

2,4-表油菜素内酯对盐胁迫下黄瓜 幼苗叶片光合特性的影响

张帅磊, 罗石磊, 张文渊, 李嘉琪, 张国斌*

(甘肃农业大学 园艺学院, 兰州 730070)

摘 要:以黄瓜品种‘新春4号’为试验材料,研究了在中度盐胁迫(50 mmol/L NaCl)条件下,外源喷施 0.01 mg/L 2,4-表油菜素内酯(EBL)和 24 μ mol/L 油菜素内酯抑制剂(BZR)处理对盐胁迫下黄瓜幼苗叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(OJIP)及相关荧光参数的影响,探讨 EBL 缓解黄瓜幼苗中度盐胁迫伤害的光合生理机制。结果表明:(1)盐胁迫导致黄瓜幼苗叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)下降,胞间 CO_2 浓度(C_i)增加,初始荧光(F_o)、最大荧光(F_m)下降,OJIP 曲线中 J 点、I 点显著增加,降低了黄瓜幼苗叶片光合性能,且对 PS II 受体侧的伤害大于供体侧,表现为 PS II 反应中心损伤,光合电子从 Q_A 向 Q_B 的传递效率降低,电子传递受阻。(2)在 50 mmol/L NaCl 处理下,外源喷施 0.01 mg/L EBL 可显著提升 NaCl 胁迫下黄瓜幼苗叶片 P_n 、 G_s 、 T_r 、光合性能(PI_{ABS}),降低 C_i ,显著增加单位面积内吸收(ABS/CS_m)、捕获(TR_o/CS_m)、用于电子传递(ET_o/CS_m)的光能以及有活性反应中心的数目(RC/CS_m)。(3)与 NaCl+EBL 处理相比,NaCl+EBL+BZR 处理后黄瓜幼苗叶片光合性能进一步降低,证明 EBL 对黄瓜幼苗盐胁迫引起的 PS II 伤害有缓解作用。研究发现,外源喷施适量 2,4-表油菜素内酯能有效缓解黄瓜幼苗叶片在盐胁迫条件下受到的光合电子传递链中(PS II)受体侧的伤害,增加电子从 Q_A 向 Q_B 传递的效率,从而显著改善盐胁迫下黄瓜幼苗叶片的光合性能。

关键词:黄瓜;盐胁迫;2,4-表油菜素内酯;叶绿素荧光动力学曲线;光系统 II (PS II)

中图分类号: Q945.78

文献标志码: A

Effects of 2,4-epibrassinolide on Photosynthetic Characteristics of Cucumber Seedlings under Salt Stress

ZHANG Shuailei, LUO Shilei, ZHANG Wenyuan, LI Jiaqi, ZHANG Guobin*

(College of Horticulture, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China)

Abstract: Taking cucumber cultivar ‘Xinchun 4’ as experimental material, we studied the effects of exogenous spraying 0.01 mg/L exogenous 2,4-epibrassinolide (EBL) and 24 μ mol/L brassinolide inhibitor (BZR) on the rapid chlorophyll fluorescence induction kinetics curve (OJIP) and related fluorescence parameters of cucumber seedlings under moderate salt stress (50 mmol/L NaCl), and discussed the photosynthetic physiological mechanism of EBL alleviating the damage of cucumber seedlings under moderate salt stress. The results showed that: (1) salt stress led to the decrease of net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s) and transpiration rate (T_r), the increase of intercellular CO_2 concentration

收稿日期: 2021-08-25; 修改稿收到日期: 2022-01-06

基金项目: 甘肃省教育厅产业支撑计划项目(2021CYZC-45); 甘肃省干旱生境作物学重点实验室主任基金(GHSJ-2020-Z3); 国家现代农业产业技术体系专项资金项目(CARS-23-C-07)

作者简介: 张帅磊(1997—), 男, 硕士, 研究方向为蔬菜水肥管理与品质调控。E-mail: 1615651282@qq.com

* 通信作者: 张国斌, 男, 副教授, 硕士导师, 主要从事蔬菜水肥管理与品质调控研究。E-mail: zhanggb@gsau.edu.cn

(C_i), the decrease of initial fluorescence (F_o) and maximum fluorescence (F_m), and the increase of J point and I point in the OJIP curve, which reduced the photosynthetic performance of cucumber seedlings, and the damage to PS II receptor side was greater than that on the donor side, showing the damage of PS II reaction center. The transfer efficiency of photosynthetic electron from Q_A to Q_B decreased, and the electron transfer was blocked. (2) Under 50 mmol/L NaCl treatment, exogenous spraying of 0.01 mg/L EBL could significantly improve P_n , G_s , T_r , and photosynthetic performance (PI_{ABS}) of cucumber seedlings, reduce C_i , and significantly increase the absorption per unit area (ABS/CS_m), capture (TR_o/CS_m), light energy for electron transport (ET_o/CS_m), and the number of active reaction centers (RC/CS_m). (3) Compared with NaCl + EBL treatment, the photosynthetic performance of cucumber seedlings after NaCl + EBL + BZR treatment was further reduced, indicating that EBL could alleviate PS II damage caused by salt stress in cucumber seedlings. It was found that exogenous spraying of appropriate amount of 2,4-epibrassinolide could effectively alleviate the damage of (PS II) receptor side of photosynthetic electron transport chain on cucumber seedling leaves, increase the efficiency of electron transfer from Q_A to Q_B , and thus significantly improve the photosynthetic performance of cucumber seedling leaves under salt stress.

Key words: cucumber; salt stress; 2,4-epibrassinolide; chlorophyll fluorescence kinetics curve; photosystem II (PS II)

土壤盐分是世界范围内农业生产中主要的非生物胁迫^[1]。据统计,世界上可耕地土壤约有 1/3 的面积发生盐渍化,严重影响着农业的可持续发展^[2]。中国目前盐渍化土壤面积已超过 3 600 万 hm^2 , 占全国可利用面积 5% 左右^[3]。

黄瓜(*Cucumis sativus* L.)是中国主要蔬菜作物之一,并对盐胁迫十分敏感^[4]。高浓度盐胁迫会致使黄瓜叶片叶绿体变形,基质类囊体片层结构部分损伤,抑制光合电子传递链并影响气孔开闭,降低光合效率,进而影响植株生长发育^[3, 5-7]。严蓓等^[8]研究表明,NaCl 胁迫会导致黄瓜叶片光系统 II (PS II) 遭到损伤,降低 PS II 光化学效率;王中玉等^[9]研究发现,NaCl 胁迫会降低西瓜幼苗叶片 PS II 的电子传递能力。

2,4-表油菜素内酯(EBL)是植物生长过程中不可或缺的第六大类激素^[10-11]。前人研究表明,EBL 具有提高植物光合效率、促进光合作用、调节细胞生理环境、促进正常生理生化代谢从而提高植物抗逆性的作用^[12-14]。外源喷施 EBL 可以提高盐胁迫条件下番茄叶片暗适应后的最大荧光强度(F_m),显著增加番茄叶片原初光能转化效率(F_v/F_m)^[15];同时,外源喷施 EBL 可以提高盐胁迫下刺槐幼苗叶片电子传递量子效率(Φ_{PSII}),减轻 NaCl 胁迫对苜蓿幼苗 PS II 反应中心的破坏程度,促进 Q_A 氧化,提高 PS II 的传递效率^[16]。

叶绿素荧光技术具有高灵敏度、非破坏性和可靠性,可快速测量光合效率,特别是 PS II,其可表明植物在逆境条件下光合器官的受损程度^[17-19]。目前,关于 EBL 调控黄瓜光合性能的研究主要集中在

叶片气体交换参数方面,EBL 在正常环境和盐胁迫环境下均可提高黄瓜幼苗的净光合速率,增强幼苗光合能力,而 EBL 对盐胁迫条件下黄瓜叶绿素荧光参数影响的研究则鲜见报道。本试验以黄瓜为试验材料,研究了外源 2,4-表油菜素内酯(EBL)对中度盐胁迫条件下黄瓜幼苗叶片 PS II 的影响,探讨 EBL 缓解中度盐胁迫黄瓜幼苗的光合生理机制,为油菜素内酯在黄瓜盐胁迫下的抗逆研究提供依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

试验在甘肃农业大学园艺学院进行,选用的黄瓜品种为‘新春 4 号’,种子由山东省新泰市科润种业有限公司生产。2,4-表油菜素内酯(brassinolide, $C_{28}H_{48}O_6$, EBL)由北京索莱宝科技有限公司生产。2,4-油菜素内酯生物合成抑制剂芸苔素啉(brassinazole, $C_{18}H_{18}ClN_3O$, BZR)由上海源叶生物科技有限公司生产。

1.2 试验处理

黄瓜于 2021 年 7 月 6 日进行浸种催芽,7 月 12 日移栽于容积为 1.5 L 的水培栽培盆中,每盆 4 株,放置于人工气候箱,昼/夜温度设置为 28 $^{\circ}C$ /18 $^{\circ}C$,光照强度设置为 20 000 Lux,待第一片真叶展平后调整为 30 000 Lux;使用的营养液为改良霍格兰德营养液。待苗龄 20 d 时(两叶一心),挑选生长一致的黄瓜苗,每盆保留 3 株,进行处理,每个处理 3 次重复。试验采用随机区组排列,依照前期预备试验结果,共设置如下 5 个处理:1)CK,营养液+叶面喷蒸馏水;2)NaCl,营养液+50 mmol/L NaCl + 叶面

表 1 文中所用参数计算公式及含义

Table 1 Calculation formula and meaning of parameters used in the text

参数和公式 Parameter and formula	参数含义 Explanation of the parameters
F_o	暗适应后的最小荧光强度 Minimal recorded fluorescence intensity
F_K	K 点处(0.3 ms)的荧光强度 Fluorescence intensity at K point (0.3 ms)
F_J	J 点处(2 ms)的荧光强度 Fluorescence intensity at J point (2 ms)
F_I	I 点处(30 ms 的荧光强度)Fluorescence intensity at I point (30 ms)
F_m	暗适应后的最大荧光强度 Maximal recorded fluorescence intensity
$M_o=(F_{300\mu s}-F_o)/(F_m-F_o)$	OJIP 荧光诱导曲线的初始斜率 Approximated initial slope of the fluorescence transient
$\varphi_{Po}=F_v/F_m=(F_m-F_o)/F_m$	原初光能转化效率 Efficiency of primary conversion of light energy
$V_t=(F_t-F_o)/(F_m-F_o)$	O-P 段标准化 O-P section standardization
$\Delta V_t=V_{t处理}-V_{t对照}$	
$dV/dt_o=(F_K-F_o)/(F_m-F_o)$	Q_A 还原速率 Reduction rate of Q_A
PI_{ABS}	以吸收光能为基础的性能指数 Performance index on absorption basis
ϕ_o	光合电子传递到 Q_A 以下的效率 The excitation efficiency of electron transport beyond Q_A
ϕ_{Eo}	天线吸收的光能用于电子传递的效率 The quantum yield of electron transport
$V_i=(F_i-F_o)/(F_m-F_o)$	I 点相对可变荧光强度 Relative variable fluorescence at I step
$V_j=(F_j-F_o)/(F_m-F_o)$	J 点相对可变荧光强度 Relative variable fluorescence at J step
$ABS/CS_m \approx F_m$	单位面积吸收的光能 Light energy absorbed per unit area
$RC/CS_m=\varphi_{Po} \cdot (V_j/M_o) \cdot (ABS/CS_m)$	单位面积内有活性反应中心的数目 Number of active reaction centers per unit area
$TR_o/CS_m=\varphi_{Po} \cdot (ABS/CS_m)$	单位面积捕获的光能 Light energy captured per unit area
$ET_o/CS_m=\phi_{Eo} \cdot (ABS/CS_m)$	单位面积内用于电子传递的光能 Light energy per unit area for electron transport
$DI_o/CS_m=(ABS/CS)-(TR_o/CS)$	单位面积热耗散 Thermal dissipation per unit area
$ABS/RC=M_o \cdot (1/V_j) \cdot (1/\varphi_{Po})$	单位反应中心吸收的光能 Light energy absorbed by unit reaction center
$TR_o/RC=M_o \cdot (1-V_j)$	单位反应中心捕获的用于还原 Q_A 的能量 Energy captured by unit reaction center for Q_A reduction
$ET_o/RC=M_o \cdot (1/V_j) \cdot \phi_o$	单位反应中心捕获的用于电子传递的能量 Energy captured by unit reaction center for electron transfer
$DI_o/RC=(ABS/RC)-(TR_o/RC)$	单位反应中心耗散掉的能量 Energy dissipated by unit reaction center

喷蒸馏水；3)EBL,营养液+50 mmol/L NaCl + 叶面喷 0.01 mg/L EBL；4) BZR, 营养液 + 50 mmol/L NaCl + 叶面喷 24 μ mol/L BZR,抑制黄瓜植株内部 EBL 合成；5)EBL+BZR,营养液+50 mmol/L NaCl + 叶面喷 0.01 mg/L EBL+叶面喷 24 μ mol/L BZR,在抑制黄瓜植株内部 EBL 合成的基础上外源喷施 EBL,观察 EBL 对盐胁迫黄瓜幼苗的影响。各处理均在盐胁迫当天晚上,气候箱光照关闭后同一时间进行外源物质喷洒处理,以所有叶片正反面均湿润凝结水珠而水滴落为准,每隔 24 h 处理 1 次,共处理 7 次。

1.3 叶绿素荧光参数测定

处理 7 d 后,选取黄瓜幼苗最大功能叶片,使用 Handy PEA(Hansatech Instruments Ltd.) 仪测定叶片 OJIP 曲线,使用 CIRAS-2(UK)便携式光合仪测定黄瓜叶片的气体交换参数,每个处理至少测量

5 次。测定前叶片充分暗适应 30 min,使用 3 000 μ mol $\cdot$ m⁻² $\cdot$ s⁻¹ 红光诱导,测定时间为 2 s。JIP-test 参数计算方法参照李鹏民^[20]、Strasser R J 等^[21]的方法,具体参数如表 1 所示。

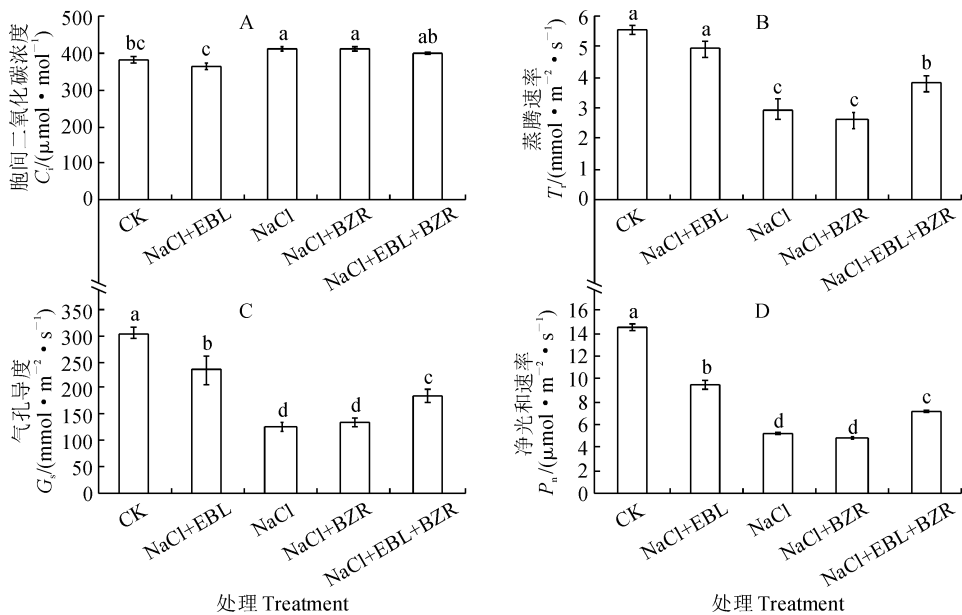
1.4 数据统计分析

使用 Excel 2019 进行数据的统计与整理;利用 SPSS 25 进行数据单因素方差分析($P < 0.05$),用 Duncan’s 进行多重比较;使用 Origin 2018 绘图。

2 结果与分析

2.1 外源喷施 EBL 对黄瓜幼苗叶片气体交换参数的影响

图 1,A~D 表明,外源喷施 EBL 均显著增加了盐胁迫环境下黄瓜幼苗叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r),降低胞间二氧化碳浓度(C_i)。其中,相较于 NaCl 处理,EBL 处理和 EBL



CK. 营养液+水; NaCl+EBL. 营养液+NaCl (50 mmol/L)+EBL(0.01 mg/L); NaCl. 营养液+NaCl(50 mmol/L)+水; NaCl+BZR. 营养液+NaCl(50 mmol/L)+BZR(24 $\mu\text{mol/L}$); NaCl+EBL+BZR. 营养液+NaCl(50 mmol/L)+EBL(0.1 mg/L)+BZR(24 $\mu\text{mol/L}$);不同小写字母表示处理间在 0.05 水平有显著差异;下同

图 1 外源 EBL 对黄瓜幼苗叶片光合参数的影响

CK. Nutrient solution+H₂O; NaCl+EBL. Nutrient solution+NaCl (50 mmol/L)+EBL(0.01 mg/L); NaCl. Nutrient solution+NaCl(50 mmol/L)+H₂O; NaCl+BZR. Nutrient solution+NaCl(50 mmol/L)+BZR(24 $\mu\text{mol/L}$); NaCl+EBL+BZR. Nutrient solution+NaCl(50 mmol/L)+EBL(0.1 mg/L)+BZR(24 $\mu\text{mol/L}$); Different lowercase letters indicate that there are significant differences between treatments at the level of 0.05, the same below

+BZR 处理 P_n 分别显著增加了 84.4%和 41.4%, G_s 分别显著增加了 84.2%和 46.4%, T_r 分别显著增加了 65.5%和 27.7%,而其 C_i 降低了 11.9%和 3.5%,但 BZR 处理的气体交换参数与 NaCl 处理之间均无显著差异。总体而言,外源 EBL 能够增加盐胁迫环境下黄瓜幼苗叶片的 P_n 、 G_s 、 T_r ,降低 C_i ,但 P_n 、 G_s 、 T_r 均未恢复至对照水平。

2.2 外源喷施 EBL 对黄瓜幼苗叶片 OJIP 曲线的影响

图 2,A 显示,盐胁迫处理(NaCl)黄瓜幼苗叶片的 OJIP 曲线与 CK 相比发生了明显变化,其整体荧光强度下降, F_m 减小,并与 CK 呈显著差异;EBL 处理和 EBL+BZR 处理明显增加了盐胁迫下黄瓜幼苗叶片的 F_m ,以及 F_o 到 F_m 的时间,并接近 CK 水平;与 NaCl 处理相比,BZR 处理则导致黄瓜幼苗叶片荧光强度下降,并与 EBL+BZR 和 EBL 处理存在显著性差异。同时,进一步将 OJIP 曲线进行 O-P 点标准化后,得到 V_{O-P} 曲线(图 2,B)。其中,在盐胁迫条件下,各处理黄瓜幼苗叶片的 V_{O-P} 曲线有相同的变化趋势,与 CK 曲线变化趋势明显不同,并在 K、J、I 点荧光强度变化较大、明显升高,尤其 J 点荧光强度

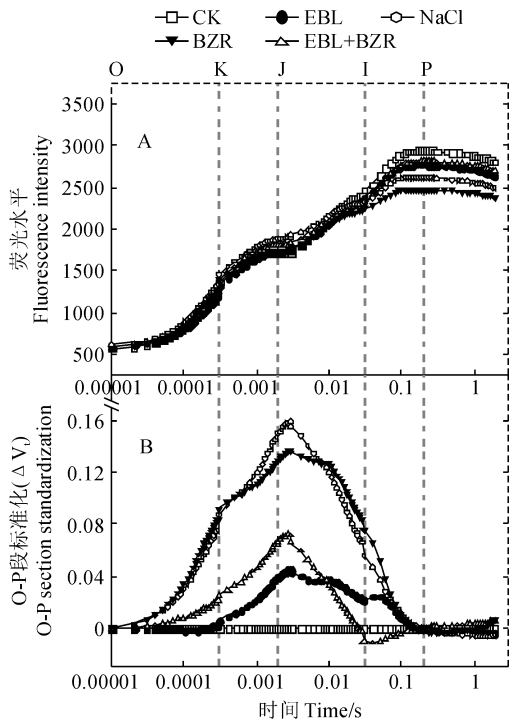


图 2 盐胁迫环境下外源喷施 EBL 及 BZR 对黄瓜幼苗叶片快速叶绿素荧光曲线(OJIP)和 ΔV_i 的影响

Fig. 2 Effects of exogenous spraying EBL and BZR on the rapid chlorophyll fluorescence curve (OJIP) and ΔV_i of cucumber seedlings under salt stress

升高更加明显。J 点反映的是 Q_A 被还原的速率,如果 Q_A 向 Q_B 的电子传递受到限制,J 点则会升高,这表明盐胁迫后黄瓜叶片电子传递链的 PS II 受体侧活性受到了伤害。另外,在 EBL 处理和 EBL+BZR 处理后, V_{O-P} 曲线 K 点和 J 点的荧光值均比 NaCl 处理大幅下降,又表明 EBL 处理有效缓解了盐胁迫下黄瓜幼苗叶片光合电子传递链中 PS II 受体侧的伤害程度;与 NaCl 处理相比,BZR 处理后 V_{O-P} 曲线 J 点则进一步降低,I 点却升高,说明 Q_A 到 Q_B 电子传递受到的抑制程度进一步加剧。以上结果说明,盐胁迫环境下外源喷施 EBL 能够缓解黄瓜幼苗叶片光合电子 Q_A 向 Q_B 传递被抑制的现象。

2.3 外源喷施 EBL 对黄瓜幼苗叶片 JIP-test 参数的影响

ϕ_o 反映光合电子传递中电子传递到 Q_A 以下的

效率,而 ϕ_{Eo} 反映天线吸收的能量传递到 Q_B 以下的效率。图 3,A、B 显示,各处理黄瓜幼苗叶片 ϕ_o 和 ϕ_{Eo} 值表现相同,均为 $CK > EBL > EBL+BZR > BZR > NaCl$,且 NaCl 和 BZR 处理显著低于 EBL 和 EBL+BZR 处理,而 CK 与 EBL、BZR 与 NaCl 之间无显著差异,其变化趋势与 V_{O-P} 曲线(图 2,B)中 J 点荧光强度值变化趋势一致。这说明中度盐胁迫显著阻碍了黄瓜叶片光合电子由 Q_A 向 Q_B 的传递,显著降低了天线吸收的能量传递到 Q_B 以下的效率,外源 EBL 处理有效缓解了上述受阻程度,并恢复至对照水平,解除了盐胁迫的伤害。

同时, V_i 和 V_j 值分别表示 I 点和 J 点相对可变荧光强度, V_i 增高表明 PQ 库接受电子的能力下降, V_j 值越大表明 Q_A 向 Q_B 电子传递效率越低,而 dV/dt_o 反映了光合电子传递过程中 Q_A 被还原的最

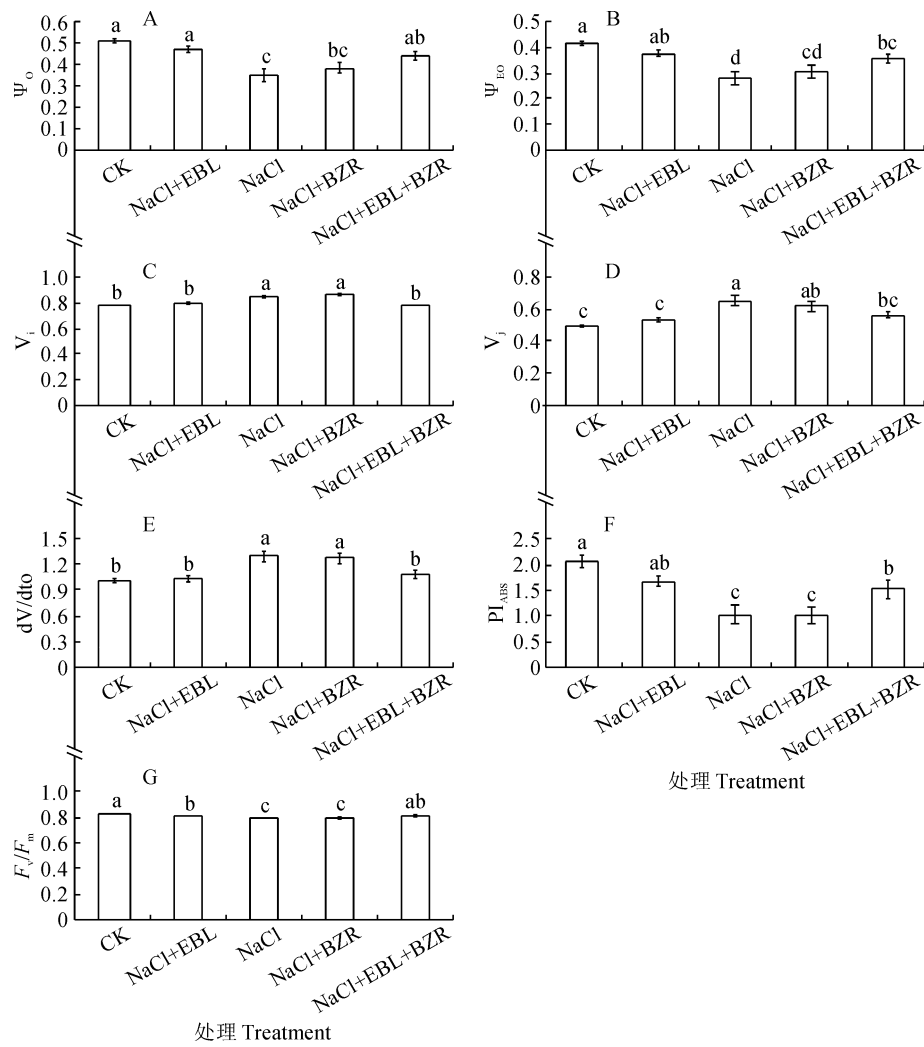


图 3 外源喷施 EBL 及 BZR 对盐胁迫黄瓜幼苗叶片 $\phi_o, \phi_{Eo}, V_i, V_j, dV/dt_o, PI_{ABS}, F_v/F_m$ 的影响

Fig. 3 Effects of exogenous spraying EBL and BZR on $\phi_o, \phi_{Eo}, V_i, V_j, dV/dt_o, PI_{ABS}, F_v/F_m$ in leaves of cucumber seedlings under stress

表 2 EBL 对盐胁迫下黄瓜幼苗叶片比活性参数的影响

Table 2 Effects of EBL on leaf specific activity parameters of cucumber seedlings under salt stress

参数 Parameter	处理 Treatment				
	CK	EBL	NaCl	BZR	EBL+BZR
ABS/CS _m 单位面积吸收的光能	2 948.75±30.87a	2 783.55±26.68b	2 625.56±49.00c	2 519.14±63.42c	2 813.00±38.64b
TR _o /CS _m 单位面积捕获的光能	2 447.88±26.94a	2 259.55±28.15b	2 086.38±54.73c	2 008.14±63.07c	2 293.00±39.03b
ET _o /CS _m 单位面积电子传递的产额	1 229.19±31.93a	1 049.82±38.78b	745.06±79.61c	775.29±78.8c	1 005.44±61.61b
RC/CS _m 单位面积内反应中心的数量	1 208.09±15.26a	1 189.61±18.14a	1 062.96±35.4b	982.84±42.17b	1 199.26±42.62a
DI _o /CS _m 单位面积热耗散	500.88±6.32a	524.00±10.67a	539.19±14.35a	511.00±11.78a	520.00±9.58a
ABS/RC 单位反应中心吸收的光能	2.44±0.03ab	2.35±0.04b	2.49±0.04ab	2.58±0.06a	2.37±0.08b
TR _o /RC 单位反应中心捕获的用于还原 QA 的能量	2.03±0.02a	1.90±0.03b	1.97±0.02ab	2.05±0.04a	1.93±0.06b
ET _o /RC 单位反应中心捕获的用于电子传递的能量	1.02±0.02a	0.88±0.03b	0.68±0.05c	0.78±0.06c	0.84±0.05b
DI _o /RC 单位反应中心耗散掉的能量	0.42±0.01b	0.44±0.02b	0.52±0.03a	0.53±0.02a	0.44±0.02b

大速率。图 3,C~E 显示,EBL 处理、EBL+BZR 处理和 CK 黄瓜幼苗叶片 V_i 、 V_j 和 dV/dt_o 值均显著低于 BZR 处理和 NaCl 处理,EBL 处理和 EBL+BZR 处理则与 CK 无显著差异。说明中度盐胁迫致使 PQ 库接受电子的能力显著下降,也导致 Q_A 向 Q_B 电子传递效率显著降低,而引起 Q_A 还原程度显著增加;EBL 处理和 EBL+BZR 处理显著提高了盐胁迫下黄瓜幼苗叶片 PQ 库接受电子能力和光合电子由 Q_A 向 Q_B 的传递效率,显著降低了 Q_A 还原程度,并恢复至对照水平。

另外,黄瓜叶片光合性能指数 PI_{ABS} (图 3,F)和原初光能转化效率 F_v/F_m (图 3,G)在 BZR 处理和 NaCl 胁迫均比 CK 显著减小, PI_{ABS} 在 EBL 处理和 EBL+BZR 处理下稍低于 CK 却显著高于 BZR 和 NaCl 处理, F_v/F_m 在 EBL+BZR 处理下稍低于 EBL 处理而显著高于 BZR 和 NaCl 处理,两者在 BZR 处理下相对于盐胁迫更低。说明外源 EBL 处理显著增加了中等盐胁迫下黄瓜幼苗叶片 PI_{ABS} 和 F_v/F_m ,有效恢复了黄瓜叶片光合性能和原初光能转化效率。

2.4 外源喷施 EBL 对黄瓜幼苗叶片 PS II 比活性参数的影响

由表 2 可知,盐胁迫处理降低了黄瓜幼苗叶片 ABS/CS_m 、 TR_o/CS_m 、 ET_o/CS_m 、 RC/CS_m 、 TR_o/RC 、 ET_o/RC ,增加了 DI_o/CS_m 、 DI_o/RC ;EBL 处理和 EBL+BZR 处理缓解了盐胁迫条件下 ABS/CS_m 、 TR_o/CS_m 、 ET_o/CS_m 、 RC/CS_m 、 ET_o/RC 等的

降低和 DI_o/CS_m 、 DI_o/RC 的增加,BZR 处理表现与其呈相反趋势。其中,黄瓜叶片 ABS/CS_m 、 TR_o/CS_m 、 ET_o/CS_m 和 RC/CS_m 在中度盐胁迫下分别比 CK 显著降低了 11%、14.8%、39.4% 和 12.01%,EBL 处理较 NaCl 处理分别显著提高了 5.7%、7.7%、29% 和 10.6%,EBL+BZR 处理较 NaCl 处理分别显著提高了 6.7%、9%、24.7% 和 11.4%。EBL 处理和 EBL+BZR 处理的 TR_o/RC 值和 ABS/RC 值,相较于 NaCl 处理和 BZR 处理均有所下降。以上结果说明 EBL 增加了盐胁迫的黄瓜幼苗叶片内 ABS/CS_m 、 TR_o/CS_m 、 ET_o/CS_m 和 RC/CS_m ,降低了 DI_o/CS_m 、 DI_o/RC ,缓解了盐胁迫条件下黄瓜幼苗叶片内活性反应中心的损伤,增加叶片光能利用率。

3 讨论

光合作用是植物赖以生长的基础^[22],当植物遭受盐胁迫时,会引起植物净光合速率下降,气孔关闭现象,从而导致植物正常生长受阻^[23]。盐胁迫在一定程度上会影响黄瓜光合作用过程中的各个环节,其中 PS II 最易受到伤害^[24],寇江涛研究表明,EBL 可以改善盐胁迫后引起的西瓜净光合速率下降及气孔导度等光合指标^[25]。本研究发现,外源喷施 EBL 后能显著改善盐胁迫导致的黄瓜叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)下降,并降低胞间 CO_2 浓度(C_i)。Farquhar 等研究表明当 C_i 随 G_s 同时具有下降趋势时才能说明 P_n 的下降是由气孔限制造

成的^[26]。本试验结果显示,黄瓜幼苗在盐胁迫后叶片气孔导度 G_s 显著低于对照 CK,而胞间 CO_2 浓度 C_i 高于对照 CK,由此说明本试验中导致黄瓜幼苗叶片净光合速率 P_n 的下降是非气孔因素所致。

OJIP 曲线能够反映大量有关 PSⅡ 光合电子传递过程中的信息。前人研究表明,植物遭受盐胁迫后引起 PSⅡ 原初光能转化效率 F_v/F_m 降低的原因^[27],是植物受到逆境胁迫,光合机构吸收的光能超过其所能利用的能量引起了光抑制^[28],从而导致了 PSⅡ 的损伤。本试验结果表明外源 EBL 缓解了盐胁迫导致的黄瓜幼苗叶片 PSⅡ 原初光能转化效率 F_v/F_m 的降低,并接近 CK 水平,说明外源 EBL 对盐胁迫下黄瓜幼苗叶片的 PSⅡ 的损伤具有明显缓解作用,这与范翠枝等^[15]的研究结果相一致。

同时,在盐胁迫下黄瓜幼苗叶片光合电子 Q_A 向 Q_B 下游传递受到抑制,本研究中黄瓜幼苗叶片外源喷施 EBL 后 ϕ_o 、 ϕ_{Eo} 值相较于盐胁迫处理显著增加,其 V_j 、 V_i 值则显著减少,这表明施用外源 EBL 后明显增加了叶片光合电子传递过程中 Q_A 向 Q_B 下游传递的效率^[29]。同时,在盐胁迫条件下,本研究中黄瓜幼苗叶片光合电子传递过程中 Q_A 的还原加剧,而外源喷施 EBL 后叶片 dV/dt_o 值大幅下降,表明 EBL 可以改善盐胁迫条件下 Q_A^- 到 Q_B 电

子传递的受阻情况,极大地缓解了 PSⅡ 供体侧的伤害,从而提供更多的光合电子给反应中心,这与任丽丽等^[30]的研究结果一致。

另外,光合性能指数 PI_{ABS} 可以反映光合功能,对逆境胁迫响应非常敏感^[31],本研究结果显示外源喷施 EBL 后,EBL 处理和 EBL+BZR 处理均可引起盐胁迫下黄瓜幼苗叶片光合性能指数、单位面积内有活性的反应中心数目(RC/ CS_m)、单位面积内吸收的光能(ABS/CS_m)、捕获的光能(TR_o/CS_m)、用于电子传递的光能(ET_o/CS_m)等显著增加,单位面积耗散(DI_o/CS_m)、单位反应中心耗散掉的能量(DI_o/RC)减少,从而提升了黄瓜幼苗在盐胁迫条件下的光合能力。外源喷施 BZR 后对黄瓜幼苗体内自身产生 EBL 具有抑制作用,但比活性参数显示 BZR 处理并没有比盐胁迫伤害更加严重,这可能与黄瓜幼苗体内多种抗盐途径有关^[32]。

综上所述,外源喷施 EBL 缓解了盐胁迫导致的黄瓜幼苗叶片 PSⅡ 供体侧的伤害,促进了光合电子传递过程中电子 Q_A 向 Q_B 的传递,从而改善了盐胁迫下黄瓜幼苗叶片的光合性能,增加 P_n 、 G_s 、 T_r ,而降低 C_i 。而 BZR 处理黄瓜幼苗叶片光合性能进一步降低,再次说明 EBL 对黄瓜幼苗盐胁迫引起的 PSⅡ 伤害有显著缓解作用。

参考文献:

[1] ZHU J K. Plant salt tolerance[J]. *Trends in Plant Science*, 2001, 6(2): 66-71.

[2] 奚旭,史海滨,李瑞平,等.盐渍化土壤剖面盐分与养分分布特征及盐分迁移估算[J].农业机械学报,2021,1-15.

DOU X,SHI H B,LI R P,et al. Distribution characteristics of salinity and nutrients in salinized soil profile and estimation of salt migration[J/OL]. *Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery*, (Accepted manuscript) Online First Publishing Date: 2021-07-14

[3] 范王涛.土壤盐碱化危害及改良方法研究[J].农业与技术,2020,40(23): 114-116.

FAN W T. Study on harm and improvement methods of soil salinization[J]. *Agriculture and Technology*, 2020, 40(23): 114-116.

[4] 刘东让,董邵云,苗晗,等.黄瓜耐盐胁迫遗传育种研究进展[J].中国蔬菜,2021,(7): 14-23.

LIU D R,DONG S Y,MIAO H,et al. Research progress on genetic breeding of cucumber tolerance for salt stress[J]. *China Vegetables*, 2021,(7): 14-23.

[5] 王康君,樊继伟,陈凤,等.植物对盐胁迫的响应及耐盐调控的研究进展[J].江西农业学报,2018,30(12): 31-40.

WANG K J,FAN J W,CHEN F,et al. Research advances in

response of plants to salt stress and regulation of salinity tolerance[J]. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 2018, 30(12): 31-40.

[6] VAN ZELM E,ZHANG Y X,TESTERINK C. Salt tolerance mechanisms of plants[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2020, 71: 403-433.

[7] BRENGI S H,KHEDR A A E M,ABOUELSAAD I A. Effect of melatonin or cobalt on growth, yield and physiological responses of cucumber (*Cucumis sativus* L.) plants under salt stress[J]. *Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences*, 2021: doi:10.1016/j.jssas.2021.06.012.

[8] 严蓓,孙锦,束胜,等.外源钙对 NaCl 胁迫下黄瓜幼苗叶片光合特性及碳水化合物代谢的影响[J].南京农业大学学报,2014,37(1): 31-36.

YAN B,SUN J,SHU S,et al. Effects of exogenous calcium on photosynthetic characteristics and carbohydrate metabolism in leaves of cucumber(*Cucumis sativus* L.) seedlings under NaCl stress[J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2014, 37(1): 31-36.

[9] 王中玉,逯昀,陈昆. NaCl 胁迫对西瓜幼苗叶绿素荧光、光合特性、渗透调节及酶活性的影响[J].山西农业科学,2020,48(12): 1 909-1 912.

WANG Z Y,LU Y,CHEN K. Effects of NaCl stress on chlorophyll fluorescence, photosynthetic characteristics, osmotic regula-

tion and enzyme activity of watermelon seedlings[J]. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2020, **48**(12): 1 909-1 912.

[10] 侯雷平, 李梅兰. 油菜素内酯(BR)促进植物生长机理研究进展[J]. 植物学通报, 2001, **36**(5): 560-566.
HOU L P, LI M L. Progress of studies on the plant growth promoting mechanism of brassinolide (BR)[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2001, **36**(5): 560-566.

[11] HUSSAIN M A, FAHAD S, SHARIF R, *et al.* Multifunctional role of brassinosteroid and its analogues in plants[J]. *Plant Growth Regulation*, 2020, **92**(2): 141-156.

[12] SIROHI G, KAPOOR M. Brassinosteroids in Lowering Abiotic Stress-mediated Damages [M]//. Aryadeep Roychoudhury, Durgesh Kumar Tripathi. Protective Chemical Agents in the Amelioration of Plant Abiotic Stress: Biochemical and Molecular Perspectives, John Wiley & Sons, Ltd,2020: 318-326.

[13] NAWAZ F, NAEEM M, ZULFIQAR B, *et al.* Understanding brassinosteroid-regulated mechanisms to improve stress tolerance in plants: A critical review[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2017, **24**(19): 15 959-15 975.

[14] BHANDARI S, NAILWAL T K. Role of brassinosteroids in mitigating abiotic stresses in plants[J]. *Biologia*, 2020, **75**(12): 2 203-2 230.

[15] 范翠枝. 油菜素内酯调控番茄耐盐性的浓度效应及其生理机制研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2019.

[16] 尤炎煌. 外源油菜素内酯对刺槐幼苗耐盐性的影响[D]. 南京: 南京林业大学, 2016.

[17] SYMKOVÁ H. Chlorophyll fluorescence: Understanding crop performance—basics and applications[J]. *Photosynthetica*, 2018: 1.

[18] ZHANG R H, LI J, GUO S R, *et al.* Effects of exogenous putrescine on gas-exchange characteristics and chlorophyll fluorescence of NaCl-stressed cucumber seedlings[J]. *Photosynthesis Research*, 2009, **100**(3): 155-162.

[19] MAXWELL K, JOHNSON G N. Chlorophyll fluorescence——a practical guide[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2000, **51**(345): 659-668.

[20] 李鹏民, 高辉远, Reto J. Strasser. 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2005, **31**(6): 559-566.
LI P M, GAO H Y, STRASSER R. Application of the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics analysis in photosynthesis study[J]. *Acta Photophysiological Sinica*, 2005, **31**(6): 559-566.

[21] STRASSER R J, SRIVASTAVA A, TSIMILLI-MICHAEL M. The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples[J]. *Probing photosynthesis: mechanisms, regulation and adaptation*, 2000: 445-483.

[22] 芦丽娜, 谢佳佳, 王庆文, 等. NaCl 胁迫下交替呼吸途径对叶绿素含量及其荧光特性的影响[J]. 西北植物学报, 2017, **37**(6): 1 175-1 181.
LU L N, XIE J J, WANG Q W, *et al.* Effect of alternative respiratory pathway on chlorophyll content and chlorophyll fluorescence characteristics under NaCl stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2017, **37**(6): 1 175-1 181.

[23] 孙文君, 江晓慧, 付媛媛, 等. 盐分胁迫对棉花幼苗叶片叶绿素荧光参数的影响[J]. 灌溉排水学报, 2021, **40**(7): 23-28.
SUN W J, JIANG X H, FU Y Y, *et al.* The effects of salt stress on chlorophyll fluorescence of cotton seedling leaves[J]. *Journal of Irrigation and Drainage*, 2021, **40**(7): 23-28.

[24] 赖伟, 何鹏, 徐明远, 等. 黄瓜耐盐性与耐盐相关基因的研究进展[J]. 中国蔬菜, 2020, (6): 16-22.
LAI W, HE P, XU M Y, *et al.* Research progress on cucumber salt tolerance and salt tolerance related genes[J]. *China Vegetables*, 2020, (6): 16-22.

[25] 寇江涛. 2,4-表油菜素内酯诱导下紫花苜蓿耐盐性生理响应研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2020.

[26] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, **33**(1): 317-345.

[27] ZHANG H H, XU N, WU X, *et al.* Effects of four types of sodium salt stress on plant growth and photosynthetic apparatus in sorghum leaves[J]. *Journal of Plant Interactions*, 2018, **13**(1): 506-513.

[28] DIAS M C, BRÜGGEMANN W. Limitations of photosynthesis in *Phaseolus vulgaris* under drought stress: Gas exchange, chlorophyll fluorescence and Calvin cycle enzymes[J]. *Photosynthetica*, 2010, **48**(1): 96-102.

[29] 任丽丽. 短期 NaCl 胁迫和低温弱光胁迫对两种野生大豆光系统功能的影响[D]. 泰安: 山东农业大学, 2007.

[30] 任丽丽, 任春明, 张伟伟, 等. 短期 NaCl 胁迫对野生大豆和栽培大豆叶片光合作用的影响[J]. 大豆科学, 2009, **28**(2): 239-242.
REN L L, REN C M, ZHANG W W, *et al.* Effects of short-term NaCl stress on photosynthesis in leaves of *Glycine soja* and *Glycine max*[J]. *Soybean Science*, 2009, **28**(2): 239-242.

[31] DU C X, LI H, LIU C, *et al.* Understanding of the postgerminative development response to salinity and drought stresses in cucumber seeds by integrated proteomics and transcriptomics analysis[J]. *Journal of Proteomics*, 2021, 232: 104 062.

[32] ZHU J K. Abiotic stress signaling and responses in plants[J]. *Cell*, 2016, **167**(2): 313-324.

(编辑: 裴阿卫)