喷施 Spd)与 Spd 处理组的毕氏海蓬子叶片叶绿素含量都表现为低浓度 NaCl 胁迫处理条件下升高、高浓度 NaCl 胁迫处理条件下降低的趋势,并且都在  $300\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  NaCl 胁迫处理条件下达到最大值(图 1-A)。 $t$  检验结果表明:向不同浓度 NaCl 胁迫下毕氏海蓬子植株叶面喷施  $0.1\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  Spd 后,其叶片叶绿素含量显著升高( $t=0.004\ 1$ ),说明外源 Spd 能够减缓 NaCl 胁迫对毕氏海蓬子叶片叶绿素的破坏作用。

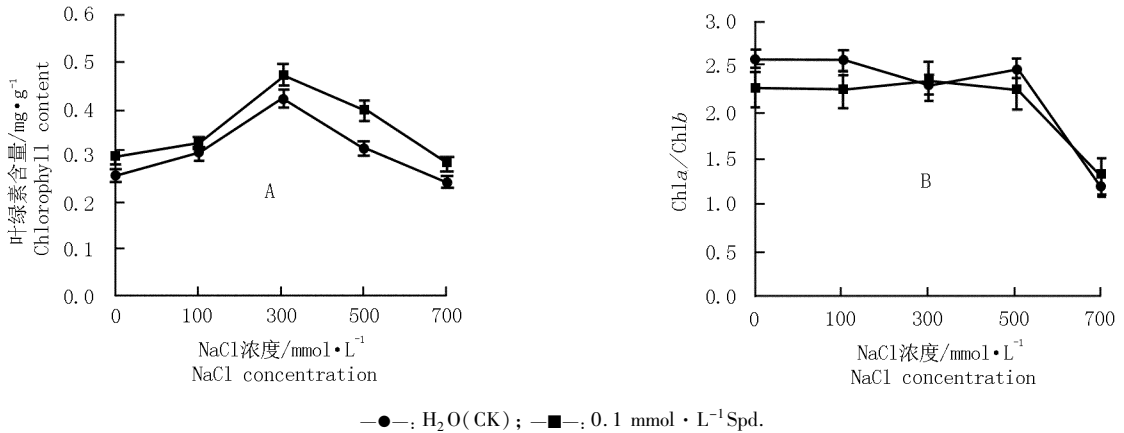


图 1 外源亚精胺 (Spd) 对不同浓度 NaCl 胁迫下毕氏海蓬子幼苗叶绿素含量 (A) 及叶绿素  $a/b$  值 (B) 的影响  
Fig. 1 Effect of exogenous spermidine (Spd) on chlorophyll content (A) and Chl  $a/b$  (B) of *Salicornia bigelovii* Torr. seedling under NaCl stress with different concentrations

研究结果(图 1-B)还表明:0 ~ 500  $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  NaCl 胁迫条件下,Spd 处理组的叶绿素  $a/b$  值基本都低于相应的对照组(未喷施 Spd);在 NaCl 胁迫浓度为  $700\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  时,毕氏海蓬子叶片叶绿素  $a/b$  值急剧降低,喷施  $0.1\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  Spd 后叶绿素  $a/b$  值稍

有升高,但并未恢复到正常水平,说明  $700\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  NaCl 已经超出了毕氏海蓬子的耐受能力,喷施  $0.1\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  Spd 也不能有效减缓 NaCl 胁迫对叶片叶绿素的破坏作用。

2.1.2 对净光合速率的影响 在 NaCl 胁迫条件下

喷施  $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  Spd 对毕氏海蓬子幼苗叶片净光合速率的影响见图 2。由图 2 可见:对照组(未喷施 Spd)和 Spd 处理组毕氏海蓬子幼苗叶片的净光合速率具有相同的变化趋势,在 NaCl 胁迫浓度低于  $300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  的条件下,毕氏海蓬子幼苗叶片的净光合速率略有上升,当 NaCl 浓度超过  $300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  时净光合速率急剧下降,说明高浓度 NaCl 胁迫对毕氏海蓬子的光能转化效率具有明显的抑制作用。但喷施外源 Spd 后各处理组幼苗叶片的净光合速率均高于相应的对照组,且差异显著 ( $t=0.0012$ ),说明添加  $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  Spd 可以缓解 NaCl 胁迫对毕氏海蓬子光合系统的伤害,且在高浓度 NaCl 胁迫条件下的缓解效果更明显。

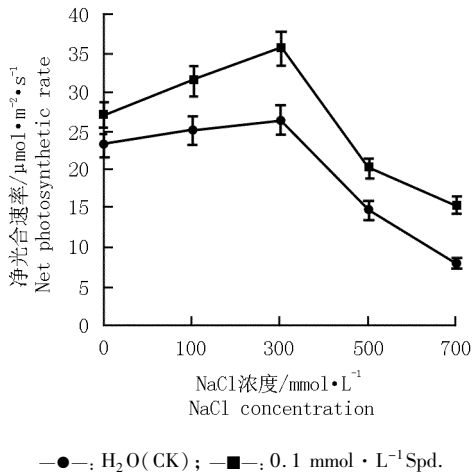


图 2 外源亚精胺 (Spd) 对不同浓度 NaCl 胁迫下毕氏海蓬子幼苗叶片净光合速率的影响

Fig. 2 Effect of exogenous spermidine (Spd) on net photosynthetic rate of leaf of *Salicornia bigelovii* Torr. seedling under NaCl stress with different concentrations

2.1.3 对气孔导度的影响 由图 3 可见:对照组(未喷施 Spd)和 Spd 处理组毕氏海蓬子幼苗叶片气孔导度具有相同的变化趋势,均呈现低浓度 NaCl 胁迫条件下升高、高浓度 NaCl 胁迫条件下降低的趋势,但总体变化趋势缓和,在  $300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl 胁迫条件下达到最大值。喷施  $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  Spd 后,各处理组幼苗叶片的气孔导度均高于相应的对照组,且差异显著 ( $t=0.0016$ )。

2.1.4 对胞间  $\text{CO}_2$  浓度的影响 研究结果(图 4)表明:不同浓度 NaCl 胁迫条件下,对照组(未喷施 Spd)和 Spd 处理组毕氏海蓬子幼苗叶片胞间  $\text{CO}_2$  浓度具有类似的变化趋势,但变化趋势比较复杂。在  $0 \sim 300$

$\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl 胁迫条件下,胞间  $\text{CO}_2$  浓度逐渐降低,在  $300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl 胁迫条件下降至最低;NaCl 浓度超过  $300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ,胞间  $\text{CO}_2$  浓度有较大幅度升高,在  $500 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl 胁迫条件下达到最高;  $700 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl 胁迫条件下胞间  $\text{CO}_2$  浓度略有降低,但高于  $0 \sim 300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl 胁迫处理组。但喷施  $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  Spd 后,各处理组毕氏海蓬子幼苗叶片的胞间  $\text{CO}_2$  浓度均高于相应的对照组,且差异显著 ( $t=0.0048$ )。

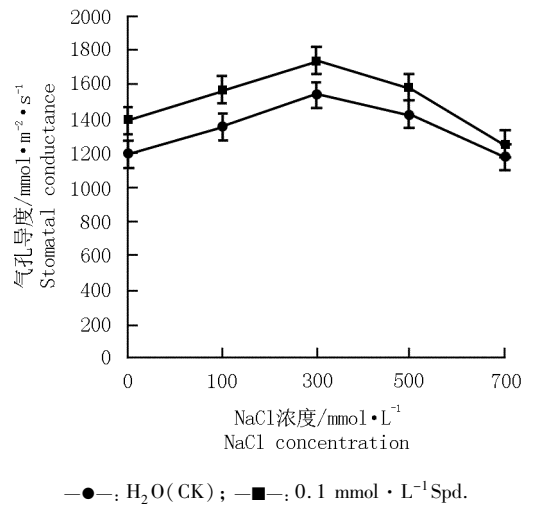


图 3 外源亚精胺 (Spd) 对不同浓度 NaCl 胁迫下毕氏海蓬子幼苗叶片气孔导度的影响

Fig. 3 Effect of exogenous spermidine (Spd) on stomatal conductance of leaf of *Salicornia bigelovii* Torr. seedling under NaCl stress with different concentrations

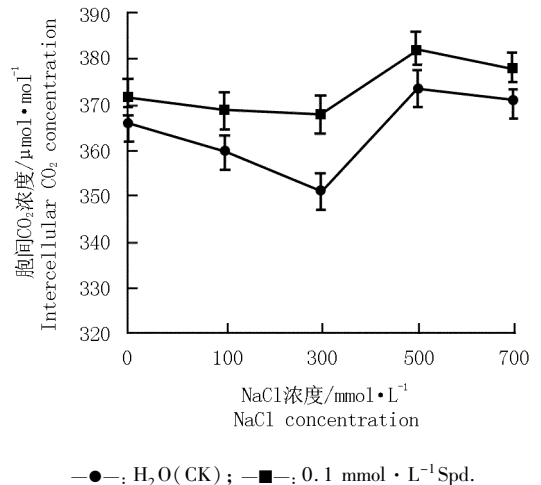


图 4 外源亚精胺 (Spd) 对不同浓度 NaCl 胁迫下毕氏海蓬子幼苗叶片胞间  $\text{CO}_2$  浓度的影响

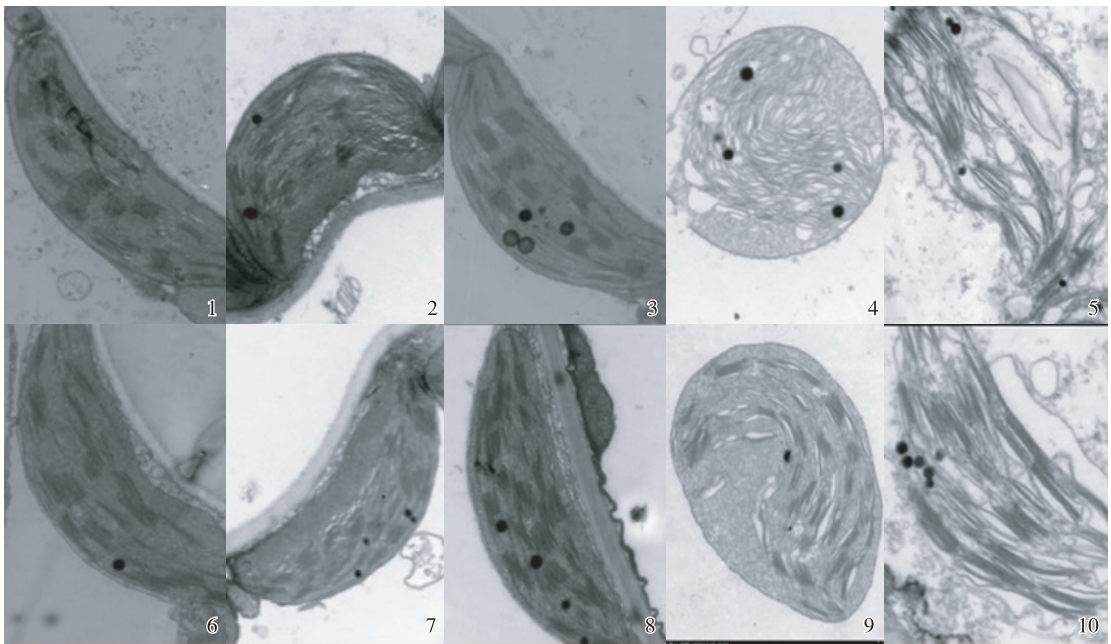
Fig. 4 Effect of exogenous spermidine (Spd) on intercellular  $\text{CO}_2$  concentration of leaf of *Salicornia bigelovii* Torr. seedling under NaCl stress with different concentrations

## 2.2 外源 Spd 对 NaCl 胁迫下毕氏海蓬子叶绿体超微结构的影响

在不同浓度 NaCl 胁迫条件下对照组(未喷施 Spd)及喷施  $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  Spd 后毕氏海蓬子幼苗叶片叶绿体的超微结构见图 5。

在  $0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl 胁迫下,对照组(图 5-1)和喷施  $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  Spd 处理组(图 5-6)幼苗的叶绿体均呈纺锤形,在细胞内沿质膜排列;基粒片层整齐并通过间质片层互相连接,基粒片层排列紧密,嗜锷颗粒相对较少。 $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl 胁迫下,对照组(图 5-2)幼苗的叶绿体膨胀变形,基粒类囊体肿胀且垛叠变薄,片层结构松散并发生弯曲,部分类囊体的排列方向不再与叶绿体长轴平行,基质片层模糊,叶绿体膜不平滑;Spd 处理组(图 5-7)幼苗的叶绿体整体膨胀程度较对照组明显减轻,只有局部类囊体结构

松散、紊乱,而间质类囊体、基粒类囊体的结构仍较清晰。 $300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl 胁迫下,对照组(图 5-3)和 Spd 处理组(图 5-8)幼苗的叶绿体结构几乎未受破坏。 $500 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl 胁迫下,对照组(图 5-4)幼苗的叶绿体变形较严重,由原来的纺锤形膨胀成球形,叶绿体双层膜部分损坏,基粒片层间的连接出现断裂,膜周围的类囊体结构松散、杂乱,叶绿体膜发生破裂,基质部分外泄;Spd 处理组(图 5-9)幼苗的叶绿体也呈膨胀状态,但结构破坏程度较对照组明显减轻,叶绿体膜较完整,仍有部分完整的类囊体和较规则的基粒片层。 $700 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl 胁迫下,对照组(图 5-5)幼苗的叶绿体质膜破损严重,叶绿体膜结构完全破裂,类囊体结构几乎呈放射状,有些叶绿体已经完全解体;Spd 处理组(图 5-10)幼苗的叶绿体膜不完整,类囊体结构松散、紊乱甚至解体。



1-5.  $\text{H}_2\text{O}$  (CK): 1.  $0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl; 2.  $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl; 3.  $300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl; 4.  $500 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl; 5.  $700 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl. 6-10.  $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  Spd; 6.  $0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl; 7.  $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl; 8.  $300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl; 9.  $500 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl; 10.  $700 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl.

图5 外源亚精胺(Spd)对不同浓度NaCl胁迫下毕氏海蓬子幼苗叶绿体超微结构的影响  
Fig. 5 Effect of exogenous spermidine (Spd) on chloroplast ultrastructure of *Salicornia bigelovii* Torr. seedling under NaCl stress with different concentrations

上述观察结果说明:毕氏海蓬子能够耐受  $300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NaCl 胁迫,添加外源 Spd 能减轻 NaCl 胁迫对毕氏海蓬子幼苗叶片叶绿体超微结构的伤害,使叶绿体片层结构得到较好的保护,维持了膜系统结构的正常性与完整性,延缓了叶绿体的衰老和解体过程。

## 3 讨 论

植物受到盐分毒害的一个重要特征是叶绿素减少,植物失绿并出现伤害症状<sup>[17-18]</sup>。本实验中,100

和  $300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaCl}$  胁迫对毕氏海蓬子幼苗叶片的叶绿素合成有一定的促进作用,表现为叶绿素含量的升高;在  $\text{NaCl}$  浓度为  $500 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  的胁迫条件下,叶绿素含量呈下降趋势;而在  $700 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaCl}$  胁迫条件下,叶绿素含量的下降幅度更大,说明高浓度  $\text{NaCl}$  胁迫对叶绿素合成有明显的破坏作用。然而,喷施  $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{Spd}$  后,不同浓度  $\text{NaCl}$  胁迫下毕氏海蓬子叶片叶绿素含量均明显高于对照组(未喷施  $\text{Spd}$ ),说明喷施  $\text{Spd}$  可以缓解  $\text{NaCl}$  胁迫对毕氏海蓬子叶绿素的破坏作用。

盐胁迫对植物光合作用的抑制效应是多因素共同作用的结果,既包括渗透胁迫引起的气孔限制因素,也包括非气孔限制因素。短时间内的抑制作用以气孔限制因素为主,长时间的抑制作用则以非气孔限制因素为主<sup>[19-20]</sup>。本实验中,在  $0 \sim 300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaCl}$  胁迫条件下叶片净光合速率和气孔导度增加、胞间  $\text{CO}_2$  浓度下降,而在  $300 \sim 500 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaCl}$  胁迫条件下净光合速率和气孔导度下降、胞间  $\text{CO}_2$  浓度增加,气孔导度和胞间  $\text{CO}_2$  浓度的变化趋势不一致,表明在  $300 \sim 500 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaCl}$  胁迫条件下引起毕氏海蓬子叶片净光合速率降低的主要因素是非气孔因素,即光合作用减弱主要是由叶肉细胞的光合活性降低引起的<sup>[21]</sup>。在非气孔因素中,活性氧增加是主导因素,一方面漂白叶绿素,使光抑制作用加强;另一方面破坏植物抗氧化酶系统,造成光合器官损伤,导致羧化效率降低,使叶肉细胞不能迅速同化胞间  $\text{CO}_2$ ,反馈调节气孔,引起气孔导度快速降低,对光合作用产生反馈性抑制<sup>[22-23]</sup>。因此,高浓度  $\text{NaCl}$  胁迫条件下植物的抗氧化酶活性下降、活性氧清除系统水平下降并诱发膜脂过氧化损伤,是导致植物光合作用下降的原因之一。本实验中,叶绿素含量的变化趋势与净光合速率相同,说明叶绿素含量的变化可影响净光合速率的变化且呈正相关关系,高浓度  $\text{NaCl}$  胁迫条件下毕氏海蓬子叶绿素含量下降也是净光合速率下降的原因之一。喷施外源  $\text{Spd}$  可显著提高毕氏海蓬子幼苗的气孔导度、胞间  $\text{CO}_2$  浓度及净光合速率,可能是  $\text{Spd}$  通过参与膜的构成阻止膜脂过氧化及膜蛋白的水解作用,稳定类囊体膜组成,阻止叶绿素损失;也可能是  $\text{Spd}$  通过维持抗氧化酶系统的较高活性或含量,有效减少  $\text{NaCl}$  胁迫条件下活性氧对叶绿素分子的过氧化损伤<sup>[19]</sup>。

徐勤松等<sup>[24]</sup>认为: $\text{NaCl}$  胁迫能引起植物叶绿体

膨胀破裂、类囊体膜解体,从而导致叶绿素流失;而带正电荷的多胺则可与膜上带负电荷的磷脂头部及其他带负电荷的基团结合,提高膜的稳定性,延缓  $\text{NaCl}$  胁迫引起的类囊体膜的破坏,以阻止叶绿素流失。本实验中,在  $\text{NaCl}$  浓度低于  $300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  的胁迫条件下毕氏海蓬子叶绿体结构受损伤程度较轻,而在  $\text{NaCl}$  浓度高于  $300 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  的胁迫条件下叶绿体双层膜损坏严重,类囊体肿胀,基粒间的连接断裂; $\text{NaCl}$  胁迫浓度达到  $700 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  时叶绿体的基粒消失,甚至整个叶绿体发生溶解。毕氏海蓬子叶绿体超微结构的这一变化趋势与叶绿素含量变化趋势相一致。在  $700 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaCl}$  胁迫条件下,毕氏海蓬子叶绿素  $a/b$  值明显降低,表明类囊体膜的垛叠程度降低,致使植物对光量子的有效吸收、传递和利用能力减弱,从而降低光能转化为生物化学能的效率<sup>[24]</sup>。叶绿体是植物进行光合作用的重要器官,其内的氧浓度高于其他细胞器,更易产生活性氧,从而诱发叶绿体膜脂过氧化。叶绿体精细结构遭到破坏后,光合色素蛋白复合体将处于不稳定状态,从而引起叶绿素解体、降低叶绿体对光能的吸收能力。因此, $\text{NaCl}$  胁迫条件下叶绿体结构受损也是造成毕氏海蓬子叶片光合能力下降的重要原因之一。喷施  $\text{Spd}$  则能提高毕氏海蓬子叶片中光合色素的含量,缓解  $\text{NaCl}$  胁迫对叶绿体结构的破坏,从而提高毕氏海蓬子的光合能力。这可能是由于外源  $\text{Spd}$  提高了毕氏海蓬子体内叶绿素酶的活性,促进了叶绿素的合成;或者是由于外源  $\text{Spd}$  对细胞内某些抗氧化酶类及抗氧化物质(如类胡萝卜素)的活性有稳定作用,使活性氧水平降低,从而减轻活性氧对叶绿素的漂白作用,保护了叶绿体膜结构,使植物的光合活性增强<sup>[25]</sup>。

综上所述,外源  $\text{Spd}$  可以维持  $\text{NaCl}$  胁迫下毕氏海蓬子叶绿体结构和功能的稳定性,从而提高光化学反应效率,因此,喷施外源  $\text{Spd}$  可作为增强毕氏海蓬子抗  $\text{NaCl}$  胁迫的有效措施之一。

#### 参考文献:

- [1] 龚明,丁念诚,贺子义,等. 盐胁迫下大麦和小麦叶片脂质过氧化伤害与超微结构变化的关系[J]. 植物学报, 1989, 31(11): 841-846.
- [2] 王仁雷,华春,罗庆云,等. 盐胁迫下水稻叶绿体中  $\text{Na}^+$ 、 $\text{Cl}^-$  积累导致叶片净光合速率下降[J]. 植物生理与分子生物学报, 2002, 28(5): 385-389.
- [3] 刘友良,汪良驹. 植物对盐胁迫的反应和耐盐性[M]//余叔文,

- 汤章城. 植物生理与分子生物学. 2版. 北京: 科学出版社, 1998: 752-769.
- [4] IMAI A, MATSUYAMA T, HANZAWA Y, et al. Spermidine synthase genes are essential for survival of *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology, 2004, 135(3): 1565-1573.
- [5] HE L X, NADA K, KASUKABE Y, et al. Enhanced susceptibility of photosynthesis to low-temperature photoinhibition due to interruption of chill-induced increase of S-adenosylmethionine decarboxylase activity in leaves of spinach (*Spinacia oleracea* L.) [J]. Plant and Cell Physiology, 2002, 43(2): 196-206.
- [6] CHATTOPADHAYAY M K, TIWARI B S, CHATTOPADHYAY G, et al. Protective role of exogenous polyamines on salinity-stressed rice (*Oryza sativa*) plants [J]. Physiologia Plantarum, 2002, 116(2): 192-199.
- [7] 刘俊, 周一峰, 章文华, 等. 外源多胺对盐胁迫下玉米叶绿体结合态多胺水平和光合作用的影响 [J]. 西北植物学报, 2006, 26(2): 254-258.
- [8] 洪立洲, 丁海荣, 杨智青, 等. 盐生植物海蓬子的研究进展及前景展望 [J]. 江西农业科学, 2008, 20(7): 46-48, 51.
- [9] JIANG X Y, SONG J, FAN H, et al. Regulation of exogenous calcium and spermidine on ion balance and polyamine levels in maize seedlings under NaCl stress [J]. 植物生理学报, 2000, 26(6): 539-544.
- [10] SUN C, LIU Y L, ZHANG W H. Mechanism of the effect of polyamines on the activity of tonoplasts of barley roots under salt stress [J]. 植物学报, 2002, 44(10): 1167-1172.
- [11] 段九菊, 郭世荣, 康云艳, 等. 外源亚精胺对盐胁迫下黄瓜 (*Cucumis sativus* L.) 叶绿体活性氧清除系统和结合态多胺含量的影响 [J]. 生态学报, 2009, 29(2): 653-661.
- [12] ARNON D I. Copper enzymes in isolated chloroplasts polyphenol oxidase in *Beta vulgaris* [J]. Plant Physiology, 1949, 24(1): 1-15.
- [13] 张明轩, 黄苏珍, 绳仁立, 等. NaCl胁迫对马蔺生长及生理生化指标的影响 [J]. 植物资源与环境学报, 2011, 20(1): 46-52.
- [14] 马焕成, 王沙生, 蒋湘宁. 盐胁迫下胡杨的光合和生长响应 [J]. 西南林学院学报, 1998, 18(1): 33-41.
- [15] RAO G G, RAO G R. Pigment composition and chlorophyllase activity in pigeon pea (*Cajanus indicus* Spreng.) and gingelly (*Sesamum indicum* L.) under NaCl salinity [J]. Indian Journal of Experimental Biology, 1981, 19(8): 768-770.
- [16] 魏秀君, 殷云龙, 芦治国, 等. NaCl胁迫对5种绿化植物幼苗生长和生理指标的影响及耐盐性综合评价 [J]. 植物资源与环境学报, 2011, 20(2): 35-42.
- [17] 吴水波, 薛建辉. 盐胁迫对3种白蜡树幼苗生长与光合作用的影响 [J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2002, 26(3): 19-22.
- [18] 华春, 周泉澄, 王小平, 等. 外源GA<sub>3</sub>对盐胁迫下北美海蓬子种子萌发及幼苗生长的影响 [J]. 南京师大学报: 自然科学版, 2007, 30(1): 82-87.
- [19] BERRY J A, DOWNTON W J S. Environmental regulation of photosynthesis [M] // GOVINDJEE. Photosynthesis Vol. II: Development, Carbon Metabolism and Plant Productivity. New York: Academic Press, 1982: 263-343.
- [20] XU L K, BALDOCCHI D D. Seasonal trends in photosynthetic parameters and stomatal conductance of blue oak (*Quercus douglasii*) under prolonged summer drought and high temperature [J]. Tree Physiology, 2003, 23(13): 865-877.
- [21] 朱新广, 张其德. NaCl对光合作用影响的研究进展 [J]. 植物学通报, 1999, 16(4): 332-338.
- [22] 杨淑慎, 高俊凤, 李学俊, 等. 高等植物叶片的衰老 [J]. 西北植物学报, 2001, 21(6): 1271-1277.
- [23] MASLENKOVA L T, ZANEV Y, POPOVA L P. Adaptation to salinity as monitored by PS II oxygen evolving reactions in barley thylakoids [J]. Journal of Plant Physiology, 1993, 142(5): 629-634.
- [24] 徐勤松, 施国新, 王红霞, 等. 外源亚精胺对槐叶苹耐镉胁迫的增强效应 [J]. 应用生态学报, 2008, 19(11): 2521-2526.
- [25] WANG R L, HUA C, ZHOU F, et al. Effects of NaCl stress on photochemical activity and thylakoid membrane polypeptide composition of a salt-tolerant and a salt-sensitive rice cultivar [J]. Photosynthetica, 2009, 47(1): 125-127.

(责任编辑: 佟金凤)