

土壤盐胁迫对海州常山形态与气体交换特性的影响

谢福春¹, 陈才业², 张文婷¹, 魏娟¹, 李媛媛², 王华田¹

(1. 山东农业大学 农业生态与环境重点实验室, 山东 泰安 271018; 2. 山东省烟台市园林管理处, 山东 烟台 264000)

摘要: 海州常山 *Clerodendrum trichotomum* 观赏性好, 适应性强。采用盆栽试验方法, 研究了 0~8 g·kg⁻¹ 范围内不同质量分数梯度盐(NaCl)胁迫对 1 年生海州常山的形态、叶绿素质量分数、气体交换特征及水分利用效率的影响。结果表明, 随着盐分胁迫的增大和胁迫时间的延长, 新梢和功能叶片逐渐失绿甚至焦边枯黄; 叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素 a/b、气孔导度、蒸腾速率、水分利用率和净光合速率等逐渐下降; 细胞间隙 CO₂ 先下降后有所回升, 气孔限制值的变化与细胞间 CO₂ 摩尔分数相反。研究证实, 短期盐分胁迫导致海州常山净光合速率下降的原因以气孔限制因素为主, 中长期胁迫则以非气孔限制因素为主; 试验条件下短期内海州常山的耐盐性不超过 6 g·kg⁻¹。图 5 参 14

关键词: 树木生理学; 海州常山; 盐胁迫; 气体交换特性

中图分类号: S728.5; S718.43 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-5692(2009)02-0176-06

Soil NaCl stress and photosynthetic characteristics with *Clerodendrum trichotomum*

XIE Fu-chun¹, CHEN Cai-ye², ZHANG Wen-ting¹, WEI Juan¹, LI Yuan-yuan², WANG Hua-tian¹

(1. Key Laboratory of Agricultural Ecology and Environment, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, Shandong, China; 2. Garden Management Department of Yantai, Yantai 264000, Shandong, China)

Abstract: *Clerodendrum trichotomum* is a small tree with strong adaptability and fine ornament, which maybe a select for greening tree species in saline land. We set salt treatment test to determine its salt tolerance. Stress from soil NaCl treatments of 0 (the control), 2, 4, 6, 8 g·kg⁻¹ on one-year-old *C. trichotomum* potted seedlings with five replications were studied for their morphology, chlorophyll content, gas exchange characteristics, and water use efficiency(WUE). The parameters were determined from the second treatment day to the twelfth treatment day. Results showed that as NaCl stress increased and with a prolonged stress time, new shoot and functional leaves faded becoming brown with chlorophyll a (chl a), chlorophyll b (chl b), chl a/chl b, stomatal conductance (Gs), transpiration rate (Tr), WUE, and net photosynthesis (Pn) gradually decreasing. Intercellular CO₂ concentration (Ci) decreased but later increased; stomatal limitation value (Ls) changes were the opposite of Ci changes. Salt tolerance of *C. trichotomum* was less than 6 g·kg⁻¹ in few days. Stomatal limitations mainly caused the decline in the photosynthetic rate of *C. trichotomum*, whereas in the long run non-stomatal limitations were the primary cause. [Ch, 5 fig. 14 ref.]

Key words: tree physiology; *Clerodendrum trichotomum*; NaCl stress; gas exchange characteristics

植物对土壤盐胁迫的响应包含着极其复杂的生理生化变化, 并形成了受遗传性制约的适应机制。盐胁迫使植物光合速率下降, 生长受抑制, 衰老加速^[1]。目前, 植物抗盐或耐盐方面的研究多集中在农作物方面, 对树木研究较少, 主要集中在胡杨 *Populus euphratica*, 怪柳 *Tamarix chinensis*, 沙枣

收稿日期: 2008-04-28; 修回日期: 2008-10-06

基金项目: 山东省良种产业化资助项目(鲁农良种字[2007]10号); 山东省烟台市科技攻关项目(2006223)

作者简介: 谢福春, 从事城市林业与风景林经营研究。E-mail: xfc204309@163.com。通信作者: 王华田, 教授, 博士生导师, 从事森林生态生理学研究。E-mail: wanght@sdau.edu.cn

Elaeagnus angustifolia 和红树 *Rhizophora* spp.。树木是一个很庞大的家族, 除前面提及的几个树种外, 其余树种也具有相当大的耐盐潜力, 因此, 有必要加强研究树木的抗盐耐盐性及其有关的生理特点, 为开发新的耐盐树种提供理论依据。海州常山 *Clerodendrum trichotomum* 为马鞭草科 Verbenaceae 赧桐属 *Clerodendrum* 小乔木或灌木, 原产中国, 广泛分布于华北、华东、中南和西南各省。海州常山花、花萼和果实具有极强的观赏性, 观赏期长达半年, 根系发达, 适应性强, 常野生分布于干旱瘠薄的砂石山、石灰岩山地和南方贫瘠山地红壤, 是干旱山地、盐碱地造林和城市绿化的理想树种。迄今为止, 人们尚未对海州常山开展深入的研究, 尤其在抗逆性及光合生态生理方面还未见相关报道。本文就海州常山在盐胁迫后的生长及光合作用方面进行研究, 为将来盐碱地绿化树种的正确选择提供一定理论依据。

1 材料与方 法

1.1 试验材料与处理

试验地点位于山东农业大学教学基地林学站。采用盆栽试验方法, 盆体高为 30 cm, 直径 40 cm, 泥质。盆栽基质为砂壤土, 每盆装土 13 kg。试验材料为 1 年生海州常山健壮实生苗, 高为 120 cm, 地径 1.2 cm。2007 年 3 月下旬树液流动前栽植, 每盆 2 株, 采用常规管理方法。至 8 月中旬盆栽材料进入正常生长状态, 将盆栽试验材料置于防雨棚内的塑料盆中, 根据土壤墒情及时在塑料盆中少量灌溉, 防止发生土壤盐分淋溶。将氯化钠(NaCl, 分析纯)用清水溶解, 按照干土质量百分比一次加入盆中^[2], 设置梯度为 2, 4, 6, 8 g·kg⁻¹, 以清水为对照(ck), 重复 5 次。各处理除盐质量分数不同外, 加水量及其他管理措施保持一致。于盐分处理后第 2 天开始每隔 1 d 测定 1 次。每盆选定 1 株用于形态观测和光合及蒸腾作用测定, 选第 3~4 叶序的功能叶为光合测定对象, 每隔 1 d 测定 1 次, 重复 3 次, 取平均数。

1.2 测定方法

光合参数的测定采用便携式光合测定系统(TPS-1)于上午 10:00-10:30 进行光合参数的测定。测定时使用开放气路, 光源采用人工光源, 叶室温度为(29±1)℃, 光量子通量密度为(700±10) μmol·m⁻²·s⁻¹, 二氧化碳(CO₂)摩尔分数为(400±10) μmol·mol⁻¹。净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、细胞间隙 CO₂ 摩尔分数(C_i)、蒸腾速率(T_r)由光合测定系统直接读出; 气孔限制值(L_s)利用 Berry 等^[3]的方法计算: $L_s = 1 - C_i / C_a$ (C_a 为空气中 CO₂ 摩尔分数); 水分利用效率(EWU)用净光合速率与蒸腾速率之比表示^[4]; 叶绿素(chl)质量分数测定参照李合生的方法^[5]。数据用 Excel 和 SPSS 统计分析。

2 结果与分析

2.1 盐分胁迫后海州常山形态特征的变化

与对照相比, 2 g·kg⁻¹ 盐处理的海州常山外部形态无明显区别; 4 g·kg⁻¹ 盐胁迫处理第 10~12 天有 4 株苗木叶片出现叶脉失绿现象, 但长势未受影响; 6 g·kg⁻¹ 盐处理的第 6 天出现顶叶失绿现象, 第 8~11 天部分功能叶出现失绿和焦边, 长势衰弱, 第 12 天有 4 株苗木叶片脱落, 剩余 6 株苗木长势明显下降; 8 g·kg⁻¹ 处理的海州常山, 在处理第 3 天顶芽出现失绿, 第 6 天顶芽和功能叶下垂, 大部分叶片失绿, 第 8 天所有苗木功能叶出现焦边并脱落。在此处理下, 处理的苗木全部死亡, 外部形态的变化是内部指标的外在反映。

2.2 盐胁迫对海州常山叶绿素的影响

从图 1A 和图 1B 中可以看出: 在 2 g·kg⁻¹ 处理下, 叶绿素 a 和叶绿素 b 质量分数随着胁迫时间的延长首先上升, 然后逐渐与对照接近, 这与 Pushpam 等^[6]报道的结果一致, 但与大多数报道不相同, 盐胁迫下植物体内叶绿素质量分数的变化较为复杂, 试验所用材料、盐处理质量分数等不同, 均可能产生不同的结果, 2 g·kg⁻¹ 处理下海州常山叶绿素质量分数上升的原因有待进一步研究。在其他盐处理下海州常山叶片的叶绿素 a 和叶绿素 b 质量分数都随盐质量分数的增加而降低。方差分析表明: 在不同质量分数盐胁迫下叶绿素 a 和叶绿素 b 的变化均达到了显著水平($P < 0.05$), 尤其是在 6 和 8 g·

kg^{-1} 盐胁迫下, 变化幅度相对较大, 与对照相比, 变化幅度都为 40% ~ 50%。表明随着胁迫时间的延长, 对海州常山叶片叶绿素质量分数有一定的影响, 特别是在高盐度胁迫下, 甚至造成一定的破坏, 导致叶片光合能力下降。

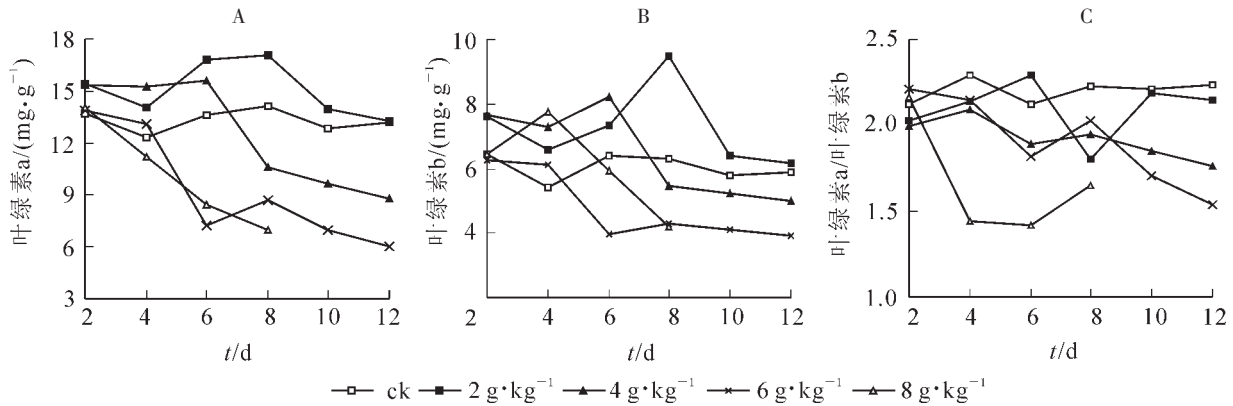


图 1 盐胁迫对海州常山叶片叶绿素 a(A), 叶绿素 b(B)和叶绿素 a/叶绿素 b(C)的影响

Figure 1 Effect of NaCl stress on chla(A), chlb(B) and chla/chlb(C) of *Clerodendrum trichotomum*

叶绿素 a/叶绿素 b 比值随着胁迫时间的延长和盐质量分数的增加不断降低, 各个质量分数之间的变化达到了显著水平 ($F = 6.58$, $F_{0.05} = 3.29$)。而且盐胁迫质量分数越大, 降幅越大, 在 $8 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 胁迫下变化幅度最大, 与对照相比, 变化幅度最大值达 37.2%。叶绿素 a 主要存在 2 个光系统 PS I 和 PS II 核心复合物中, 叶绿素 b 主要是 2 个光系统的天线组分^[6], 叶绿素 a/叶绿素 b 下降说明了核心复合物较外周天线组分对叶绿素的损失更敏感, 所以盐胁迫对海州常山光合机构损伤的原初部位可能是在光系统的反应中心而非外周天线。可见, 盐胁迫不仅影响叶绿素的质量分数, 而且影响其组成, 从而降低了其光合作用。

2.3 盐胁迫对海州常山气孔导度与蒸腾速率的影响

气孔导度与蒸腾速率在盐胁迫下变化相似(图 2), 不同质量分数盐胁迫下, 叶片气孔导度和蒸腾速率均下降, 而且盐质量分数越大, 叶片气孔导度和蒸腾速率下降幅度越大。方差分析表明, 各个盐质量分数之间的变化达到极显著水平 ($P < 0.01$), 其中 6 和 $8 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 盐处理与对照相比, 在同一时间, 气孔导度变化幅度最大值分别为 90.8%和 72.5%, 蒸腾速率变化幅度最大值分别为 71.4%和 65.3%, 表明在盐胁迫过程中, 气孔结构均遭到一定程度抑制或破坏, 增大了气体运输阻力, 光合作用所需要的 CO_2 和水分向叶肉细胞的运输受阻, 从而抑制光合作用。

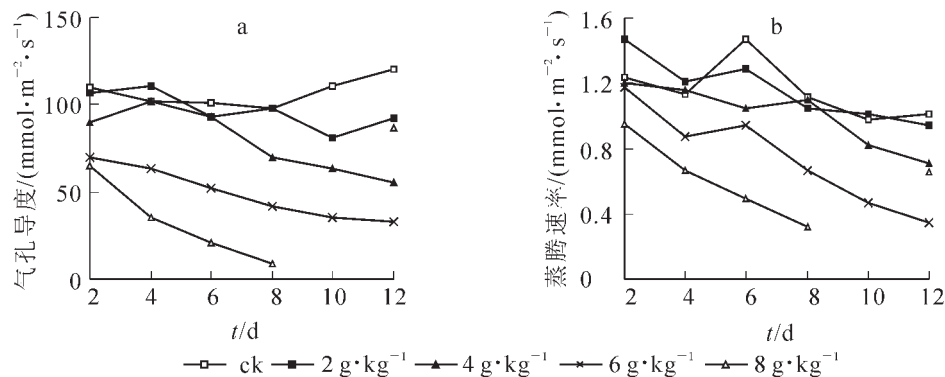


图 2 盐胁迫对海州常山叶片气孔导度(a)和蒸腾速率(b)的影响

Figure 2 Effect of NaCl stress on stomatal conductance(a) and transpiration rate(b) of *Clerodendrum trichotomum* leaves

2.4 盐胁迫对海州常山细胞间隙 CO_2 摩尔分数及气孔限制值的影响

由图 3A 可知: 盐质量分数越大, 海州常山细胞间隙 CO_2 摩尔分数变化幅度越大。方差分析表

明, 各个盐质量分数之间的变化达到极显著水平($P < 0.01$), 与对照相比, 6 和 $8 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 处理下降幅度较大, 下降最大值分别为 67.6% 和 84.1%。除 $8 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 盐胁迫以外, 同一盐度随胁迫时间延长, 细胞间隙 CO_2 摩尔分数趋势先降后升, 但是总体均低于对照。气孔限制值变化与细胞间隙 CO_2 摩尔分数的变化基本相反(图 3B), 为先升后降。处理前 5 d, 叶片细胞间隙 CO_2 摩尔分数下降, 气孔限制值增加, 表明经叶片气孔扩散进入叶肉细胞的 CO_2 摩尔分数下降, 从而不能满足叶片进行正常光合作用的需要, 导致气孔限制值增加; 处理 5 d 后, 细胞间隙 CO_2 摩尔分数升高, 表明叶肉细胞光合能力进一步减弱, 对 CO_2 的利用减少, 导致 CO_2 过剩, 同时光合产物相应减少, 植株受伤害程度加重。在 $8 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 盐胁迫下, 细胞间隙 CO_2 摩尔分数一直下降, 气孔限制值一直上升, 可能是由于盐质量分数高, 气孔关闭, 阻止了 CO_2 进入。

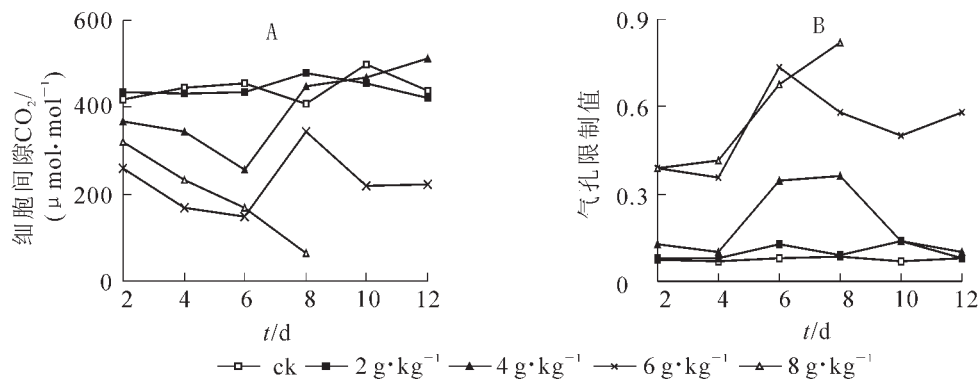


图 3 盐胁迫对海州常山叶片细胞间隙 CO_2 (A) 和气孔限制值(B)的影响

Figure 3 Effect of NaCl stress on intercellular CO_2 concentration(A) and stomatal limitation value (B) of *Clerodendrum trichotomum* leaves

2.5 盐胁迫对海州常山水分利用率的影响

由图 4 可知, 随着盐胁迫时间的延长, 叶片水分利用率降低, 但未达到显著水平; 盐质量分数越高下降幅度越大, 而且各处理之间的差异达显著变化($F = 4.23$, $F_{0.05} = 3.28$)。与对照相比, $2 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 盐胁迫下水分利用率下降甚微, 4 和 $6 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 处理的海州常山叶片水分利用率下降幅度相近, 其中下降值为 11.7% ~ 35.2%, 而 $8 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 胁迫下水分利用率较对照下降最大值为 41%。表明在各质量分数盐胁迫下, 海州常山叶片水分利用率均受到影响, 高盐度胁迫下造成植株缺水, 一方面促使气孔关闭, 以减少蒸腾作用, 但同时也阻止 CO_2 进入; 另一方面, 影响光合产物的输出, 从而导致净光合速率降低。

2.6 盐胁迫下对海州常山净光合速率的影响

由图 5 可知, 盐胁迫对海州常山叶片净光合速率影响显著, 各处理光合速率较对照相比均降低。方差分析表明: 不同盐质量分数胁迫引起海州常山叶片净光合速率的变化达到极显著水平($P < 0.01$), 其中在同一时间, 盐质量分数越高, 光合速率值越低。6 和 $8 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 盐胁迫下变化相对较大, 与对照相比最大变化值分别为 77.5% 和 82.6%, $2 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 处理下降甚微; 同一盐质量分数随着胁迫时间的延长的变化: $2 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 盐胁迫在处理前期呈现下降趋势, 但随着处理时间的延长, 净光合速率又逐渐回升, 这可能是海州常山对此质量分数盐胁迫的一种适应性表现; 4, 6 和 $8 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 盐胁迫下, 净光合速率随时间延长一直下降, 且变化显著($P < 0.05$), 这表明海州常山光合结构在高盐质量分数胁迫下均受到不同程度的破坏。

3 讨论

盐胁迫可使叶片叶绿素质量分数降低, 主要是由于叶绿素酶对叶绿素的降解所致^[7]。本研究发现, 随着胁迫时间延长, 叶绿素 a 和叶绿素 b 的质量分数下降, 叶绿素遭到破坏并降解, 从而引起光合速率下降, 这与参考文献[8,9]研究结论一致。盐胁迫下叶绿素 a/叶绿素 b 比值降低, 叶绿素 a/叶

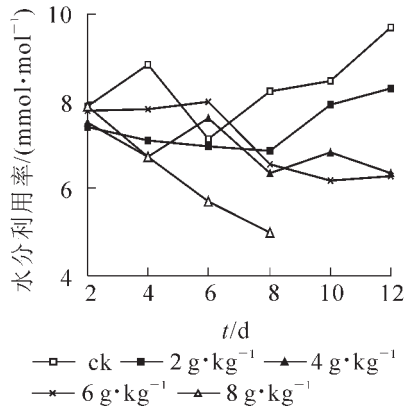


图4 盐胁迫对海州常山叶片水分利用率的影响

Figure 4 Effect of NaCl stress on water use efficiency of *Clerodendrum trichotomum* leaves

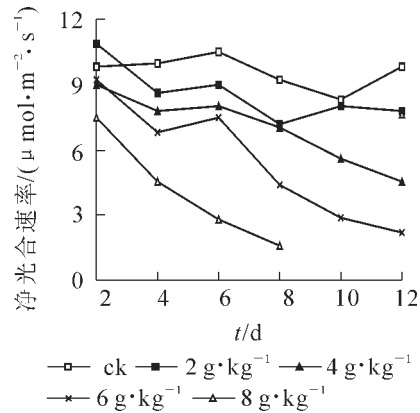


图5 盐胁迫对海州常山叶片净光合速率的影响

Figure 5 Effect of NaCl stress on net photosynthetic rate of *Clerodendrum trichotomum*

绿素 b 的比值代表着类囊体的垛叠程度, 类囊体的垛叠程度越小, 光抑制越强^[10], 最终导致植物光合生产性能降低。本试验中海州常山叶绿素 a/叶绿素 b 比值随胁迫时间延长和盐质量分数增加而下降, 意味着盐胁迫导致其类囊体的垛叠程度和类囊体膜的稳定性降低, 致使光能在 2 个光系统之间的分配受到影响, 从而降低光合作用。

一般认为, 如果胁迫使气孔导度减少而叶肉细胞仍在活跃地进行光合作用时, 胞间 CO₂ 摩尔分数应明显下降。这种情况是典型的气孔限制所致, 而如果叶肉细胞本身光合能力显著降低, 即使在气孔导度较低的情况下, 胞间 CO₂ 也可能升高或不变, 这时非气孔限制成了光合降低的主要因素^[11]。气孔调节对控制水分损失及气体交换起着重要作用^[12-13]。本试验结果显示: 随着盐质量分数的增大与胁迫时间的延长, 气孔导度减小, 蒸腾速率和水分利用率下降, 这可能是在盐胁迫条件下气孔导度减小, 水分通过气孔的扩散受阻, 从而降低叶片的蒸腾速率, 减少水分的散失, 同时还表明盐胁迫除离子胁迫外, 还产生渗透胁迫, 使海州常山的水分利用率降低。

植物生长的极限盐度是指植物生长在该盐度范围内, 50%以上的植株能正常生长, 超过该盐度时则 50%以上的植株生长受到抑制, 即植物正常生长的外界最大盐度范围^[14], 海州常山在盐质量分数低于 6 g·kg⁻¹ 时, 苗木形态特征变化不显著, 苗木能正常的生长, 当等于或高于 6 g·kg⁻¹ 时, 超过 50%幼苗生长受到显著抑制。结合海州常山外部形态特征与内部光合指标的变化得出: 海州常山的极限盐质量分数为 6 g·kg⁻¹。由试验结果可知, 海州常山具有一定的耐盐性, 可以作为盐碱地绿化的参考树种, 应进行大田造林试验研究。

参考文献:

- [1] 刘友良, 毛才良, 汪良驹. 植物耐盐性研究进展[J]. 植物生理学通讯, 1987, **23** (4): 1 - 7.
LIU Youliang, MAO Cailiang, WANG Liangju. Recent progress in studies on salinity tolerance in plants[J]. *Plant Physiol Commun*, 1987, **23** (4): 1 - 7.
- [2] 毛桂莲, 许兴, 张渊. NaCl 胁迫对枸杞叶绿素荧光特性和活性氧代谢的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2005, **23** (5): 118 - 121.
MAO Guilian, XU Xing, ZHANG Yuan. Effect of NaCl stress on fluorescence characteristics and active oxygen metabolism in leaves of *Lycium barbarum* seedlings[J]. *Agric Res Arid Areas*, 2005, **23** (5): 118 - 121.
- [3] BERRY J A, DOWNTON W J S. Environmental regulation of photosynthesis [C]//GOVINDJE E. *Photosynthesis: Vol II*. New York: Academic Press, 1982: 263 - 340.
- [4] 廖建雄, 王根轩. 谷子叶片光合速率日变化及水分利用效率[J]. 植物生理学报, 1999, **25** (4): 362 - 368.
LIAO Jianxiong, WANG Genxuan. The diurnal variations of photosynthetic rate and water use efficiency in *Setaria italica* leaves[J]. *Acta Phytophysiol Sin*, 1999, **25** (4): 362 - 368.

- [5] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 35 - 39.
- [6] PUSHPAM R, RANGASAMY S R S. Variations in chlorophyll contents of rice in relation to salinity[J]. *Crop Res*, 2000, **20** (2): 197 - 200.
- [7] 郭书奎, 赵可夫. NaCl 胁迫抑制玉米幼苗光合作用的可能机理[J]. 植物生理学报, 2001, **27** (6): 461 - 466.
GUO Shukui, ZHAO Kefu. The possible mechanisms of NaCl inhibit photosynthesis of maize seedlings[J]. *Acta Phytophysiol Sin*, 2001, **27** (6): 461 - 466.
- [8] 张川红, 沈应柏, 尹伟伦. 盐胁迫对国槐和核桃幼苗光合作用的影响[J]. 林业科学研究, 2002, **15** (1): 41 - 46.
ZHANG Chuanhong, SHEN Yingbo, YIN Weilun. Comparison study on photosynthesis of pagoda tree and walnut seedlings under salinity[J]. *For Res*, 2002, **15** (1): 41 - 46.
- [9] 陈顺伟, 高智慧, 岳春雷, 等. 盐雾胁迫下杜英等树种生理特性的变化[J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2003, **27** (5): 11 - 14.
CHEN Shunwei, GAO Zhihui, YUE Chunlei, *et al.* Dynamics of salt fog-tolerant physiological characteristics of 11 tree species[J]. *J Nanjing For Univ Nat Sci Ed*, 2003, **27** (5): 11 - 14.
- [10] 赵昕, 吴雨霞, 赵敏桂, 等. NaCl 胁迫对盐芥和拟南芥光合作用的影响[J]. 植物学通报, 2007, **24** (2): 154 - 160.
ZHAO Xin, WU Yuxia, ZHAO Mingui, *et al.* Response of photosynthesis function of salt cress and arabidopsis to NaCl salt stress[J]. *Chin Bull Bot*, 2007, **24** (2): 154 - 160.
- [11] 朱进, 别之龙. 盐胁迫对 3 种黄瓜砧木幼苗光合特性的影响[J]. 园艺学报, 2007, **34** (6): 1418 - 1424.
ZHU Jin, BIE Zhilong. Effects of NaCl stress on photosynthetic characteristics of three cucumber rootstock seedlings[J]. *Acta Hort Sin*, 2007, **34** (6): 1418 - 1424.
- [12] 杨巧凤, 江华, 许大全. 小麦旗叶发育过程中光合效率的变化[J]. 植物生理学报, 1999, **25** (4): 408 - 412.
YANG Qiaofeng, JIANG Hua, XU Daquan. Changes in photosynthetic efficiency of flag leaves of wheat during development[J]. *Acta Phytophysiol Sin*, 1999, **25** (4): 408 - 412.
- [13] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题[J]. 植物生理学通讯, 1997, **33** (4): 241 - 244.
XU Daquan. Some problems in stomatal limitation analysis of photosynthesis[J]. *Plant Physiol Commun*, 1997, **33** (4): 241 - 244.
- [14] 刘遵春, 孙涌栋, 赵润洲, 等. 不同盐分条件下金光杏梅幼苗生长和光合特性研究[J]. 西北林学院学报, 2007, **22** (6): 14 - 17.
LIU Zunchun, SUN Yongdong, ZHAO Runzhou, *et al.* Studied of growth and photosynthesis in Jinguang plum seedlings under different salt stresses[J]. *J Northwest For Univ*, 2007, **22** (6): 14 - 17.