

盐胁迫下植物光合作用的研究进展

束 胜 郭世荣* 孙 锦 袁颖辉 袁凌云

(南京农业大学园艺学院, 农业部南方蔬菜遗传改良重点开放实验室, 江苏南京 210095)

摘 要: 盐胁迫对农业生产的威胁是一个世界性的热点问题, 也是影响全球生态环境的重要因素之一。当植物遭受盐胁迫时, 其生长发育受到抑制, 这通常与光合作用效率的下降密切相关。本文针对盐胁迫对植物光合作用不同方面的影响进行了综述, 主要包括气孔导度、光合色素、PS II 光化学反应、光合电子传递、叶绿体超微结构、类囊体膜蛋白复合体以及光合磷酸化和 CO₂ 固定等方面, 以期丰富盐胁迫下植物光合作用理论提供依据。

关键词: 盐胁迫; 光合作用; 研究进展; 综述

中图分类号: Q945 文献标识码: A 文章编号: 1000-6346 (2012) 18-0053-09

Research Progress on Photosynthesis under Salt Stress

SHU Sheng, GUO Shi-rong*, SUN Jin, YUAN Ying-hui, YUAN Ling-yun

(College of Horticulture , Nanjing Agricultural University , Key Laboratory of Southern Vegetable Crop Genetic Improvement , Ministry of Agriculture , Nanjing 210095 , Jiangsu , China)

Abstract: Salt stress is one of the important factors affecting global ecological environment and a worldwide hot issue threatening agricultural production. The growth of plants is inhibited when they are subjected to salt stress. Usually this is closely related to the decrease in photosynthesis efficiency. This paper summarized the effects of salt stress on plant photosynthesis under different aspects, including stomatal conductance, photosynthetic pigment, PS II photochemical reaction, photosynthetic electron transfer, chloroplast ultrastructure, thylakoid membrane protein, photosynthetic phosphorylation and CO₂ securing, so as to provide a basis for enriching theory of plant photosynthesis under salt stress.

Key words: Salt stress; Photosynthesis; Research progress; Review

盐胁迫是植物主要的非生物胁迫环境因子之一。由于土壤相对较高的溶液浓度, 引起植物水分缺失、K⁺/Na⁺的比率发生变化, 导致 Na⁺和 Cl⁻含量升高使植物受到伤害。越来越多的研究表明盐胁迫下植物叶片光合参数、渗透势、水势、蒸腾速率、叶温以及相对含水量发生变化 (Sudhir & Murthy, 2004)。盐胁迫也影响光合作用器官的组分, 如酶、光合色素、类囊体膜蛋白及膜脂, 这些参数的变化取决于盐害的胁迫程度和持续时间 (Lakshmi et al., 1996; Misra et al., 1997) 以及不同的植物品种 (Megdiche et al., 2008)。盐胁迫导致光合作用效率下降的主要原因有以下几个因素: ① 气孔关闭, 导致胞间 CO₂ 浓度下降; ② 非气孔限制 (Mehta et al., 2010),

收稿日期: 2012-06-15; 接受日期: 2012-07-23

基金项目: 国家重点基础研究发展计划项目 (2009CB119000), 国家自然科学基金项目 (31272209, 31071831, 30900995), 教育部高校博士点基金项目 (20100097110001)

作者简介: 束胜, 博士研究生, 专业方向: 设施园艺与无土栽培, E-mail: shusheng1988@163.com

* 通讯作者 (Corresponding author) 郭世荣, 教授, 博士生导师, 专业方向: 蔬菜生理与设施园艺, E-mail: srguo@njau.edu.cn

如光合膜蛋白的减少 (Munns & Tester, 2008); ③ 光合色素含量的减少 (Shu et al., 2012)。

1 气孔导度

气孔是植物叶片上的主要器官, 控制着植物光合作用中 CO_2 分子的吸收和蒸腾作用中 H_2O 分子的运输 (许大全, 2002), 所以气孔对于植物光合生理过程有着重要的决定性作用。气孔在响应非生物胁迫信号转导过程中也起着非常重要的作用, 如干旱、高温、冷害和高盐胁迫 (Hetherington & Woodward, 2003)。

当植物遭受盐胁迫后, 通常叶片气孔形态发生适应性的变化。研究表明盐胁迫能够增加叶片表皮细胞数 (Bray & Reid, 2002)、气孔数量 (Curtis & Lauchli, 1987) 和气孔长度 (Kılıç et al., 2007)。大多数情况下, 盐胁迫都会诱导气孔的关闭, 其最主要原因是由于盐胁迫导致叶片中 Na^+ 和 Cl^- 含量升高, 从而降低叶片中 K^+ 含量, 引起叶片失水 (Çavuşoğlu et al., 2007)。盐胁迫诱导气孔关闭也可能与叶片中脱落酸 (ABA) 含量的增加有关, 因为 ABA 是公认的能够诱导气孔关闭的生长激素 (Cramer & Quarrie, 2002)。气孔的关闭或减小严重阻碍环境 CO_2 从叶片外向叶绿体内的羧化部位扩散, 导致胞间 CO_2 浓度 (C_i) 下降, 引起光合速率降低, 但对于盐胁迫下植物净光合速率降低的原因至今尚未形成统一的认识。对白蜡、小麦、拟南芥、菠菜的研究表明, 气孔因素是引起光合速率下降的主要原因, 而对大麦、甜椒、玉米的研究表明, 非气孔因素是导致光合速率下降的原因 (张娟 等, 2008)。其他的一些研究认为限制光合作用的气孔因素和非气孔因素二者之间并不是相互独立的, 二者随胁迫时间的长短和胁迫浓度的高低以及不同的试验材料而处于动态的变化之中。短期盐胁迫以气孔限制因素为主, 随着盐胁迫时间的延长逐渐转变为以非气孔限制因素为主 (葛江丽 等, 2007)。

2 光合色素

光合色素是一类含脂的色素, 存在于叶绿体内基粒类囊体上, 主要包含叶绿素、反应中心色素和辅助色素, 在光合作用中参与光能吸收、传递或原初光化学反应等过程。高等植物和大部分藻类的色素主要是由叶绿素 a (Chl a)、叶绿素 b (Chl b) 和类胡萝卜素 (包括胡萝卜素和叶黄素) 组成。在许多藻类中除 Chl a、Chl b 外, 还含有叶绿素 c、叶绿素 d 和藻胆素, 如藻红素和藻蓝素。目前, 关于盐胁迫对光合色素组成的影响还存在着一定的争议。

在高等植物上, 盐胁迫常导致盐敏感植物叶绿素含量的下降, 如黄瓜、马铃薯、豌豆 (Zhang et al., 2009)。然而对于耐盐植物 *Suaeda salsa*, 甚至在 $400 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ 的高盐和高光强复合胁迫下, Chl a 和 Chl b 含量没有发生明显的变化 (Lu et al., 2002)。王加真等 (2007) 研究表明沟叶结缕草 Chl a 和 Chl b 含量在盐胁迫下有 3 种变化趋势, 在 $1.5 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $2.0 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ 胁迫下所有光合色素含量都减少; $0.5 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ 胁迫下光合色素含量有增加的趋势; $1.0 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaCl}$ 胁迫下光合色素含量先增加后减少。在两种不同的棉花品种中, 其叶绿素含量对盐胁迫的响应不同, 盐敏感型品种 Guazunhchao 叶绿素含量降低, 而耐盐型品种 Pora 的叶绿素含量无显著变化 (Meloni et al., 2003)。有关盐胁迫对类胡萝卜素 (Car) 含量的影响也有不同的报道, *Spirulina fusiformis* 在低盐浓度下, Car 含量下降, 而在高盐浓度下, Car 含量增加 (Ferroni et al., 2007)。Car 含量的增加, 减少 Chl a 吸收产生的可用光子数量。对于不同盐敏感型植物 Car 含量对盐胁迫的响应也有不同的报道。盐胁迫下, 盐生植物 Car 含量基本上无明显变化 (Lu et al., 2002), 水稻和黑苋香 Car 含量显著增加 (Misra et al., 1997), 而黑种草 Car 含量降低 (Hajar et al., 1996)。近年来, 关于盐胁迫对叶黄素循环组分的影响也有相应的报道。Rabhi 等 (2010) 研究表明除玉米黄质外, 高盐胁迫 ($400 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaCl}$) 导致 *Sesuvium portulacastrum* 所有光

合色素含量都显著下降。而 Lu 等 (2002) 研究表明, 在相同的盐胁迫浓度下, 盐生植物 *Suaeda salsa* 叶片新黄质、紫黄质和玉米黄质含量并没有受到明显的影响。

上述有关盐胁迫对高等植物光合色素含量影响的不同可能是由于试验材料、盐处理浓度及处理时间的不同所致。关于盐胁迫下藻类光合色素的研究也有较多的报道。绿藻随盐胁迫处理浓度的增加, 叶绿素含量呈下降趋势 (Hamada & El-Enany, 1994)。蓝藻在较高盐浓度下, 叶绿素含量也下降 (Sudhir & Murthy, 2004)。此外, 还有相反研究结果的报道, 耐盐蓝藻随着 NaCl 浓度的增加, 叶绿素含量增加。蓝藻 *Anabaena doliolum* 和 *Synechocystis* sp. PCC6803 在较低盐浓度下, 叶绿素含量增加, 中等盐浓度下 ($342 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) Chl a 含量变化不明显, 当盐处理浓度达到 $684 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 或 $1026 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 光合色素含量急剧下降 (Schubert & Hagemann, 1990; Schubert et al., 1993)。然而在 $800 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理条件下并没有观察到 *Spirulina platensis* Chl a 含量的下降 (Lu & Vonshak, 2002)。

3 PS II 光化学反应

光合作用的原初光化学反应包括光能吸收、传递和光反应两个重要阶段。由于光合系统是进行水裂解释放氧气和形成化学能的主要部位, 它在光合作用研究中占有很重要的地位。在光合器官上, 光系统 II (PS II) 比光系统 I (PS I) 对环境胁迫更为敏感。因此, PS II 对环境胁迫的响应是光合作用适应逆境过程中最重要的一个环节, 有关盐胁迫对 PS II 原初光化学效率的影响也一直是光合系统对盐胁迫响应的研究重点。有许多关于盐胁迫下植物 PS II 光化学效率的研究报道, 但有关盐胁迫对 PS II 活性的影响, 至今也尚未形成统一认识。这些研究表明 PS II 对盐胁迫的敏感性随植物种类和胁迫程度的不同而不同 (Munns 2002)。在蔬菜作物黄瓜上, $50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫 7 d 后, 幼苗叶片光合效率下降主要是由于气孔因素, 而并没有抑制 PS II 的活性 (李军 等, 2007)。先前的研究表明, 当 NaCl 浓度达到 $75 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 最大光化学效率 (F_v/F_m) 和光化学淬灭系数 (qP) 显著下降, 并且还原性 Q_A (原初电子受体质体醌 A) 比例增加, 导致 PS II 反应中心放氧活性降低 (束胜 等, 2010)。Yang 和 Lu (2005) 研究发现盐胁迫显著降低了弱光条件下玉米天线色素光能转化效率 (F_v'/F_m')、PS II 实际光化学效率 (Φ_{PSII}) 和 qP , 而在盐生植物 *Atriplex centralasiatica* 上, 盐胁迫处理降低了 F_v'/F_m' 和 Φ_{PSII} , 但是对 qP 并没有明显的影响 (Qiu et al., 2003)。这些结果说明盐胁迫对高等植物不同种类或不同耐性品种 PS II 光化学效率的影响存在一定的差异, 并且其响应盐胁迫的机制也不尽相同。在藻类上, 有关盐胁迫对 PS II 原初光化学反应也进行了大量的研究。盐胁迫下藻类可能由于 PS II 活性下降而导致光合能力受到抑制 (Jeanjean et al., 1993), 盐胁迫抑制绿藻 (杜氏盐藻和莱因衣藻) PS II 的活性与放氧复合体状态 2 (S_2) 转化密切相关 (Gong et al., 2008)。盐胁迫也影响红藻 *Porphyra perforata* PS II 活性的下降, 主要是由于到达 PS II 反应中心激发能的下降所致。有报道表明, $550 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 胁迫没有影响 *Synechocystis* PS II 的活性 (Endo et al., 1995), 但是, 盐胁迫抑制蓝藻 PS II 的活性 (Lu & Vonshak, 1999)。一些研究认为盐胁迫抑制钝顶螺旋藻细胞 F_v/F_m , 并且这种抑制效应随着光强的增加而加强。 F_v/F_m 的下降可能与 PS II 反应中心失活, PS II 供体和受体电子传递受到抑制以及激发能向 PS I 分配相关。有报道认为, 盐胁迫降低 PS II 的活性是通过限制 *psbA* 基因的转录和翻译来抑制光破坏 PS II 的修复 (Gong et al., 2008)。然而还不清楚盐胁迫是如何影响 PS II 原初光化学反应或诱导绿藻或蓝藻 PS II 供体和受体一侧的饰变。

4 光合电子传递

光合色素受到光能激发后, 在两个光系统 (PS II 和 PS I) 之间形成非环式电子传递, PS II

和 PS I 之间由多个电子传递位点组成, 这些位点易受到盐胁迫的抑制。研究表明 PS II 这些抑制位点随植物种类和胁迫时间的不同而发生变化 (Sudhir & Murthy, 2004)。通常情况下, 随着盐胁迫程度的提高, PS II 电子传递效率明显下降, 高盐胁迫抑制光化学效率似乎与类囊体膜 PS II 复合体相关, 盐害降低了类囊体膜上 PS II 反应中心的活性并抑制了受体和供体一侧的电子传递。束胜等 (2010) 研究表明盐胁迫导致黄瓜幼苗 PS II 活性的抑制主要位于受体一侧, 阻碍了电子从原初电子受体质体醌 A (Q_A) 向质体醌 B (Q_B) 地传递, 导致电子不能够正常地传递。Mehta 等 (2010) 通过叶绿素荧光性能指标分析表明, 高盐胁迫对 PS II 的损害主要在供体一侧, 受体一侧影响相对较小。而 Ioannidis 等 (2006) 认为 NaCl 胁迫影响了 PS II 电荷分离以及类囊体膜上的色素蛋白复合体。在绿藻细胞上的研究表明盐胁迫下光化学反应中心复合体, 包括 Q_A 、脱镁叶绿素和 P680 光化学反应中心没有受到破坏, 但影响了 PS II 放氧复合体氧气的释放, 可能是由于从水到 P680 的电子传递受到阻断 (Allakhverdiev et al., 2000), 这可能是与盐胁迫破坏了 PS II 放氧复合体的结构和功能, 使它向 PS II 反应中心提供的电子数量减少有关。在高盐胁迫条件下, *Spirulina platensis* P700 和 PS I 反应中心数量增加 (Sudhir et al., 2005), 这可能与盐胁迫增加 PS I 反应中心环式电子传递体的含量有关, 围绕 PS I 反应中心环式电子传递速率的提高有利于耗散过剩电子的积累, 从而保护光合器官的结构。由于 PS II 对外界环境因子的胁迫较为敏感, 更易于受到损伤, 在盐胁迫条件下, 通过增加 PS I 组分和其活性, 从而使光能较多地分配到 PS I, 这样有利于耗散过剩激发能在 PS II 的积累, 以减轻对 PS II 的损伤 (Demetriou et al., 2007)。虽然盐胁迫对高等植物和藻类上 PS II 电子传递的影响有一系列的研究报道, 但是对于 PS II 具体的电子传递抑制位点还未完全清楚。随着生物技术的发展, 如热释光技术 (TL) 为进一步揭示盐胁迫对光合器官的伤害机理提供了技术支持, 为盐胁迫对 PS II 供体和受体一侧光合电子传递和电荷重组的研究提供了一种可靠的手段。

5 叶绿体超微结构

光合作用是植物获取能量和物质的基本来源。而叶绿体结构的完整是保证植物正常进行光合作用的前提。高等植物的叶绿体呈近椭圆形, 由内膜和外膜包被 (Kirchhoff et al., 2007)。叶绿体内膜以内, 围绕类囊体膜的区域叫基质, 基质成分主要是可溶性蛋白质 (酶) 和其他代谢活性物质, 呈高度流动性状态, 具有固定 CO_2 的能力。基质中存在着许多浓绿色的颗粒, 称基粒, 呈圆饼状。叶绿体的光合色素主要集中在基粒之中, 光能转换为化学能的主要过程是在基粒中进行 (潘瑞炽, 2008)。叶绿体中最重要的结构是被称为类囊体的内膜分支系统, 它是光合作用中光反应的场所。大多数类囊体彼此紧密连接, 这些层层堆叠的膜被称为基粒片层, 暴露在基质中没有堆叠的膜称为基质片层 (Taiz & Zeiger, 2009)。

叶绿体是植物细胞中对盐分最敏感的细胞器, 易受到盐胁迫的伤害。当植物遭受盐胁迫时, 叶绿体在叶肉细胞中的排列呈现紊乱, 基粒间连接松弛, 类囊体内腔膨大, 叶绿体双层被膜部分出现损坏, 脂质小球增多 (Barhoumi et al., 2007)。然而, 盐胁迫对植物叶绿体超微结构的影响随植物种类和胁迫程度以及胁迫时间的不同而不同。研究表明, 耐盐型黄瓜品种叶绿体结构在盐胁迫初期变化不明显, 随着盐胁迫时间的延长, 盐胁迫对叶绿体的膜系统产生伤害, 叶绿体老化加快, 片层逐渐解体, 外形轮廓发生变化, 内部片层排列方向发生改变, 并发生轻微膨胀, 基粒片层数目减少, 内部结构趋向简单, 以至瓦解, 且耐盐品种的变化程度小于盐敏感品种 (张景云和吴凤芝, 2009)。豌豆遭受盐胁迫时, 其叶绿体的结构也观察到类似的变化, 这可能涉及到盐胁迫介导的氧化胁迫破坏了叶绿体的结构 (Hernhdeza et al., 1995)。盐胁迫初期, 小麦叶片 MDA 含量增加不多, 叶绿体内类囊体轻度膨胀。随着盐胁迫强度的增大, MDA 含量

逐渐增多, 叶绿体整个片层系统逐渐膨大, 基粒消失, 内外膜逐步瓦解, 叶绿体内脂质小粒增多, 叶绿体从正常的椭圆形膨胀成球形 (龚明 等, 1989)。由此可见, 盐胁迫诱导叶绿体超微结构的改变与膜脂过氧化有密切关系。Mitsuya 等 (2000) 对甘薯叶片的研究表明, 盐胁迫下叶绿体类囊体膜肿胀, 而且高盐胁迫下大部分的类囊体膜解体甚至消失, 并且伴随着淀粉粒的增大。Parida 等 (2003) 研究也表明, 盐胁迫导致红树叶片叶绿体类囊体结构破坏甚至解体。

最近, 通过转基因手段把耐盐基因 *AtNHX1* 转化到杨树中缓解了盐胁迫对叶绿体结构的破坏, 与野生型相比, 叶片保持了较完整的叶绿体超微结构、更高的叶绿素含量, 从而维持较高的耐盐性 (姜超强 等, 2010)。在相同的 Na^+ 浓度下, NaCl 和 Na_2SO_4 两种盐胁迫处理 20 d 后, 刺槐的叶绿体出现变形、膜模糊、基粒片层松散、类囊体解体、脂质球增多等现象, 并且 Na_2SO_4 处理后刺槐叶片叶绿体结构破坏更为严重 (孟凡娟 等, 2011)。比较 NaCl 和 PEG 两种胁迫下水稻叶绿体结构的变化, 显示 NaCl 胁迫主要诱导了类囊体的肿胀, 而 PEG 胁迫引起叶绿体被膜严重的破坏, 类囊体并未肿胀, 表明离子毒害导致基粒类囊体膜片层的肿胀, 而渗透胁迫伤害叶绿体的被膜 (Yamane et al., 2003)。

6 类囊体膜蛋白复合体

类囊体是双层脂膜, 由色素、脂类和蛋白质组成, 是植物进行光反应的关键部位。其中蛋白质大都与色素结合成各种膜蛋白超分子复合体镶嵌在类囊体膜及类囊体上。高等植物类囊体中的膜蛋白超分子复合体按其组成和结构可分为: 光系统 I (PS I)、光系统 II (PS II)、细胞色素 *b₆f* (Cyt**b₆f**) 蛋白复合物及 ATP 合成酶 4 大类 (杨福愉, 2005)。近年来通过类囊体蛋白质组学技术的研究鉴定了 384 种膜蛋白 (Peltier et al., 2004; Giacomelli et al., 2006; Rouhier et al., 2008; Armbruster et al., 2011), 其中涉及光合电子传递、ATP 合成和光呼吸的蛋白比例最大, 占总数的 30%; 没有明确功能的蛋白质, 占 25%; 参与蛋白质折叠、加工和水解的, 占 18%; 直接或间接参与抗氧化防御的, 占 8% (彭浩 等, 2008)。

光合膜是受环境胁迫敏感的位点之一。盐胁迫导致植物光化学效率的下降通常与类囊体组分上的位点受到抑制密切相关, 然而, 盐胁迫抑制光合器官上的蛋白位点随植物种类、处理方式以及胁迫程度的变化而变化。在高等植物中, 研究表明低盐浓度胁迫条件下, 光合膜聚光色素复合体 II (LHC II) 上 D1、CP47 蛋白和 CP43 蛋白没有受到明显影响, 而在高盐浓度条件下这些蛋白含量显著下降, 并且类囊体膜上 PsaA/B 的比率降低 (Rabhi et al., 2010)。而对于耐盐性较强的海蓬子, 200 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理上调了类囊体膜上 PS II 天线色素 CP29 蛋白和 CP47 蛋白以及位于 PS II 和 PS I 光捕获系统上 Chl a/b 结合蛋白 (Fan et al., 2011)。SDS-PAGE 分析表明, 400 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理红树林幼苗 45 d 后, 叶片类囊体膜上 15 ~ 22 kDa 和 28 ~ 66 kDa 多肽蛋白显著下降, PS II 反应中心 CP47 蛋白和 CP43 蛋白也显著降低, 而 CP47 蛋白下降的幅度小于 CP43 蛋白 (Parida et al., 2003)。很多研究结果显示, 盐胁迫处理导致 PS II 供体一侧受到影响, 尤其是放氧复合体三个外周蛋白的解离。Suzuki 等 (2004) 研究表明盐胁迫处理离体菠菜 PS II 反应中心导致 PsbP、PsbQ 和放氧复合体 (OEC17、OEC23) 蛋白完全解体, 并且伴随着外周蛋白 OEC33、OEC23 和 OEC17 的分离。对两种耐盐性不同的大豆品种进行研究, 结果表明盐胁迫下耐盐性较强的 Lee 6 品种比盐敏感的 Jackson 品种具有更高的 OEC23 蛋白含量, 而高含量的 OEC23 蛋白有助于放氧复合体结构的稳定 (Ma et al., 2012)。在对烟草叶片的研究发现, 高盐胁迫导致 PS II 反应中心失活, 并且观察到 D1 蛋白降解 (Al-Taweel et al., 2007)。在大麦上, 高浓度 NaCl 胁迫抑制 PS II 电子传递, 并引起 D1 蛋白的降解, 而加入一种人工合成的电子传递受体 (DCPIP) 后, 有效缓解了盐胁迫对 PS II 活性的抑制 (Pandey & Yeo, 2008)。在光和盐复合

胁迫下 *Synechocystis* PS II 活性失活, 主要是由于盐胁迫抑制了 PS II 供体 D1 蛋白的合成, 特别是盐胁迫抑制编码 D1 蛋白的 *ps2bA* 基因的转录和翻译 (Allakhverdiev et al., 2002)。DNA 序列分析表明盐胁迫抑制了光诱导基因的表达, 使得这些基因不能转录翻译并修复形成有活性的 PS II 反应中心。当在反应体系中加入 D1 蛋白合成抑制剂链霉素后, 使得 PS II 活性快速下降, 类囊体膜蛋白合成受到抑制。有报道指出, PS II 活性的降低主要是由于 PS II 反应中心外周 23 kDa 蛋白的解离。Allakhverdiev 等 (2008) 研究表明 K/N 比率的改变使 *Synechococcus* 细胞 PS II 和 PS I 失活。通过添加人工合成的 PS II 电子供体二苯卡巴肼 (DPC), 恢复了盐处理下蓝藻类囊体膜 PS II 的活性。在 *Synechococcus* 细胞中, 研究结果表明盐胁迫主要作用位点位于放氧复合体。Sudhir 等 (2005) 研究表明 NaCl 通过增加藻类 PS I 的活性和 P700 的数量来降低 PS II 放氧复合体活性。免疫分析证实了 PS II 活性的下降, 40% 是由于类囊体膜蛋白的损失, 如位于反应中心的 D1 蛋白。此外, 盐胁迫也导致类囊体膜上 47 kDa 和 94 kDa 叶绿素蛋白显著降低, 而 17 kDa 蛋白显著积累。在 *S. platensis* 细胞上, 随着盐浓度的增加, PS II 放氧活性显著下降, 而 CP47、CP43、细胞色素 c550 蛋白和 D1 蛋白含量并没有明显变化。盐胁迫也导致类囊体 PsbO 蛋白含量降低, 而可溶性组分 PsbO 蛋白含量明显增加 (Gong et al., 2008)。说明盐胁迫致使受体一侧 Q_B 生态位的饰变以及供体侧 S_2 态稳定性的增加, 这与 PsbO 蛋白的解离密切相关。

7 光合磷酸化和 CO_2 固定

当植物遭受盐胁迫时, 其生长受到抑制与光合效率的下降密切相关。通常情况下, 盐胁迫初期光合能力的下降以气孔关闭为主, 后期主要与非气孔限制相关联, 如叶绿素含量、Pi 再生能力以及光合磷酸化过程等受到抑制。Baisakh 等 (2012) 研究表明盐胁迫降低耐盐水稻品种液泡 H^+ -ATP 酶的活性, 引起 ATP 的合成受到抑制, 进而导致净光合速率下降。然而, 在藻类上却有相反的报道, 盐胁迫通过刺激蓝藻 PSI 周围光合电子传递的循环, 增加了光合磷酸化的效率 (Joset et al., 1996)。高浓度的 NaCl 添加到生长介质中, *Synechocystis* sp.PCC 6803 光合磷酸化循环活性增加 (Jeanjean et al., 1993)。

核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶 (Rubisco) 和烯醇式丙酮酸磷酸羧激酶 (PEPC) 是光合作用的 2 种重要酶。Rubisco 作为 C_3 植物催化 CO_2 同化第一步的关键酶, 在 C_4 植物中是通过 PEPC 活性的高低直接影响光合速率的大小, 因此, Rubisco 活性的降低常常被认为是引起光合速率下降的非气孔因素之一。盐胁迫降低 Rubisco 活性和酶的催化效率, 限制 1,5-二磷酸核酮糖 (RuBP) 和无机磷的再生, 降低植物对 CO_2 的吸收利用, 影响光合能力 (Ziska et al., 1990)。在耐盐的蓝藻 *A. halophytica* 中, 高盐胁迫下, Rubisco 活性和 CO_2 固定效率增加, 这与 García-Mauriño 等 (2003) 认为盐胁迫增加 PEPC 活性的结果相一致。此外, 盐胁迫还会降低 C_3 循环的中间产物磷酸甘油酸、磷酸三糖和磷酸甘油醛的含量, 阻碍碳同化的正常运转。陈丽芳等 (2011) 认为盐胁迫降低黄瓜幼苗光合能力与碳同化过程相关酶活性和含量的抑制密切相关。结果表明盐胁迫降低卡尔文循环限速酶 Rubisco 和 Ald 的活性, 并且淀粉积累的关键酶淀粉水解酶 (Amylase) 的活性也显著降低, 而可溶性总糖、蔗糖和淀粉含量以及蔗糖积累的关键酶磷酸蔗糖合酶 (SPS) 和蔗糖合酶 (SS) 活性显著提高, 阻碍了卡尔文循环过程的正常进行。

8 小结

盐胁迫下植物光合作用的种种变化似乎与其胁迫程度、所采用的材料和测定时间有关, 尚缺乏统一的令人满意的解释, 但是盐胁迫下植物光合作用的影响将会得到越来越多人的认识。通过盐生植物或转基因手段, 研究盐胁迫下植物光合作用的响应及其保护机制将会成为人们关

注的热点。

参考文献

- 陈丽芳, 陆巍, 孙锦, 郭世荣, 张振兴, 阳燕娟. 2011. 外源亚精胺对盐胁迫下黄瓜幼苗光合作用和根叶碳水化合物积累的影响. 南京农业大学学报, 34 (3): 31-36.
- 葛江丽, 石雷, 谷卫彬, 唐宇丹, 张金政, 姜闯道, 任大明. 2007. 盐胁迫条件下甜高粱幼苗的光合特性及光系统 II 功能调节. 作物学报, 33 (8): 1272-1278.
- 龚明, 丁念诚, 贺子义, 刘友良. 1989. 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. 植物学报, 31 (11): 841-846.
- 姜超强, 李杰, 刘兆普, 李洪燕. 2010. 盐胁迫对转 *AtNHX1* 基因杨树光合特性与叶绿体超微结构的影响. 西北植物学报, 30 (2): 301-308.
- 李军, 高新昊, 郭世荣, 张润花, 王旭. 2007. 外源亚精胺对盐胁迫下黄瓜幼苗光合作用的影响. 生态学杂志, 26 (10): 1595-1599.
- 孟凡娟, 庞洪影, 王建中, 李淑艳, 王彦杰. 2011. NaCl 和 Na₂SO₄ 胁迫下两种刺槐叶肉细胞叶绿体超微结构. 生态学报, 31 (3): 734-741.
- 潘瑞炽. 2008. 植物生理学. 6 版. 北京: 高等教育出版社: 56-69.
- 彭浩, 林文芳, 朱学艺. 2008. 叶绿体蛋白质组研究进展. 西北植物学报, 28 (1): 194-203.
- 束胜, 孙锦, 郭世荣, 李娟, 刘超杰, 王长义, 杜长霞. 2010. 外源腐胺对盐胁迫下黄瓜幼苗叶片 PS II 光化学特性和体内离子分布的影响. 园艺学报, 37 (7): 1065-1072.
- 王加真, 夏更寿, 李建龙, 王艳. 2007. 高盐胁迫对沟叶结缕草叶片光合色素含量的影响. 上海交通大学学报, 25 (6): 583-586.
- 许大全. 2002. 光合速率效率. 上海: 上海科学出版社: 138-158.
- 杨福愉. 2005. 生物膜. 北京: 科学出版社: 10-22.
- 张娟, 姜闯道, 平吉成. 2008. 盐胁迫对植物光合作用影响的研究进展. 农业科学研究, 29 (3): 74-80.
- 张景云, 吴凤芝. 2009. 盐胁迫对黄瓜不同耐盐品种叶绿素含量和叶绿体超微结构的影响. 中国蔬菜, (10): 13-16.
- Allakhverdiev S I, Sakamoto A, Nishiyama Y, Inaba M, Murata N. 2000. Ionic and osmotic effects of NaCl-induced inactivation of photosystem I and II in *Synechococcus* sp. Plant Physiology, 123 (3): 1047-1056.
- Allakhverdiev S I, Nishiyama Y, Miyairi S, Yamamoto H, Inagaki N, Kanesaki Y, Murata N. 2002. Salt stress inhibits the repair of photodamaged photosystem II by suppressing the transcription and translation of *psbA* genes in *Synechocystis*. Plant Physiology, 130 (3): 1443-1453.
- Allakhverdiev S I, Kreslavski V D, Klimov V V, Los D A, Carpentier R, Mohanty P. 2008. Heat stress: an overview of molecular responses in photosynthesis. Photosynthesis Research, 98 (1-3): 541-550.
- Al-Taweel K, Iwaki T, Yabuta Y, Shigeoka S, Murata N, Wadano A. 2007. A bacterial transgene for catalase protects translation of D1 protein during exposure of salt-stressed tobacco leaves to strong light. Plant Physiology, 145: 258-265.
- Armbruster U, Pesaresi P, Pribil M, Hertle A, Leister D. 2011. Update on chloroplast research: new tools, new topics, and new trends. Molecular Plant, 4: 1-16.
- Baisakh N, RamanaRao M V, Rajasekaran K, Subudhi P, Janda J, Galbraith D, Vanier C, Pereira A. 2012. Enhanced salt stress tolerance of rice plants expressing a vacuolar H⁺-ATPase subunit c1 (*SaVHAc1*) gene from the halophyte grass *Spartina alterniflora* L. Plant Biotechnology Journal, 10 (4): 453-464.
- Barhoumi Z, Djebali W, Chaibi W, Abdelly C, Smaoui A. 2007. Salt impact on photosynthesis and leaf ultrastructure of *Aeluropus litoralis*. Journal of Plant Research, 120 (4): 529-537.
- Bray S, Reid D M. 2002. The effect of salinity and CO₂ enrichment on the growth and anatomy of the second trifoliate leaf of *Phaseolus vulgaris*. Canadian Journal of Botany, 80: 349-359.
- Çavuşoğlu K, Kılıç S, Kabar K. 2007. Effects of pretreatments of some growth regulators on the stomata movements of barley seedlings grown under saline (NaCl) conditions. Plant, Soil and Environment, 53: 524-528.
- Cramer G R, Quarrie S A. 2002. Absciseic acid is correlated with the leaf growth inhibition of four genotypes of maize differing in their response to salinity. Functional Plant Biology, 29 (1): 111-115.
- Curtis P S, Lauchli A. 1987. The effect of moderate salt stress on leaf anatomy in *Hibiscus cannabinus* (Kenaf) and its relation to leaf area. American Journal of Botany, 74 (4): 538-542.
- Demetriou G, Neonaki C, Navakoudis E, Kotzabasis K. 2007. Salt stress impact on the molecular structure and function of the photosynthetic apparatus—the protective role of polyamines. Biochimica et Biophysica Acta (BBA) —Bioenergetics, 1767: 272-280.
- Endo T, Schreiber U, Asada K. 1995. Suppression of quantum yield of photosystem II by hyperosmotic stress in *Chlamydomonas reinhardtii*. Plant and Cell Physiology, 36: 1253-1258.
- Fan P X, Feng J J, Jiang P, Chen X Y, Bao H, Nie L L, Jiang D, Lv S L, Kuang T Y, Li Y X. 2011. Coordination of carbon fixation and

- nitrogen metabolism in *Salicornia europaea* under salinity: comparative proteomic analysis on chloroplast proteins. *Proteomics*, 11: 4346–4367.
- Ferroni L, Baldisserotto C, Pantaleoni L, Billi P, Fasulo M P, Pancaldi S. 2007. High salinity alters chloroplast morphophysiology in a freshwater *Kirchneriella* species (Selenastraceae) from Ethiopian Lake Awasa. *American Journal of Botany*, 94: 1972–1983.
- García-Mauriño S, Monreal J A, Alvarez R, Vidal J, Echevarría C. 2003. Characterization of salt stress-enhanced phosphoenolpyruvate carboxylase kinase activity in leaves of *Sorghum vulgare*: independence from osmotic stress, involvement of ion toxicity and significance of dark phosphorylation. *Planta*, 216 (4): 648–655.
- Giacomelli L, Rudella A, van Wijk K J. 2006. High light response of the thylakoid proteome in *Arabidopsis* wild type and the ascorbate-deficient mutant *vtc2-2*: a comparative proteomics study. *Plant Physiology*, 141: 685–701.
- Gong H M, Tang Y L, Wang J, Wen X G, Zhang L X, Lu C M. 2008. Characterization of photosystem II in salt-stressed cyanobacterial *Spirulina platensis* cells. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Bioenergetics*, 1777: 488–495.
- Hajar A S, Zidan M A, Al-Zahrani H S. 1996. Effect of salinity stress on the germination, growth, and some physiological activities of black cumin (*Nigella sativa* L.). *Arab Gulf Journal of Scientific Research*, 14: 445–454.
- Hamada A M, El-Enany A E. 1994. Effect of NaCl salinity on growth, pigment and mineral element contents, and gas exchange of broad bean and pea plants. *Biologia Plantarum*, 36: 75–81.
- Hernández J A, Olmosa E, Corpas F J, Sevilla F, del Río L A. 1995. Salt-induced oxidative stress in chloroplasts of pea plants. *Plant Science*, 105 (2): 151–167.
- Hetherington A M, Woodward F I. 2003. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 424: 901–908.
- Ioannidis N E, Sfichi-Duke L, Kotzabasis K. 2006. Putrescine stimulates chemiosmotic ATP synthesis. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Bioenergetics*, 1757: 821–828.
- Jeanjean R, Matthijs H C P, Onana B, Havaux M, Joset F. 1993. Exposure of the cyanobacterium *Synechocystis* PCC6803 to salt stress induces concerted changes in respiration and photosynthesis. *Plant and Cell Physiology*, 34: 1073–1079.
- Joset F, Jeanjean R, Hagemann M. 1996. Dynamics of the response of cyanobacteria to salt stress: deciphering the molecular events. *Physiologia Plantarum*, 96: 738–744.
- Kılıç S, Çavuşoğlu K, Kabar K. 2007. Effects of 24-epibrassinolide on salinity stress induced inhibition of seed germination, seedling growth and leaf anatomy of barley. *SDU, Fen Edebiyat Fakültesi Fen Dergisi*, 2: 41–52.
- Kirchhoff H, Haase W, Haferkamp S, Schoot T, Borinski M, Kubitscheck U, Rögner M. 2007. Structural and functional self-organization of photosystem II in grana thylakoids. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Bioenergetics*, 1767: 1180–1188.
- Lakshmi A, Ramanjulu S, Veeranjanyulu K, Sudhakar C. 1996. Effect of NaCl on photosynthesis parameters in two cultivars of mulberry. *Photosynthetica*, 32 (2): 285–289.
- Lu C M, Vonshak A. 1999. Characterization of PS II photochemistry in salt-adapted cells of cyanobacterium *Spirulina platensis*. *New Phytologist*, 141: 231–239.
- Lu C M, Qiu N W, Lu Q T, Wang B S, Kuang T Y. 2002. Does salt stress lead to increased susceptibility of photosystem II to photoinhibition and changes in photosynthetic pigment composition in halophyte *Suaeda salsa* grown outdoors? *Plant Science*, 163: 1063–1068.
- Lu C M, Vonshak A. 2002. Effects of salinity stress on photosystem II function in cyanobacterial *Spirulina platensis* cells. *Physiologia Plantarum*, 114: 405–413.
- Ma H Y, Song L R, Shu Y J, Wang S, Niu J, Wang Z K, Yu T, Gu W H, Ma H. 2012. Comparative proteomic analysis of seedling leaves of different salt tolerant soybean genotypes. *Journal of Proteomics*, 75: 1529–1546.
- Megdiche W, Hessini K, Gharbi F, Jaleel C A, Ksouri R, Abdely C. 2008. Photosynthesis and photosystem 2 efficiency of two salt-adapted halophytic seashore *Cakile maritima* ecotypes. *Photosynthetica*, 46 (3): 410–419.
- Mehta P, Jajoo A, Mathur S, Bharti S. 2010. Chlorophyll α fluorescence study revealing effects of high salt stress on photosystem II in wheat leaves. *Plant Physiology and Biochemistry*, 48: 16–20.
- Meloni D A, Oliva M A, Martinez C A, Cambraia J. 2003. Photosynthesis and activity of superoxide dismutase, peroxidase and glutathione reductase in cotton under salt stress. *Environmental and Experimental Botany*, 49: 69–76.
- Misra A J, Sahu S M, Misra M, Singh P, Meera I, Das N, Kar M, Shau P. 1997. Sodium chloride induced changes in leaf growth, and pigment and protein contents in two rice cultivars. *Biologia Plantarum*, 39 (2): 257–262.
- Mitsuya S, Takeoka Y, Miyake H. 2000. Effects of sodium chloride on foliar ultrastructure of sweet potato (*Ipomoea batatas* L.) plantlets grown under light and dark conditions *in vitro*. *Journal of Plant Physiology*, 157: 661–667.
- Munns R. 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell and Environment*, 25: 239–250.

- Munns R, Tester M. 2008. Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 59: 651–681.
- Pandey D M, Yeo U D. 2008. Stress-induced degradation of D1 protein and its photoprotection by DCPIP in isolated thylakoid membranes of barley leaf. *Biologia Plantarum*, 52 (2): 291–298.
- Parida A K, Das A B, Mitra B. 2003. Effects of NaCl stress on the structure, pigment complex composition, and photosynthetic activity of mangrove *Bruguiera parviflora* chloroplasts. *Photosynthetica*, 41 (2): 191–200.
- Peltier J B, Ytterberg A J, Sun Q, van Wijk K J. 2004. New functions of the thylakoid membrane proteome of *Arabidopsis thaliana* revealed by a simple, fast and versatile fractionation strategy. *Journal of Biological Chemistry*, 279: 49367–49383.
- Qiu N W, Lu Q T, Lu C M. 2003. Photosynthesis, photosystem II efficiency and the xanthophyll cycle in the salt-adapted halophyte *Atriplex centralasiatica*. *New Phytologist*, 159: 479–486.
- Rabhi M, Giuntini D, Castagna A, Remorini D, Baldan B, Smaoui A, Abdelly C, Ranieri A. 2010. *Sesuvium portulacastrum* maintains adequate gas exchange, pigment composition, and thylakoid proteins under moderate and high salinity. *Journal of Plant Physiology*, 167: 1336–1341.
- Rouhier N, Lemaire S D, Jacquot J P. 2008. The role of glutathione in photosynthetic organisms: emerging functions for glutaredoxins and glutathionylation. *Annual Review of Plant Biology*, 59: 143–166.
- Schubert H, Hagemann M. 1990. Salt effects on 77K fluorescence and photosynthesis in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Federation of European Biochemical Societies Microbiol Letters*, 71: 169–172.
- Schubert H, Fulda S, Hagemann M. 1993. Effects of adaptation to different salt concentrations on photosynthesis and pigmentation of the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6083. *Journal of Plant Physiology*, 142: 291–295.
- Shu S, Yuan L Y, Guo S R, Sun J, Liu C J. 2012. Effects of exogenous spermidine on photosynthesis, xanthophyll cycle and endogenous polyamines in cucumber seedlings exposed to salinity. *African Journal of Biotechnology*, 11 (22): 6064–6074.
- Sudhir P R, Murthy S D S. 2004. Effects of salt stress on basic processes of photosynthesis. *Photosynthetica*, 42 (4): 481–486.
- Sudhir P R, Pogoryelov D, Kovács L, Garab G, Murthy S D S. 2005. The effects of salt stress on photosynthetic electron transport and thylakoid membrane proteins in the cyanobacterium *Spirulina platensis*. *Journal of Biochemistry and Molecular Biology*, 38 (4): 481–485.
- Suzuki T, Tada O, Makimura M, Tohri A, Ohta H, Yamamoto Y, Enami I. 2004. Isolation and characterization of oxygen-evolving photosystem II complexes retaining the PsbO, P and Q proteins from *Euglena gracilis*. *Plant and Cell Physiology*, 45: 1168–1175.
- Taiz L, Zeiger E. 2009. *Plant physiology*. 4th ed. Sunderland (MA): Sinauer Associates, Inc: 99–117.
- Yamane K, Kawasaki M, Taniguchi M, Miyake H. 2003. Differential effect of NaCl and polyethylene glycol on the ultrastructure of chloroplasts in rice seedlings. *Journal of Physiology*, 160: 573–575.
- Yang X H, Lu C M. 2005. Photosynthesis is improved by exogenous glycinebetaine in salt-stressed maize plants. *Physiologia Plantarum*, 124: 343–352.
- Zhang R H, Li J, Guo S R, Tezuka T. 2009. Effects of exogenous putrescine on gas-exchange characteristics and chlorophyll fluorescence of NaCl-stressed cucumber seedlings. *Photosynthesis Research*, 100 (3): 155–162.
- Ziska L H, Seemann J R, DeJong T M. 1990. Salinity induced limitations on photosynthesis in *Prunus salicina*, a deciduous tree species. *Plant Physiology*, 93 (3): 864–870.