

胁迫环境对植物光合作用的影响

林琨, 张鼎华 (福建师范大学, 福建福州 350108)

摘要 植物的光合作用是植物生理生态上最为重要的一个机制。本文简述了植物光合作用的概念, 并且通过不同胁迫条件下测定光合作用中的各项数据, 来验证胁迫环境对植物光合作用的影响。不同研究证明, 胁迫环境确实对植物的光合作用有着不同的影响, 主要为气孔因素或细胞内部调控机制受损。

关键词 植物; 胁迫环境; 光合作用

中图分类号 S184 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2014)31-10839-02

Influence of Environmental Stress on Photosynthesis

LIN Kun, ZHANG Ding-hua (Fujian Normal University, Fuzhou, Fujian 350108)

Abstract Photosynthesis of plants is one of the most important mechanisms of plant physiology and ecology. The concept of plant photosynthesis was introduced, and data in photosynthesis under different stress conditions were measured, so as to verify the impact of environmental stress on plant photosynthesis. Different experiments show that environmental stress really has different impacts on plant photosynthesis, mainly are stomata factors or cell internal control mechanism damaged.

Key words Plant; Environmental stress; Photosynthesis

光合作用(Photosynthesis)是绿色自养植物合成有机物、维持其生命的重要途径。光合作用即光能合成作用, 是植物、藻类和某些细菌在可见光的照射下经过光反应和暗反应, 利用光合色素, 将二氧化碳(或硫化氢)和水转化为有机物, 并释放出氧气(或氢气)的生化过程。光合作用是一系列复杂的代谢反应的总和, 是生物界赖以生存的基础, 也是地球碳氧循环的重要媒介。在地球上, 绿色植物对所有生命活动起关键作用。这主要体现在: 人和绝大多数动物的生命活动都依赖于氧气; 绿色植物自身还是食物的第一级来源, 通过食物网的传递为异养生物提供能量^[1]。

对植物产生伤害的环境称为逆境, 又称为胁迫。胁迫作用即逆境对植物的作用。胁迫因素包括非生物因素和生物因素。胁迫(Stress)原本用于逆境生理学的研究中, 是生物所处的不利环境的总称。对生态学中“胁迫”概念, 学者们有着不同的理解。Odum等^[2]认为, 胁迫是生态系统正常状态的偏移或改变。Barrett等^[3]将胁迫视为与“反应(Response)”意义相关的概念。Knight等^[4]把胁迫定义为作用于生态系统且使系统产生相应反应的刺激。广义的胁迫可概括为引起生态系统发生变化、产生反应或功能失调的作用因子。笔者试图通过归纳总结不同非生物胁迫因素(干旱、高温、盐离子、金属离子)对植物生理作用、耐性的研究, 为胁迫环境对植物光合作用的影响做一综述性评价。

1 干旱胁迫下的植物叶片光合作用

植物叶片是光合作用的主要器官。光合作用是植物生长的基础。干旱胁迫会导致叶片气孔关闭, 严重时损伤叶肉细胞, 降低光合酶的活性, 使得植物的光合速率降低^[5]。干旱胁迫对植物光合作用的影响主要体现在净光合速率(Pn)的变化上, 其中Pn曲线一般分为2种, 一种呈单峰曲线, 另一种呈双峰曲线。在晴朗天气, 对喜光植物而言, Pn值一般

从清晨开始逐步增加, 在中午达到最高值, 然后逐渐减小, 直到夜幕降临, 这种为单峰曲线。而对于喜阴植物, 在晴天或有强烈太阳辐射的地区, 中午经常出现Pn值的回落, 而在午后出现再一次的高峰, 呈双峰型曲线。这一现象也被称为光合“午休”现象。光合“午休”的机理是由于温度过高, 气孔暂时关闭, 导致植物叶片中CO₂浓度降低, 光合作用效率减弱。

植物所需要的水分绝大部分来自于土壤, 土壤水分不足便能造成干旱胁迫。当叶片的水势降低时, 净光合速率Pn值并没有马上降低, 而是在叶片水势降低到一定程度之后, Pn值开始迅速降低。马富举等^[6]在干旱胁迫条件下, 对小麦幼苗生长过程中叶片光合速率呈抑制作用, 其中耐旱型小麦对干旱胁迫耐受性更强, 通过降低蒸腾速率, 减少水分散失前提下维持相对较高的光合速率, 说明植物对干旱胁迫具有长期的适应性, 能够在干旱胁迫条件下通过保持较高的根系吸水能力, 保持较高的光合速率。王东清等^[7]对红麻和罗布麻在西北自然干旱条件下测其净光合速率值, 其中2种植物都有光合“午休”现象, 其气孔导度Gs也因干旱胁迫而逐级下降。李昌禹等^[8]对刺五加的研究表明, 随着水分的缺失, 刺五加的光合作用几乎为0, 且光量子产量低下, 通气量只有正常情况的1/10。因此, 由于干旱, 叶片气孔已被迫关闭, 而较低的叶片水汽压是植株维持生活的最基本条件, 已不能满足供给光合作用。

2 高温胁迫下的植物光合作用

一般而言, 植物对光能的吸收和利用存在着一种平衡。环境胁迫往往会打破这种平衡。短时失衡会导致植物下调光化学效率, 长时间失衡可能导致植物光合器官(如光系统II等)产生不可逆损伤。高温会削弱植物叶片对光能的有效利用。当植物吸收的光能超过光合利用和光保护能力后, 会产生大量活性氧, 最终导致对植物的伤害。也就是说, 高温胁迫导致的光合作用抑制与类囊体膜上光合电子传递功能削弱有重要关系, 特别是与光系统II(PSII)关系密切。目前, 高

温胁迫下的研究主要都是针对光合作用的 P_n 值、气孔导度 (G_s)、蒸腾速率 (Tr)、胞间 CO_2 浓度 (C_i)。罗海波等^[9] 研究表明,40 °C 高温胁迫导致‘赤霞珠’葡萄叶片的 P_n 值显著下降,不过在常温下 1 d 就能够恢复。 P_n 值下降不是气孔因子导致的结果,主要与 PSII 供体侧和反应中心活性以及激发能的分配有关; P_n 值恢复上升,与上述因子都有关系。

在高温胁迫下,有些植物中的抗氧化系统重要的酶,如超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)的活性明显增强,是反映植物耐热性的重要指标。植物体内很多的酶类确实成为高温胁迫下植物对光合作用的最直接反映。莫亿伟^[10] 研究表明,高温胁迫下苜蓿光系统II 活性降低较大,明显降低苜蓿叶绿体 ATP 合酶活性,降低叶片 ATP 含量、叶绿体 ATP 含量。而低温胁迫下柱花草光系统II 活性降低幅度更大。

人们往往认为,夏季高温影响植物光合作用都是由蒸腾作用过强导致气孔关闭造成的。张富存等^[11] 通过番茄对高温的反映,测定 P_n 、 G_s 、 Tr 、 C_i 、最大光合速率、光能初始利用效率等,发现它们依次降低。在番茄叶片 P_n 下降的同时,伴随有 G_s 和 C_i 不同程度的降低及气孔限制值(L_s)的增加。根据判断叶片光合速率降低原因的判据可知,番茄叶片的 P_n 下降可能是由气孔限制因素引起的。而赵玉国等^[12] 研究表明,在供水充足的情况下,通过增加 G_s 而提高 Tr 来降低叶温是植物的一种保护反应。这说明夏季短期高温造成水稻叶片光合作用的降低是由非气孔限制因素引起的。这 2 种结果与金松恒等^[13] 研究结果相符。引起 P_n 下降的原因主要分为气孔因素和非气孔因素两大类。只有 G_s 与 C_i 以相同的方式变化时,才能确定光合变化是气孔限制造成的。

3 盐离子对植物光合作用的影响

在全球盐渍土地越来越严重的影响下,我国盐碱地总面积不断增长,目前有 $2 \times 10^7 \sim 7 \times 10^7$ hm^2 , 占全球总耕地面积的 1/4, 主要分布在西北、华北、东北和海冰地区在内的 17 个省份,还有 1/10 的耕地处在次生盐碱地状态。土壤盐碱化危害大多数植物的生长发育尤其对耐盐性较低的植物危害更大,导致生物多样性降低。生物量变化是植物对胁迫的综合反应,也是评估胁迫程度和植物抗逆能力的最可靠指标。相关研究表明,在盐渍环境条件下植物生长受到抑制,且 NaCl 浓度越高受抑现象越明显。

一般认为,盐胁迫下导致光合速率降低的原因主要归纳为两类:一类为气孔因素,另一类为非气孔因素,即内部的调控机制,如 1,5-二磷酸核酮糖羧化氧化酶(Rubisco)、1,6-二磷酸果糖酶合成酶(FBPase)的活性以及光系统反应中心电子流的状态等均影响光合能力。洪立洲等^[14] 研究表明,低浓度盐分可促进单叶净光合速率 P_n 增加,而随着 NaCl 浓度的继续增加,叶片 P_n 显著下降。当光合速率下降时,胞间 CO_2 含量降低,而气孔阻力提高,说明光合速率的降低主要是通过气孔限制所致,否则由非气孔限制引起。

低浓度盐处理并没有引起光化学猝灭和开放 PSII 反应中心激发能捕获效率(F'_v/F'_m)的下降;低浓度 NaCl 胁迫

下 P_n 值的下降主要是气孔因素引起的;而高浓度的下降是由气孔因素和非气孔因素共同作用的结果,即除降低气孔因子外,还通过降低 F'_v/F'_m 和光化学猝灭,降低电子传递速率和 P_n 值^[15]。夏尚光^[16] 研究表明,随着 NaCl 胁迫时间的增加,各幼苗的 P_n 值、 G_s 、 C_i 、 Tr 显著下降。而胁迫初、中期是气孔限制的结果。后期为非气孔限制和气孔限制的共同作用结果。这与孙璐等^[17] 的研究结果相似。

而吕金海等^[18] 研究表明,当 NaCl 浓度大于一定程度时,湖南怀化产湘白鱼腥草的 P_n 值、 Tr 、 G_s 、 C_i 均有上升趋势,说明它能进行自身调节光合作用,从而提高其对盐胁迫的适应性。不仅如此,王艳杰等^[19] 在 2 个葡萄品种试验中从 2 个方面证明了盐胁迫对葡萄光合效率的增强。结合气孔导度值来看,2 种葡萄在光合有效辐射达到饱和点之后气孔导度值仍然升高,表明这种葡萄受到盐胁迫后净光合速率的降低不是由于气孔的关闭引起 CO_2 供应不足造成的而是受强光下光抑制的加强等非气孔限制因素的影响,包括叶肉阻力增大羧化酶活性和 RuBP 再生速率降低等。综合来看,盐胁迫不仅没有降低 2 个葡萄品种的光合潜力,而是增强器光合能力。这有利于干物质积累,为较高物质产量的形成奠定良好的基础。

4 金属离子对植物光合作用的影响

近年来,随着工农业生产的迅速发展,农田土壤中重金属污染日益严重,我国受重金属污染的耕地面积近 2 000 万 hm^2 。重金属污染会对农作物产生毒害作用,如抑制植物光合作用和蒸腾作用、干扰植物的代谢过程、加速植物衰老、影响农作物产量和品质,而且通过食物链进入人体,从而引发多种疾病。因此,如何处理土壤中的重金属元素超标以及如何培育筛选抗金属离子胁迫的物种成为现在农业上非常重要的问题。当植物体受到金属离子胁迫时,光合作用一般会受到抑制,叶绿体受到破坏,有些还会抑制光合酶的活性和叶绿素的合成,光合效率降低,叶绿素总量和光合作用都呈下降趋势。陈良等^[20] 研究表明,在镉 Cd 胁迫下,2 种菊芋幼苗的 P_n 值、 G_s 、 Tr 均明显下降, C_i 比较稳定,能通过增加叶片中的 Car 的含量来缓解 Cd 的抑制作用。

只有当气孔导度与细胞间隙 CO_2 浓度以相同的方向变化时,才能确定光合的下降是由气孔限制造成的。姚广等^[21] 根据这一判据断定 Pb 胁迫是通过叶肉因素限制光合作用的。Pb 胁迫通过抑制 Rubisco 活性限制了光合作用,导致激发能增加;Pb 胁迫通过抑制叶绿体中活性氧清除关键酶的活性以及增加活性氧的产生导致 PSI 的活性下降,进而加剧对 PSII 的供体侧和受体侧的伤害,最终造成对整个光合机构的伤害,严重抑制玉米生长。

在光合作用中, F_v/F_m 的值常被用来指示环境对植物的胁迫。光合作用光反应对镉胁迫更加敏感,低浓度胁迫会导致相关指标(F_v/F_m 、 F'_v/F'_m)的下降,而净光合速率在低浓度、中浓度胁迫下表现为明显升高。这可能是由于光反应的产物处于过剩状态,因此光反应效率下调在一定程度上不会

(下转第 10887 页)

第 3。

不同烤烟品种对不同生态区域有不同的适应性,烤烟品种云烟 87 在白河烟区的适应性较好,当然,生态条件的变化对烤烟品种的综合表现也有较大影响。

参考文献

- [1] 王宇超,朱列书,胡日生,等.新引烤烟品种适应性研究[J].作物研究,2009,23(4):261-264.
- [2] 谈文,蒋世军.烟草病理学教程[M].北京:中国农业出版社,1995:117-147.
- [3] 史万华,李栋烈,朱家明,等.烤烟新品种引种试验初报[J].中国烟草科学,2003,24(2):28-30.
- [4] 罗华元,杨应明,徐兴阳,等.津巴布韦烤烟品种引种比较试验研究初报[J].昆明学院学报,2009,31(3):28-30.
- [5] 常寿荣,吴涛,罗华元,等.烤烟品种、部位及生态环境对烟叶致香物质的影响[J].云南农业大学学报,2010,25(1):58-62.

(上接第 10840 页)

抑制 CO₂ 的固定净光合速率的升高是幼苗生长促进的重要因素,在高浓度下对光合作用的抑制使得生长近乎停止^[22]。邓培雁等^[23] 研究中,镉可能会造成宝山堇菜光系统 II 叶绿素结构破坏或抑制其电子传递。这是因为光系统 II 中会结合一定量的锌,过量的镉会替代水在光分解过程中的锌位点,从而抑制氧气的合成和电子传递。而蜈蚣草对砷超量吸收且有效向地上部分转移,但 F_v/F_m 显著下降反映蜈蚣草光合作用受到明显的砷胁迫。P_m、I_k 的下降反映蜈蚣草光耐受能力和电子传递能力在砷胁迫下逐渐减弱^[24]。

铁是植物生长所必需的微量元素之一,参与光合作用及其他生理代谢活动。但是,铁元素的胁迫也会对植物光合作用及其各生理作用造成影响。王运强等^[25] 研究结果表明,低铁和高铁胁迫都会使 PSII 最大光化学效率、潜在光化学效率、光合电子传递速率、光化学猝灭系数逐步降低,导致初始荧光上升。PSII 最大光化学效率的降低说明此时叶片受到严重的光抑制。

5 小结

在失去短期胁迫的条件下,大部分植株都可以逐步恢复光合作用效率,气孔导度恢复正常,胞间 CO₂ 浓度回升,光合作用重要酶活性逐步上升,使得光合产物在叶片中不再累积,不会对光合作用产生反馈抑制作用。同时,当水分过多时,由于土壤的通气状况不良,根系活力降低,也会影响光合作用。而在长期的环境胁迫下,可能导致植物光合器官(如光系统 II 等)产生不可逆损伤。一般认为,环境胁迫下导致光合速率降低的原因主要归纳为两类:一类为气孔因素,另一类为非气孔因素。只有 G_s 与 C_i 以相同的方式变化时,才能确定光合的变化是由气孔限制造成的。若 C_i 和 G_s 变化相异,则为非气孔因素,即细胞内部的调控机制受损。

找出胁迫因素对植物光合作用造成的危害,能够有效预防、治理尚未受到胁迫的植物体或已受到各因素胁迫的植物体,提高植物体有效干物质积累,使胁迫因素对植物体的生长代谢产生较小的影响,同时对培育抗胁迫因素强的新种、提高农作物产量以及维持自然界的生态多样性都有着积极而又深远的意义。

- [6] 杨铁钊.烟草育种学[M].北京:中国农业出版社,2003:67-72.
- [7] 腾凯,杨柳,谭济才,等.湖南湘西特色烟叶品种筛选研究[J].中国农学通报,2012,28(28):119-123.
- [8] 吴华,张文健,柳中华,等.余庆烟区特色优质烟叶品种的筛选[J].作物研究,2012,26(7):33-37.
- [9] 王怀珠,李洪勋,田景天.5 各个烤烟品种在贵州地区的区域适应性试验[J].江苏农业科学,2011(1):111-112.
- [10] 卢秀萍.灰色关联度分析和 DTOPSIS 法对烤烟新品种评价效果比较[J].西南农业学报,2006,19(6):1014-1018.
- [11] 史跃伟,王轶,任学良.运用 DTOPSIS 法综合评价烤烟新品系[J].贵州农业科学,2009,37(1):51-53.
- [12] 孙焕,李雪君,马浩波,等.用 DTOPSIS 法综合评价烤烟区试品种[J].西南农业学报,2012,25(4):1197-1200.
- [13] 周勇,周冀衡,邓小华,等. DTOPSIS 法在综合评价烤烟品种上的应用[J].中国烟草科学,2012,33(2):38-41.
- [14] 卢秀萍. DTOPSIS 法综合评价烤烟新品种的初步研究[C]//中国烟草学会 2006 年学术年会论文集.广州:中国烟草学会,2007.

参考文献

- [1] 曹彤彤,赵丹,王桂凤.水分胁迫对树木光合作用的影响研究综述[J].当代生态农业,2012(1):112-114.
- [2] ODUM E P. FINN J T. Perturbation theory and the subsidy-stress gradient[J]. Bio Science, 1979, 29:349-352.
- [3] BARRETT G W. VAN DYNE G M. ODUM E P. Stress ecology[J]. Bio Science, 1976, 26:192-194.
- [4] KNIGHT R L. SWANEY D P. In defense of ecosystems[J]. Am Nat, 1981, 117:991-992.
- [5] CHAVES M M. FLEXAS J, PINHEIRO C. Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell[J]. Annals of Botany, 2009, 103:551-560.
- [6] 马富举,李丹丹,蔡剑,等.干旱胁迫对小麦幼苗根系生长和叶片光合作用的影响[J].应用生态学报,2012,23(3):724-730.
- [7] 王东清,李国旗,王磊.干旱胁迫对红麻和大麻织罗布麻水分生理及光合作用特征研究[J].西北植物学报,2012,32(6):1198-1205.
- [8] 李昌禹,王振兴,艾军,等.水分胁迫对田间栽培刺五加光合作用的影响[J].特产研究,2011(3):27-29.
- [9] 罗海波,马琴,段伟,等.高温胁迫对‘赤霞珠’葡萄光合作用的影响[J].中国农业科学,2010,43(13):2744-2750.
- [10] 莫亿伟.温度胁迫对苜蓿和柱花草光合作用及 N 还原的影响[J].草地学报,2008,16(1):100-102.
- [11] 张富存,张波,王琴,等.高温胁迫对设施番茄光合作用特性的影响[J].中国农学通报,2011,27(28):211-216.
- [12] 赵玉国,王新忠,吴沿友,等.高温胁迫对拔节期水稻光合作用和蒸腾速率的影响[J].贵州农业科学,2012,40(1):41-43.
- [13] 金松恒,李雪芹,王俊刚.高温胁迫对无柄小叶榕光合作用的影响[J].中国农学通报,2009,25(3):83-87.
- [14] 洪立洲,王茂文,丁海荣,等. NaCl 胁迫对马齿苋光合作用及叶绿素荧光特性的影响[J].西北植物学报,2011,31(12):2516-2521.
- [15] 林霞,郑坚,陈秋夏,等. NaCl 胁迫对无柄小叶榕光合作用和抗氧化酶活性的影响[J].北京林业大学学报,2011,33(4):70-74.
- [16] 夏尚光. NaCl 胁迫对 5 个树种幼苗光合作用特性的影响[J].安徽林业科技,2011,37(1):23-28.
- [17] 孙璐,周宇飞,李丰先,等.盐胁迫对高粱幼苗光合作用和荧光特性的影响[J].中国农业科学,2012,45(16):3265-3272.
- [18] 吕金海,舒孝顺,刘鹏,等. NaCl 胁迫对鱼腥草光合作用的影响[J].北方园艺,2012(5):176-178.
- [19] 王艳杰,薛达元,彭羽.盐胁迫对两个葡萄品种光合作用光响应特性的影响[J].北方园艺,2011(16):30-36.
- [20] 陈良,隆小华,郑晓涛.镉胁迫下两种菊芋幼苗的光合作用特征及镉吸收转运差异的研究[J].草业学报,2011,20(6):60-67.
- [21] 姚广,高辉远,王未未,等.铅胁迫对玉米幼苗叶片光系统功能及光合作用的影响[J].生态学报,2009,29(3):1162-1169.
- [22] 黄辉,李升,郭娇丽.镉胁迫对玉米幼苗抗氧化系统及光合作用的影响[J].农业环境科学学报,2010,29(2):211-215.
- [23] 邓培雁,刘威,韩博平.宝山堇菜(Viola baoshanensis) 镉胁迫下的光合作用[J].生态学报,2007,27(5):1858-1862.
- [24] 邓培雁,刘威,韩志国.砷胁迫下蜈蚣草光合作用的变化[J].生态环境,2007,16(3):775-778.
- [25] 王运强,戴照义,郭凤领,等.铁胁迫对甜瓜幼苗光合作用及生理特性的影响[J].长江蔬菜,2010(24):43-45.