

外源物质亚精胺对射干种子萌发及幼苗光合特征的影响

杨 牟, 何 平*, 段才绪, 徐梦平

西南大学生命科学学院 三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆市三峡库区植物生态与资源重点实验室, 重庆 400715

摘要: 目的 提高射干 *Belamacanda chinensis* 种子及幼苗在盐胁迫条件下的抗逆能力。方法 采用外施亚精胺 (ALA) 处理, 对在盐胁迫下射干种子的萌发及幼苗叶片光合特性各指标进行研究。结果 100 mmol/L NaCl 胁迫下射干种子萌发受到严重影响, 通过施加 ALA (25~100 mg/L) 处理, 射干种子的各项指标都有所恢复, 其中经过 75 mg/L ALA 处理的效果最为显著, 各项指标均达最大值。外源 ALA 也显著提高了幼苗叶片中叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素、类胡萝卜素的量, 提高了最大荧光 (Fm)、最大光化学效率 (Fv/Fm), PSII 有效光化学效率 (Fv'/Fm'), PSII 实际光化学效率 (Φ PSII)、光化学淬灭系数 (qP), 有效降低了非光化学淬灭系数 (NPQ) 和热耗散速率 (HDR), 经过 ALA 处理后光化学反应能量 (P) 所占的比例显著升高, 天线色素热耗散能量 (D) 和非光化学耗散能量 (E) 则表现出降低趋势。结论 外源 ALA 能够提高射干种子的萌发指数, 提高幼苗叶片中光合色素量, 促进了能量的合理分配, 减少激发过剩能量的耗散, 提高光合电子传递效率, 有效缓解盐胁迫对射干幼苗 PSII 系统的伤害, 提高植株抗胁迫能力。

关键词: 射干; 亚精胺; 盐胁迫; 种子萌发; 生理特性

中图分类号: R282.21 文献标志码: A 文章编号: 0253-2670(2014)15-2235-07

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2014.15.022

Effects of exogenous 5-aminolevulinic acid on seed germination and seedling photosynthetic characteristics of *Belamacanda chinensis*

YANG Mou, HE Ping, DUAN Cai-xu, XU Meng-ping

Key Laboratory of Eco-environments of Three Gorges Reservoir Region, Ministry of Education, Chongqing Key Laboratory of Plant Ecology and Resources Research for Three Gorges Reservoir Region, School of Life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract: Objective To increase the resistance of *Belamacanda chinensis* seeds and seedlings under the salt stress **Methods** We used 5-aminolevulinic acid (ALA) to treat *B. chinensis* seeds under salt stress (100 mmol/L NaCl). And several physiological indexes of the seeds were measured, such as the proportion of seed germination and the photosynthetic characters of the seedling. **Results** The seeds had been damaged heavily by the salt stress (100 mmol/L NaCl); After being treated by ALA (25—100 mg/L), several physiological indexes of the seeds had been recovered, among which the effect of 75 mg/L ALA treatment was the most significant, and every index reached the maximum. The ALA could increase the contents of chlorophyll a, chlorophyll b, total chlorophyll, and carotenoids significantly, and enhance the maximum fluorescence (Fm), photochemical efficiency of photosystem II (PSII, Fv/Fm), PSII photochemical efficiency (Fv'/Fm'), PSII actual photochemical efficiency (Φ PSII), photochemical quenching coefficient (qP), while decrease the levels of non-photochemical quenching (NPQ) coefficient and heat dissipation rate (HDR) significantly. The proportion of ALA absorbed light in photochemistry (P) was obviously increased, and the fraction of antenna pigment heat dissipation (D) and excess energy (E) for NPQ indicated downtrend. **Conclusion** This experiment proved that exogenous ALA could improve the seed germination rate, improve the content of seedlings photosynthetic pigment, promote the reasonable energy distribution, reduce the dissipation of excess excitation energy, improve the efficiency of photosynthetic electron transport, effectively alleviate the damage of seedling, caused by the salt stress, and improve the resistance ability of stress of plant.

Key words: *Belamacanda chinensis* (L.) DC.; 5-aminolevulinic acid; salt stress; seed germination; physiological characteristic

收稿日期: 2014-02-26

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30070080)

作者简介: 杨 牟 (1991—), 男, 四川人, 硕士研究生, 主要从事药用植物资源学及植物生态学的研究。

Tel: 15340556318 E-mail: 451801299@qq.com

*通信作者 何 平, 教授, 博士生导师。Tel: (023)68254122 E-mail: heping196373@126.com

射干为鸢尾科射干属多年生草本植物射干 *Belamacanda chinensis* (L.) DC. 的干燥根茎, 性寒, 味苦, 微毒。其主产于湖北、河南、江苏、安徽、湖南、浙江及西南地区等地, 在广东、广西少数地区用射干为干燥的全草; 生长于山坡、草原、田野旷地, 或为栽培; 能清热解毒、散结消炎、消肿止痛、止咳化痰, 用于治疗扁桃腺炎及腰痛等症^[1-2]。射干喜温暖和阳光, 耐干旱和寒冷, 对土壤要求不严, 广泛记载于各种中国医药典籍。

全世界可耕地面积的 20% 和灌溉面积的 50% 受到不同程度土壤次生盐渍化的影响^[3]。我国现有盐碱地面积约 4×10^7 hm², 同时我国土地盐渍化程度不断加剧, 严重制约了我国农业生产, 造成了巨大的经济损失。植物盐害机制盐渍环境可能不同程度地抑制植物的生殖生长和营养生长, 对植物造成原初盐害 (Na⁺、Cl⁻) 等离子胁迫的毒害作用以及渗透胁迫造成的伤害) 和次生盐害 (次生的水分、离子胁迫营养等胁迫引起的伤害), 破坏植物正常的形态结构, 甚至使植物干枯死亡。

盐胁迫下植物的光合作用明显受到抑制, 生长减慢, 原因是气孔关闭导致了二氧化碳供应不足。盐胁迫不仅造成叶绿体中类囊体成分与超微结构发生变化, 而且影响光能吸收和转换, 同时也影响电子传递与碳同化, 从而导致植物光合作用下降^[4]。

光合作用是植物生产的最基本过程, 研究盐逆境下光合作用变化规律和机制, 对于提高植物抗盐性具有重要的意义。盐逆境会引起光合速率降低、生长减慢、气孔非均匀关闭等^[5]。

对于植物在盐胁迫这方面的研究多集中于农作物, 而有关药用植物则少见报道。目前对射干耐盐能力和在盐胁迫下射干的响应机制还不清楚。本研究施加外源物质亚精胺 (ALA) 对盐胁迫下射干种子萌发及幼苗的生理特性的影响, 旨在为花卉药用植物射干在种植过程中遇到盐胁迫问题时提供一定的理论依据。

1 材料

供试的射干种子由河北安国胜利药材种子秧苗站提供, 经西南大学生命科学学院何平教授鉴定为射干 *Belamacanda chinensis* (L.) DC. 的干燥成熟种子。外源 ALA 由韩国 KAIST 提供。选取长势一致的二叶一心期的射干幼苗作为实验材料, 移栽于上口径 12 cm、下口径 8 cm、高度 8 cm 的花盆中。栽培试验于西南大学生命科学学院三峡库区教育部重

点实验室温室进行。

2 方法

2.1 种子萌发生理指标的测定

挑取籽粒饱满、大小一致、无病虫害的射干种子, 用 1% 的次氯酸钠消毒液处理 10 min 并用蒸馏水冲洗 5 次, 然后在 50 °C 的恒温水浴锅中催芽 24 h, 再吸干表面水分, 用铺有 2 层纱布和 2 层滤纸的培养皿作为发芽床, 进行射干种子萌发实验。将供试种子分别放入各处理组合的培养皿中, 每皿 50 粒, 每个处理设置 3 次重复, 置于光照培养箱中培养, 光照温度、强度和时间分别设定为白天/夜晚: (25±1) °C, 2 500 lx, 12 h。连续培养观察 1 个月, 每天定时添加处理液和蒸馏水保持滤纸湿润, 定时观察记录种子萌发数, 最后计算各培养皿种子的发芽势、发芽率、发芽指数、活力指数, 并且在发芽结束后每个重复各取 20 株幼苗, 测定地上部分和地下部分长度, 称其鲜质量, 各处理见表 1。

表 1 对射干种子的不同处理

Table 1 Different treatments on *B. chinensis* seeds

处理	NaCl / (mmol·L ⁻¹)	ALA / (mg·L ⁻¹)
CK1	0	0
CK2	100	0
T1	100	25
T2	100	50
T3	100	75
T4	100	100

2.2 幼苗相关生理指标的测定

挑选长势一致的二叶一心期的射干幼苗作为实验材料, 移栽于上口径 12 cm、下口径 8 cm、高度 8 cm 的花盆中, 盆中的土壤是由松针土-腐殖土-沙土 (2:2:1) 混合形成, 每盆种植 5 棵, 待其长至三叶一心时。处理时先用 100 mmol/L NaCl 溶液处理射干幼苗 1 d, CK1 浇自来水, 之后 T1~T4 组采取隔天浇 ALA 溶液 50 mL, 以覆盖所有土壤为宜, CK2 组浇自来水。15 d 后取样测其各项生理指标, 取样时选取植株中等大小的功能叶片。测量幼苗叶片叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素量以及相关叶绿素荧光参数。

2.2.1 叶片光合色素量 叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素和类胡萝卜素量采用张志良等^[5]的方法进行测定, 用日本岛津 UV-2550 紫外分光光度计测量不同波段下的吸光度, 每个处理 3 个重复。

2.2.2 叶绿素荧光参数 实验处理 4 d 后开始测量相关指标, 叶绿素荧光参数采用 PAM—2100 便携式荧光仪(德国 Walz 公司)进行测定^[6]。方法采用叶片暗适应 30 min 后, 先用一束小于 0.05 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 的测量光(频率为 600 Hz)照射叶片, 测初始荧光(F_0), 随后施加饱和脉冲光 [5 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, 脉冲 0.8 s], 测得最大荧光(F_m)和可变荧光(F_v), 并计算暗适应叶片光系统 II (PSII) 最大潜在光化学效率 (F_v/F_m)。打开测量光 [600 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$], 待实时荧光 (F_t) 稳定后, 取此时的 F_t 为稳态荧光 (F_s); 然后再打开一个同样强度的饱和脉冲光 [5 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$], 荧光上升到能化类囊体最大荧光 (F_m'); 叶片经过短暂的暗适应后, 打开远红光 [7 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$], 得到能化类囊体最小荧光 (F_0')。其他荧光参数: $F_v(F_m - F_0)$ 、 F_v/F_m 、PSII 潜在活性 (F_v/F_0)、PSII 有效光化学效率 (F_v/F_m')、光化学猝灭系数 [$qP = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_0')$]、非光化学猝灭系数 [$NPQ = (F_m - F_m')/F_m'$]、表观光合电子传递速率 (ETR) 和 PSII 实际光化学效率 (Φ_{PSII}) 均由仪器自动给出; 通过计算得出 F_v/F_0 、光下光合功能相对限制值 [$PED = 1 - (qP \times F_v/F_m')/0.83$]、热耗散速率 [$HDR = (1 - F_v/F_m') \times PED$]。PSII 吸收光能分配百分率计算: 光化学反应的能量 (P) = $F_v/F_m' \times qP$; 天线色素耗散能量 (D) = $1 - F_v/F_m'$; 非光化学反应耗散能量 (E) = $F_v/F_m' \times (1 - qP)$ 。每次处理 3 盆, 每盆重复 6 次测定。

2.3 数据处理

本研究的实验图用 Excel 2003 软件制作, 表用 Word 软件制作, 数据采用 SPSS (17.0 版) 软件进行方差分析, 并用 Duncan's 多重比较法检验每个生

理指标间的差异性。

3 结果与分析

3.1 ALA 对 NaCl 胁迫下射干种子萌发的相关指标的影响

射干种子在不同处理下, 发芽率和发芽势都有不同程度的变化(表 2)。与 CK1 的发芽势(39.33%)和发芽率(70.00%)相比可以看出, 100 mmol/L 的 NaCl 处理(CK2)的种子发芽势(13.33%)和发芽率(36.67%)显著降低, 这表明 100 mmol/L 的 NaCl 处理显著抑制了射干种子的正常萌发。当用不同浓度的 ALA 处理后, 射干种子的发芽势和发芽率与 CK2 相比均有不同程度的提高, 随 ALA 的质量浓度的增大呈上升趋势, 其中经过 75 mg/L ALA 处理(T3)的种子发芽势(44.00%)和发芽率(62.67%)恢复效果最好, 与 CK2 差异显著, 并与 CK1 差异不显著, 这说明经过 ALA 处理后的种子发芽势与发芽率基本上恢复到胁迫前的水平, 当质量浓度达到 100 mg/L 时, 发芽势和发芽率降低至 28.67%和 42.67%, 低于 CK1, 但仍高于盐胁迫的 CK2。

由表 2 可以看出, 发芽指数和活力指数的变化趋势与发芽势和发芽率的变化趋势相似。经过 NaCl 处理后, 发芽指数和活力指数也有显著地降低, 施加 ALA 处理后, 发芽指数和活力指数逐渐升高 7.49 和 3.00, 与 CK2 (1.81 和 0.71) 对比差异显著, 并且与 CK1 (7.28 和 4.32) 相比差异不显著。当 ALA 浓度升高到 100 mg/L (T4) 时, 发芽指数和活力指数为 4.46 和 1.67, 相比 T3 有所下降, 但仍与 CK2 差异显著, 说明高浓度 ALA 对盐胁迫的缓解作用不如低浓度 ALA 的效果显著, 但各处理的结果仍高于 CK2。

表 2 ALA 不同处理对盐胁迫下射干种子萌发及幼苗生理指标的影响 ($\bar{x} \pm s$)

Table 2 Effect of ALA on germination of *B. chinensis* seeds under different treatments and physiological indexes of seedlings under salt stress ($\bar{x} \pm s$)

处理	发芽率 / %	发芽势 / %	发芽指数	活力指数	地上部分 / cm	地下部分 / cm
CK1	39.33 ± 4.67 cd	70.00 ± 2.00 d	7.28 ± 1.04 c	4.32 ± 0.62 e	0.92 ± 0.18 d	0.91 ± 0.14 c
CK2	13.33 ± 4.06 a	36.67 ± 2.67 a	1.81 ± 0.57 a	0.71 ± 0.22 a	0.04 ± 0.01 a	0.31 ± 0.02 a
T1	38.67 ± 4.67 cd	66.67 ± 3.33 cd	5.65 ± 0.36 bc	2.37 ± 0.15 bc	0.20 ± 0.01 abc	0.50 ± 0.15 abc
T2	35.33 ± 7.06 bd	66.00 ± 2.31 cd	5.11 ± 0.72 bc	2.30 ± 0.33 abc	0.31 ± 0.05 bc	0.50 ± 0.02 abc
T3	44.00 ± 4.62 d	62.67 ± 2.40 cd	7.49 ± 0.89 c	3.00 ± 0.36 cd	0.36 ± 0.01 c	0.67 ± 0.07 bc
T4	28.67 ± 3.53 bc	42.67 ± 4.37 ab	4.46 ± 0.80 b	1.67 ± 0.3 ab	0.10 ± 0.08 abc	0.60 ± 0.04 abc

不同小写字母表示各处理间在 0.05 水平有显著差异, 下同

Different lowercases mean significant differences among treatments at 0.05 level, same as below

3.2 ALA 对盐胁迫下射干幼苗生长的影响

经过 CK2 处理后的射干幼苗的地上部分和地下部分的长度均有降低, 与 CK1 相比差异显著。使用不同质量浓度的 ALA 处理后, 地上部分和地下部分的长度与 CK2 相比, 都有一定程度的增加, 并在 ALA 为 75 mg/L (T3) 时, 各项指标均达到较好的恢复水平, 地上部分长 0.36 cm 和地下部分长 0.67 cm, 与 CK2 (0.04 cm 和 0.31 cm) 差异显著。ALA 质量浓度升高为 100 mg/L 时, 地上部分和地下部分的长度相比于 T3 有所下降, 说明高质量浓度 ALA 恢复盐胁迫效果不如低质量浓度好, 但各项指标仍然显著高于 CK2 (表 2)。

3.3 ALA 对盐胁迫下射干幼苗光合色素量的影响

如图 1 所示, 经过 100 mmol/L NaCl 处理后,

CK2 与 CK1 组相比差异显著, 说明盐胁迫降低了射干幼苗叶片中光合色素的积累, 影响了幼苗的光合功能。经过不同质量浓度 ALA 恢复处理后叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素以及类胡萝卜素的量均呈现上升趋势。其中, 当处理质量浓度为 75 mg/L 时, 叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素和类胡萝卜素的量分别达到 1.59、0.76、2.35、0.22 mg/g 与 CK2 (1.28、0.62、1.92、0.17 mg/g) 相比差异显著, 且与空白处理组 CK1 (1.67、0.49、2.49、0.22 mg/g) 相比差异不显著, 说明经过 75 mg/L 的 ALA 处理后, 射干幼苗叶片中各色素量增加, 恢复效果较好。综上, 在一定浓度范围内, 外源物质 ALA 能促进光合色素量的积累, 能有效的缓解盐胁迫对射干幼苗光合色素合成的抑制效应。

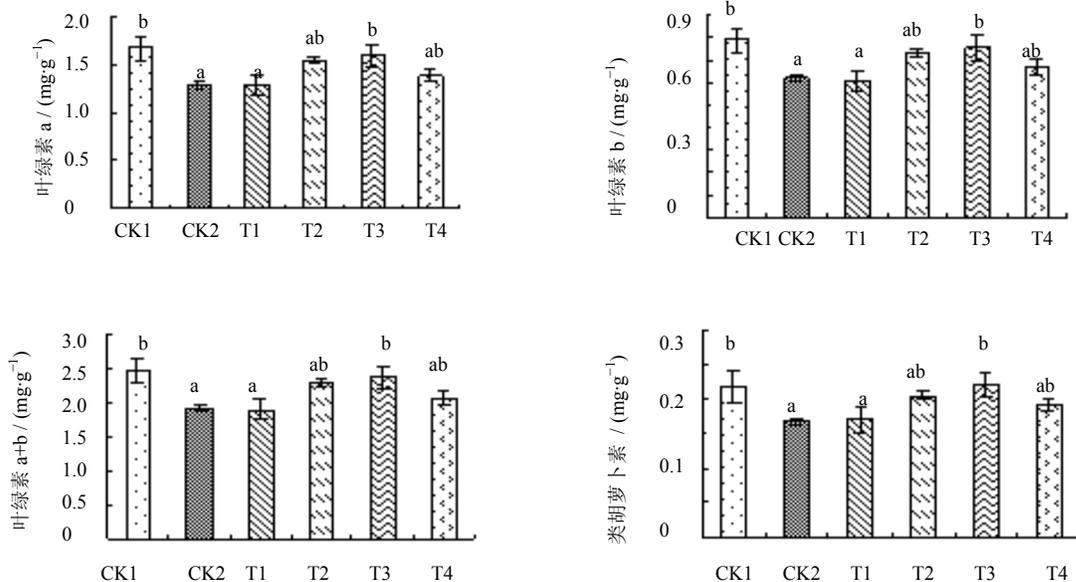


图 1 ALA 处理对叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素、类胡萝卜素量的影响

Fig. 1 Effect of ALA on chlorophyll a, chlorophyll b, total chlorophyll, and carotenoid

3.4 ALA 对 PSII Fv/Fm、Fv'/Fm'和 ΦPSII 的影响

盐胁迫下, 射干幼苗的 Fv/Fm、Fv'/Fm'和 ΦPSII 这 3 项指标的值出现了降低的趋势, 经过 ALA 处理后, 3 项指标的值均呈现上升趋势。如图 2 所示, 射干幼苗在正常生长条件下 Fv/Fm 的值保持在 0.874 的水平, 但是经过 100 mmol/L 的 NaCl 处理后, 射干幼苗叶片 Fv/Fm 的值 (0.841) 与 CK1 相比显著降低。但用 ALA 进行处理后, Fv/Fm 的值 (0.873、0.882、0.870、0.872) 与 CK2 组相比呈显著上升趋势, 其中当 ALA 的质量浓度达到 50 mg/L 时 Fv/Fm 的值 (0.882) 与 CK2 相比上升幅度最大,

差异显著, 恢复效果最明显。结果表明, 在一定浓度范围内, ALA 能使射干幼苗 Fv/Fm 的值升高, 不同处理浓度下升高的幅度不同。盐胁迫下的 Fv'/Fm'的变化趋势与 Fv/Fm 相似。在盐胁迫下, Fv'/Fm'值下降, CK2 (0.740) 与 CK1 (0.804) 差异显著, 经过不同浓度 ALA 处理后, 水平恢复 (0.801、0.795、0.811、0.815), 并与 CK2 达到显著差异。射干幼苗受到盐胁迫时, ΦPSII 显著降低, 经过 ALA 处理后, ΦPSII 有所恢复。综上说明, ALA 对盐胁迫下射干的有效光化学效率和实际光化学效率都有显著提高。

3.5 ALA 对 qP、NPQ 和 HDR 的影响

qP 主要反映处于激发态的 PSII 反应中心通过电荷分离进行原初光化学反应，产生去激能力的大小，也是对 PSII 原初电子受体 QA 氧化态的一种度量，代表 PSII 反应中心开放部分的比例^[8-9]，NPQ 通常是用来表示 PSII 反应中心非光化学能量耗散能力的大小，与 HDR 都是用来反映热耗散情况的指标。植物受到盐胁迫时，qP 呈下降趋势，NPQ 与 HDR 均呈上升趋势。如图 3 所示，在 ALA 处理浓度为 75 mg/L 时，qP 恢复到最高值为 0.904，与 CK2 组 (0.822) 相比，差异显著；NPQ 恢复效果最好，T3 (0.250) 与 CK2 (0.441) 相比形成显著差异。经过 ALA 处理后，NPQ 和 HDR 均降低，qP 升高，说明 ALA 有效的促进了光化学反应的进行。

3.6 ALA 处理对盐胁迫下射干幼苗吸收光能分配的影响

由图 4 可以看出，*P* 呈下降趋势，表明在盐胁迫下射干幼苗叶片内用于光化学反应的能量降低，用不同浓度的 ALA 处理后，*P* 值开始升高，各处理均与盐胁迫对照形成显著差异，当 ALA 质量浓度为 75 mg/L 时，恢复效果最好，T3 (0.719) 与 CK2 (0.611) 差异显著。说明 ALA 有利于干旱胁迫下能量的再分配，使得能量可以更高效率的用于光化学反应。*D* 和 *E* 在受到盐胁迫后均呈现出上升的趋势，说明植物在受到胁迫时有较多的能量用于非光化学反应，这是植物机体对逆境的一种适应能力，通过减少 PSII 和电子传递链的过分还原，防止光合机构被过剩光能破坏。当施加外源 ALA 处

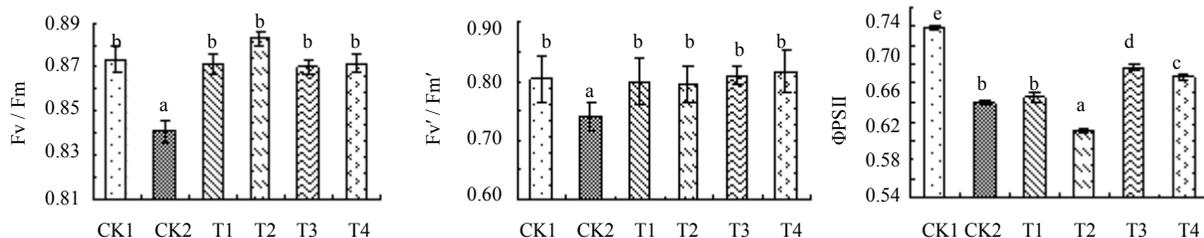


图 2 ALA 处理对 Fv/Fm、Fv'/Fm' 和 ΦPSII 的影响

Fig. 2 Effect of ALA on Fv/Fm, Fv'/Fm', and ΦPSII

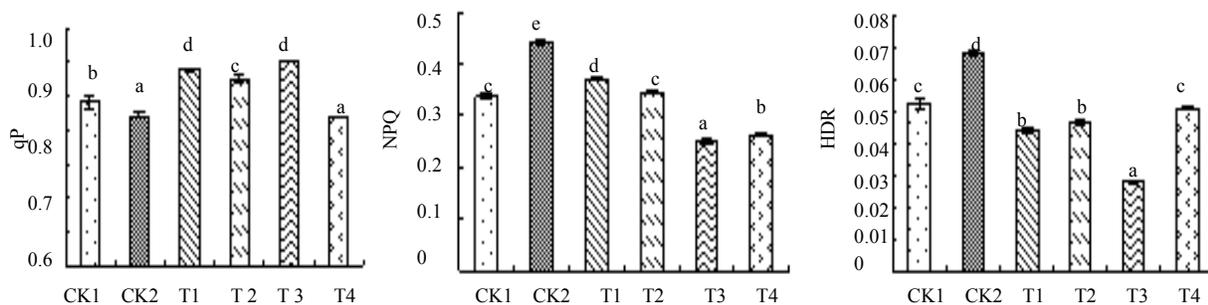


图 3 ALA 处理对 qP、NPQ、HDR 的影响

Fig. 3 Effect of ALA on qP, NPQ, and HDR

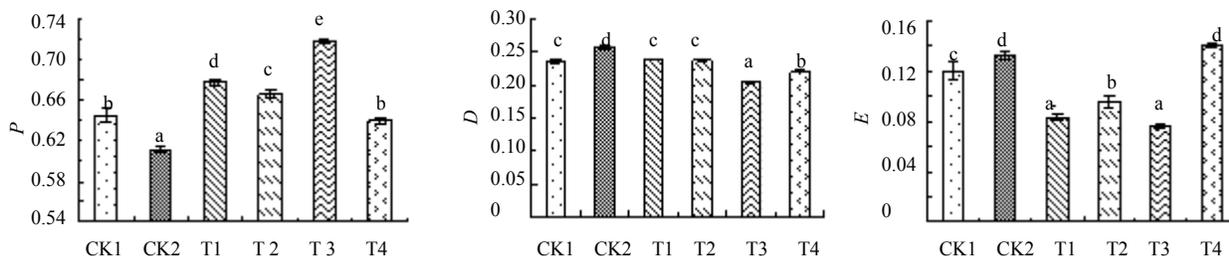


图 4 ALA 处理对 P、D、E 的影响

Fig. 4 Effect of ALA on P, D, and E

理后, D 和 E 均出现下降趋势, 说明 ALA 能有效的缓解胁迫对幼苗的伤害, 能将叶片吸收的能量以更合理的方式分配, 当 ALA 达到 75 mg/L 时, 两者均降至最低 (0.205、0.077), 甚至低于 CK1 (0.235、0.120), 与 CK2 (0.285、0.132) 差异显著。以上结果均说明, 在正常情况下, P 为能量主要利用途径, 在盐胁迫下, D 和 E 所占比例升高, 通过 ALA 处理后, 提高了 P 的水平, 降低了 D 和 E 所占比例, 对能量的合理分配起到了显著的积极作用。

4 讨论

光合作用是植物体极为重要的代谢过程, 它的程度大小对植物生长、发育、结实及抗逆性具有十分重要的影响, 因而可作为判断植物生长和抗逆性的指标。盐胁迫对植物光合作用的影响是多方面的, 不仅直接引发光合作用场所的损伤, 同时也影响光合电子传递、光合磷酸化, 以及暗反应的有关酶系。

一般研究表明, 盐胁迫下植物叶片中叶绿素量下降, 其主要原因是由于 NaCl 能促进叶绿素酶活性, 使叶绿素分解^[10]; 另外由于类胡萝卜素量的降低, 减少了对活性氧的淬灭, 导致细胞内积累较多的氧自由基, 破坏叶绿体膜结构, 加速叶绿素的分解, 从而降低光合作用中光能的吸收和传递^[11]。

有研究表明, ALA 是所有卟啉化合物生物合成的关键前体^[12], 作为植物叶绿素合成研究的一个部分, 很早就受到重视, 而且研究表明, 它不单是一种植物代谢中间产物, 还能参与植物生长发育的调节^[13]。盐胁迫引起叶片中亚精胺 (ALA) 的合成前体谷氨酸 (glutamate) 量下降^[14-15]进而引起 ALA 量下降, 最终限制了以 ALA 为合成前体的叶绿素的合成^[16], 所以本实验中通过施加外源 ALA 处理, 使色素水平大幅度提升, 也证明了 ALA 是叶绿素合成过程所需前体。通过提高光合色素的量, 增加光合作用, 提高对光能的利用率。

叶绿素荧光诱导动力学反映的是光合功能从启动到逐渐达到最适稳定速度的变化过程。光合作用是作物干物质积累和产量形成的基础。正常条件下, 叶绿素吸收的光能主要通过光合电子传递、叶绿素荧光发射和热耗散 3 种途径来消耗^[17]。这 3 种途径之间存在着相互作用的关系, 光合作用和热耗散的变化会引起荧光发射的相应变化。因此, 可以通过对荧光的观测来探究光合作用和热耗散的情况^[18-19], 可以快速、灵敏、无损伤的探测胁迫对

植物光合作用的影响。本研究中, 经过盐胁迫后的射干幼苗中光合色素的量大幅减少, 说明盐胁迫破坏了光合色素的合成, 而施加外源的 ALA 可以减缓光合色素降低的趋势, 促进胁迫下光合色素的合成。Fv/Fm 的值为 PSII 原初光能转化效率, 表明 PSII 利用光的能力与植物的光合作用光抑制程度密切相关, 又称为最大光化学量子产量。Fv'/Fm' 表示的是开放的 PSII 反应中心原初光能转化效率, 成为 PSII 有效光化学效率或天线色素转化率。Fv/Fm 是常用的叶绿素荧光指标之一, 射干幼苗受到盐胁迫后, Fv/Fm 和 Fv'/Fm' 值均呈现出下降的趋势, 同时表明 PSII 遭到破坏^[20]中, 盐胁迫引起 Φ PSII 大幅降低, 经过不同浓度 ALA 处理后, 有所恢复, 在一定范围内, ALA 浓度越高恢复效果越好。

光化学荧光淬灭系数 (qP) 数值的大小可以反映 PSII 原初电子受体 QA 的氧化还原状态和 PSII 开放中心的数目。非光化学淬灭系数 (NPQ) 是 PSII 天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热的形势耗散掉的光能部分, 整个过程是植物为了避免光抑制和膜伤害, 调整过量能量耗散的一套机制。过剩光能以热形式消耗, 可以保护 PSII 反应中心避免因吸收过多光能而引起的光氧化和光抑制伤害。本研究结果可以看出, 盐胁迫下射干幼苗的 qP 下降, 说明盐胁迫对 PSII 反应中心的伤害, 从天线色素上捕获用于光化学反应的光能减少, PSII 反应中心的光化学活性变弱, 使反应中心积累的光能过剩, 植物通过提高 NPQ 途径及时消耗了过剩的光能, 有效地保护了光合结构。另外类胡萝卜素的变化也为此提供了证据。类胡萝卜素存在于叶绿体中, 并于光合作用中的 PSI 和 PSII 相连接, 它一方面阻止激发态叶绿素分子的激发能从反应中心向外传递, 另一方面又能保护叶绿素分子的激发能免遭光氧化损伤^[21], 所以起到了保护叶绿素的作用^[22]。

天线吸收光能的 2 个重要去向是光化学反应和热耗散, 对于每一个特定的处理来说, 光化学速率和热耗散速率存在相互制衡的关系。光化学反应速率与激发能用于光化学反应的份额成正比, 在不同处理中, 激发能用于光化学反应的份额不同, 一般情况下, 热耗散的能量主要是天线色素热耗散 (D) 和非光化学反应耗散 (E) 这两个方面, 用于光化学反应的能量为光化学能 (P)。实验结果表明, 受到盐胁迫的射干幼苗光化学能 P 大幅度降低, D 和 E 则上升, 说明此时射干幼苗对于光能的利用率降

低, 未被利用的光能通过非光化学途径消耗, 减少 PSII 和电子传递链的过分还原, 防止过剩光能破坏光合机构。经 ALA 处理后, P 升高, D 和 E 降低, 与盐胁迫对照差异显著, 说明 ALA 对植物对光能的利用率有所提高, 对能量的重新分配, 减少过剩光能对光合系统的损伤有积极的作用。综合以上实验结果, ALA 显著提高了射干幼苗叶绿素量、 F_v/F_m 、 F_v'/F_m' 、 $\Phi PSII$ 、 qP 以及 P 的值, 降低了 NPQ、 E 和 D 的值, 从而缓解了盐胁迫对射干幼苗的伤害。

参考文献

- [1] 中国科学院中国植物志编委会. 中国植物志 [M]. 北京: 科学出版社, 1984.
- [2] Zhu J K. Plant salt tolerance [J]. *Trends Plant Sci*, 2001, 6: 66-71.
- [3] 毛秀红, 刘翠兰, 燕丽萍, 等. 植物盐害机理及其应对盐胁迫的策略 [J]. 山东林业科技, 2010(4): 128-130.
- [4] 惠红霞, 许兴, 李守明. 盐胁迫抑制枸杞光合作用的可能机理 [J]. 生态学杂志, 2004, 23(1): 5-9.
- [5] 张志良, 瞿伟菁. 植物生理学实验指导 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2003.
- [6] Demmig-Adams B, Adams W W, Barker D H. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation [J]. *Physiol Plant*, 1996, 98(2): 253-264.
- [7] Jaume F, Josefina B, José M. Effects of drought on photosynthesis in grapevines under field conditions: an evaluation of stomatal and mesophyll limitations [J]. *Funct Plant Biol*, 2002, 29(4): 461-471.
- [8] Krause G H, Weis E. Chlorophyll fluorescence as a tool in plant physiology II interpretation of fluorescence signals [J]. *Photosyn Res*, 1984, 5(2): 139-157.
- [9] Genty B E, Briantais J M, Baker N R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence [J]. *Biochim Biophysiol Acta*, 1989, 990(1): 87-92.
- [10] 刘家尧, 衣艳君, 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.
- [11] 孙方行, 周勃, 孙明高. 盐胁迫对海棠等 3 树种光合能力及色素变化的影响 [J]. 浙江林业科技, 2010, 30(2): 36-39.
- [12] Castelfranco P A, Beale S I. Chlorophyll biosynthesis: recent advances and areas of current interest [J]. *Annu Rev Plant Physiol*, 1983, 34: 241-278.
- [13] Hotta Y, Tanaka T, Takaoka H, et al. New physiological effects of 5-aminolevulinic acid in plants: the increase of photosynthesis, chlorophyll content, and plant growth [J]. *Biosci Biotech Biochem*, 1997, 61: 2025-2028.
- [14] Santos C, Caldeira G. Comparative responses of *Helianthus annuus* plants and calli exposed to NaCl: I. Growth rate and osmotic regulation in intact plants and calli [J]. *J Plant Physiol*, 1999, 155: 769-777.
- [15] Santos C, A zevedo H, Caldeira G. *In situ* and *in vitro* senescence induced by KCl stress: nutritional in balance, lipid peroxidation and antioxidant metabolism [J]. *J Exp Bot*, 2001, 52: 351-360.
- [16] Santos C. Regulation of chlorophyll biosynthesis and degradation by salt stress in sun flower leaves [J]. *Sci Horti Cult*, 2004, 103: 93-99.
- [17] 吴长艾, 孟庆, 邹琦, 等. 小麦不同品种叶片对光氧化胁迫响应的比较研究 [J]. 作物学报, 2003, 29(3): 339-344.
- [18] Wu C A, Meng Q, Zou Q, et al. Comparative study on the photo oxidative response in different wheat cultivar leaves [J]. *Acta Agronom Sin*, 2003, 29(3): 339-344.
- [19] Bradbury M, Baker N R. A quantitative determination of photochemical and non-photochemical quenching during the slow phase of chlorophyll fluorescence induction curve of bean leaves [J]. *Biochim Biophysiol Acta Bioenerg*, 1984, 765: 275-281.
- [20] Peterson R B, Sivak M N, Walker D A. Relationship between steady-state fluorescence yield and photosynthetic efficiency in spinach leaf tissue [J]. *Plant Physiol*, 1998, 88: 158-163.
- [21] Xu C C, Zhang J H. Effect of drought on chlorophyll fluorescence and xanthophyll cycle components in winter wheat leaves with different ages [J]. *Acta Phytophysiol Sin*, 1999, 25: 29-37.
- [22] 余叔文, 汤章城. 植物生理与分子生物学 [M]. 北京: 科学出版社, 1988.