

不同 BR 施用方式诱导黄瓜幼苗对 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫抗性的研究

李 悅,宋士清*,王久兴

(河北科技师范学院 园艺科技学院,河北秦皇岛 066600)

摘要:为探讨外源油菜素内酯(brassinosteroid, BR)诱导黄瓜幼苗对 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫抗性的效果, 研究了3种外源 BR 施用方法($0.01 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ BR 浸种、 $0.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ BR 喷叶及其二者结合施用)对 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫($60 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)下黄瓜幼苗生长、生理活动以及光合作用的影响。结果表明:(1)3种外源 BR 方法处理后, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下的黄瓜幼苗株高、茎粗、展开叶片数、叶面积、干重含水量均显著提高, 同时其叶片游离脯氨酸和可溶性糖含量上升, 过氧化物酶活性提高, 而其丙二醛(MDA)含量趋于无 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫对照的水平;(2)外源 BR 处理还提高了 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下黄瓜幼苗的净光合速率、蒸腾速率和气孔导度, 却抑制了 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下胞间 CO_2 浓度的升高。研究认为, 适宜浓度的外源 BR 浸种和喷叶处理均可有效增强黄瓜幼苗渗透调节能力, 降低细胞膜质过氧化伤害程度, 提高抗氧化酶活性和光合效率, 从而表现出对 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫的抗性, 并以操作简便、用量极低的 $0.01 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ BR 浸种方法效果最佳。

关键词:油菜素内酯; $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫; 黄瓜; 诱抗效果

中图分类号:Q945.79

文献标志码:A

Inducing Effects of Exogenous BR Application with Different Methods on $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ Stress Resistance of Cucumber Seedlings

LI Yue, SONG Shiqing*, WANG Jiuxing

(College of Horticulture Technology, Hebei Normal University of Science and Technology, Qinhuangdao, Hebei 066600, China)

Abstract: To explore the role of exogenous BR on the induced resistance of cucumber seedlings to $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ stress, we determined the effects of different treatments of exogenous BR ($0.01 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ BR soaking seeds, $0.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ BR spraying leaves and combination of both) on growth, physiological indexes, and photosynthetic characteristics of cucumber seedlings under $60 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ stress in this paper. The result indicated that: (1) the exogenous BR significantly increased the height, stem diameter, number of expand leaves, leaf area, contents of proline and soluble sugar of cucumber seedlings and decreased the content of MDA, activity of POD increased, promoted the photosynthesis rate, transpiration rate and stomatal conductance of cucumber seedlings and inhibited the increase of intercellular CO_2 concentration. (2) BR soaking seeds and spraying leaves with suitable concentration of exogenous BR could effectively enhance the cucumber seedlings osmotic adjustment capacity, reduce membrane peroxidation damage, improve antioxidant enzyme activity and photosynthetic efficiency, thus showing $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ stress resistance, and the treatment of $0.01 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ BR soaking seeds showed the best results.

Key words: brassinosteroid; $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ stress; cucumber; effect of induced resistance

收稿日期:2015-10-11;修改稿收到日期:2016-01-17

基金项目:科技部专项“设施蔬菜无公害生产关键技术集成与示范”[国科发农(2013)514号]

作者简介:李 悅(1989—),女,硕士,主要从事设施蔬菜逆境生理研究。E-mail:liyue_1989@126.com

* 通信作者:宋士清,教授,硕士生导师,主要从事设施蔬菜栽培与逆境生理研究。E-mail:qhdsuq@163.com

黄瓜(*Cucumis sativus* L.)是中国设施栽培面积较大、种植范围较广的蔬菜之一。据农业部统计,中国的黄瓜栽培面积为 1×10^6 hm²,其中设施栽培面积占40%左右,栽培面积和总产量分别占世界的65%和59%^[1],但因其根系脆弱、好气、分布浅,对土壤盐分较敏感^[2]。近年来,随着国内设施园艺的快速发展,设施土壤次生盐渍化程度不断加重,已成为设施黄瓜生产的主要障碍之一。据报道,设施栽培土壤中累积的盐离子主要是NO₃⁻、SO₄²⁻、Cl⁻、Ca²⁺、Mg²⁺、K⁺、Na⁺等,其中阴离子以NO₃⁻为主,占阴离子总量的67%~76%;阳离子以Ca²⁺为主,占阳离子总量的55%~68%^[3]。轻度硝酸盐积累可引起植物对各种营养元素吸收不均衡,酸性土壤还可引起Mn等重金属中毒,碱性土壤则可引起Zn、Fe、Cu等微量元素的缺失。

油菜素内酯(brassinosteroid, BR)是一种新型植物激素,能促进细胞分裂、伸长生长以及细胞骨架的合成^[4-5]。多年来研究表明,植物经过极低浓度的BR处理便能表现出明显的生理效应,可提高植物的抗旱性^[6]、抗寒性^[7]、耐热性^[8]、抗盐性^[9],以及抗重金属胁迫^[10]、抗低氧胁迫^[11]等。目前,外源BR提高植物抗盐性的研究大多集中在NaCl胁迫上,在Ca(NO₃)₂胁迫方面的报道较少;且都是在BR施用方法相同前提下来比较不同浓度BR提高植物抗逆性的效果,未见对BR不同施用方法诱导抗逆性效果进行比较的研究。因此,本试验选取设施盐渍化土壤中含量最高的阴、阳离子(NO₃⁻、Ca²⁺)为胁迫条件,将外源BR以不同的方法施于黄瓜种子和幼苗,以期阐明BR诱导黄瓜幼苗Ca(NO₃)₂胁迫抗性的机理,为减轻设施土壤盐渍化的危害提供理论依据,以及相应生产措施的制定奠定基础。

1 材料和方法

1.1 供试材料

供试黄瓜品种为‘改良津春2号’,由天津科润农业科技股份有限公司黄瓜研究所选育。BR购于北实纵横科技发展有限公司,纯度为95%。配制时先用少量乙醇溶解,再用蒸馏水配成2 mg·L⁻¹的浓缩液,在4℃下保存,使用时根据所需浓度稀释。

1.2 试验方法

试验于2014年9~10月在河北科技师范学院华夏温室进行。共设清水对照(CK₁)、Ca(NO₃)₂胁迫对照(CK₂)以及Ca(NO₃)₂胁迫下浸种(JZ)、喷叶(PY)、浸种+喷叶(JP)5个处理(表1)。

Ca(NO₃)₂胁迫浓度、BR浸种浓度、BR喷叶浓度均经前期预备试验确定:Ca(NO₃)₂胁迫浓度的选定过程中设置了大梯度和小梯度2批浓度筛选试验,60 mmol·L⁻¹ Ca(NO₃)₂胁迫下黄瓜幼苗各项形态指标与其他处理差异几乎都达到显著水平,对植株生长抑制程度在70%左右;BR处理预设了0.005、0.01、0.05、0.1、0.2 mg·L⁻¹ 5个浓度,0.01 mg·L⁻¹ BR浸种显著提高了黄瓜种子的发芽率、发芽指数、发芽势和活力指数,0.1 mg·L⁻¹ BR喷叶对黄瓜幼苗的各项形态指标均有显著提高。结合前人研究^[12],最终在本研究中选择60 mmol·L⁻¹ Ca(NO₃)₂为胁迫浓度,0.01 mg·L⁻¹ BR为浸种浓度,0.1 mg·L⁻¹ BR为喷叶浓度。

黄瓜种子首先进行温汤浸种,水温55~60℃,时间5 min;随后于30℃水温下浸种,浸种时间4 h。其中,CK₁、CK₂、PY处理用清水浸种,JZ、JP处理用0.01 mg·L⁻¹ BR溶液浸种。然后分别将种子置于铺有2层滤纸(提前用去离子水浸润)的培养皿(Φ10 cm)内,每皿50粒,28℃下暗光催芽24 h。选发芽整齐一致的种子播于装有草炭:蛭石(体积比2:1)基质的72孔穴盘中。

黄瓜一叶一心时,挑选整齐一致的幼苗定植于装有20 L营养液的泡沫培养箱内,进行预培养。调节营养液pH值为6.5±0.1,电导率(Ec)值为2.2~2.5 mS·cm⁻¹,气泵间歇通气40 min·h⁻¹^[13]。

表1 不同BR施用方式诱导黄瓜幼苗

Ca(NO₃)₂胁迫抗性的处理设置

Table 1 Treatment of exogenous BR on induced resistance of cucumber seedlings to Ca(NO₃)₂ stress

处理 Treatment	Ca(NO ₃) ₂ 胁迫浓度 Concentration of Ca(NO ₃) ₂ (mmol·L ⁻¹)	BR浸种浓度 BR concentration for seed soaking (mg·L ⁻¹)	BR喷叶浓度 BR concentration for spraying leaves/(mg·L ⁻¹)
CK ₁	0	0	0
CK ₂	60	0	0
JZ	60	0.01	0
PY	60	0	0.1
JP	60	0.01	0.1

注:CK₁清水对照;CK₂ 60 mmol·L⁻¹ Ca(NO₃)₂ 胁迫对照;JZ 60 mmol·L⁻¹ Ca(NO₃)₂ 胁迫+0.01 mg·L⁻¹ BR浸种;PY 60 mmol·L⁻¹ Ca(NO₃)₂ 胁迫+0.1 mg·L⁻¹ BR喷叶;JP 60 mmol·L⁻¹ Ca(NO₃)₂ 胁迫+0.01 mg·L⁻¹ BR浸种+0.1 mg·L⁻¹ BR喷叶。下同。

Note: CK₁. Water control; CK₂. 60 mmol·L⁻¹ Ca(NO₃)₂ stress control; JZ. 60 mmol·L⁻¹ Ca(NO₃)₂ stress+0.01 mg·L⁻¹ BR soaking seeds; PY. 60 mmol·L⁻¹ Ca(NO₃)₂ stress+0.1 mg·L⁻¹ BR spraying leaves; JP. 60 mmol·L⁻¹ Ca(NO₃)₂ stress+0.01 mg·L⁻¹ BR soaking seeds+0.1 mg·L⁻¹ BR spraying leaves. The same as below.

营养液配方如下: $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 3.5 mmol $\cdot \text{L}^{-1}$, KNO_3 7 mmol $\cdot \text{L}^{-1}$, KH_2PO_4 1 mmol $\cdot \text{L}^{-1}$, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 2 mmol $\cdot \text{L}^{-1}$, H_3BO_3 46.3 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$, $\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$ 10 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$, $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 1.0 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$, $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 0.38 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$, $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ 0.76 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$, EDTA-FeNa 90 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 。试验所用水均为去离子水,用梯度浓度的 H_2SO_4 或 NaOH 调节 pH 值。每 7 d 更换 1 次营养液。

黄瓜两叶一心时,早晨 8:00 用喷雾器对 PY、JP 处理进行 0.1 mg $\cdot \text{L}^{-1}$ 外源 BR 喷叶,要求量足而不下滴(流)为宜,每株每次约 3 mL。隔天再处理 1 次,共处理 2 次。第 2 次 BR 喷叶处理 1 d 后,进行 60 mmol $\cdot \text{L}^{-1}$ $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫。用分析纯固体 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 配制成 3 mol $\cdot \text{L}^{-1}$ 的浓缩液,将浓缩液添加至相应泡沫培养箱中,达到并保持各处理所需盐胁迫浓度。试验设 3 次重复,每个泡沫箱为一个小区,每小区 18 株,采用随机区组排列,保持各小区其他环境条件及苗期管理一致。

1.3 测定指标

盐胁迫第 9 天(晴天),于 9:00~11:00 用 GFS-3000 光合仪测定生长点下数第 2 片完全展开叶(功能叶)的气体交换参数^[12],包括净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i)。盐胁迫第 12 天,植株盐胁迫伤害开始恢复时,取生长点下数第 3 片完全展开叶,用 TAB 显色法测定丙二醛(MDA)含量、蒽酮法测定可溶性糖(Ss)含量、碘基水杨酸法测定游离脯氨酸(Pro)含量。盐胁迫第 21 天,植株达到成苗标准,测定形态指标。其中,株高为子叶节至黄瓜幼苗生长点的长度;茎粗为子叶节以下 1 cm 处、与两片子叶平行方向的茎部直径;第 3 真叶面积采用裴孝伯等^[14]的方法测定;同时统计展开叶片数;称取全株鲜重、全株干重,并计

算干重含水量。

干重含水量=(全株鲜重-全株干重)/全株干重×100%

1.4 数据分析

采用 Microsoft Excel 2007 软件完成原始数据整理及图表制作;用 SPSS 软件进行统计分析,Duncan 新复极差法进行差异显著性检验($P < 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 外源 BR 对 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下黄瓜幼苗 Pro 和 Ss 含量的影响

由图 1 可见,黄瓜幼苗叶片脯氨酸(Pro)和可溶性糖(Ss)含量在各种方式外源 BR 处理下呈现相同的变化趋势。其中,在 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下(CK_2),黄瓜幼苗叶片 Pro 和 Ss 含量比清水对照(CK_1)分别显著升高了 44.28% 和 23.01%;施用外源 BR 后,各处理幼苗叶片 Pro 和 Ss 含量继续升高,并以浸种处理(JZ)的 Pro 和 Ss 含量最高,且与 CK_2 相比分别显著提高了 47.47% 和 32.02%;同时,JZ 处理叶片 Pro 和 Ss 含量也高于喷叶处理(PY)和喷叶+浸种处理(JP),且与 PY 处理的差异达到显著水平($P < 0.05$)。以上结果说明外源 BR 3 种施用方法均能显著提高 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下 Pro 和 Ss 含量,且以浸种处理(JZ)效果最显著,增强了 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下黄瓜幼苗的渗透调节能力。

2.2 外源 BR 对 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下黄瓜幼苗 MDA 含量的影响

图 2 显示,与 CK_1 相比较,黄瓜幼苗叶片 MDA 含量在 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫(CK_2)下显著升高了 55.24%;施用外源 BR 后,显著抑制了 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫幼苗 MDA 含量升高的幅度,JZ、PY、JP 处理的黄瓜幼苗叶片 MDA 含量比 CK_2 分别显著降低了 39.96%、38.49%、15.93%,而其中的 JZ、PY 处理

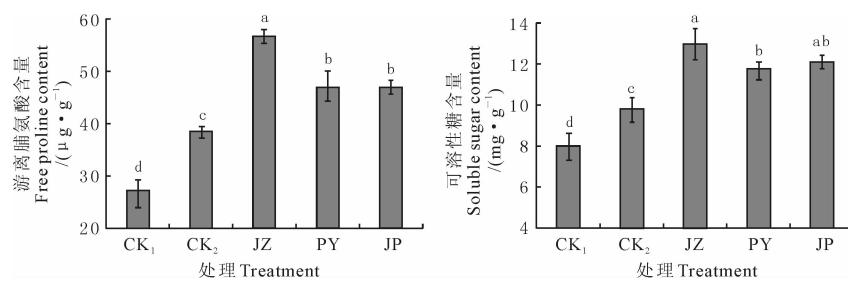


图 1 外源 BR 对 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下黄瓜幼苗游离脯氨酸和可溶性糖含量的影响

Different lowercase letters in a column indicate significant differences at 0.05 level among different treatments; The same as below

Fig. 1 Effects of exogenous BR on free proline and soluble sugar contents of cucumber seedlings under $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ stress

的MDA含量又显著低于JP处理。以上结果说明外源BR3种施用方法均能显著抑制 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下黄瓜幼苗MDA含量升高,且以浸种处理(JZ)效果最显著,降低了 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫对黄瓜幼苗细胞膜的过氧化伤害程度。

2.3 外源BR对 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下黄瓜幼苗过氧化物酶活性的影响

由图3可见,与 CK_1 相比, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫(CK_2)下黄瓜幼苗叶片POD活性显著升高了55.00%,施用外源BR后,各处理的POD活性继续升高。其中,JZ、PY、JP处理的黄瓜幼苗叶片POD活性比 CK_2 分别显著提高了55.63%、24.71%、49.36%,且JZ处理提高的幅度最大。以上结果说明外源BR3种施用方法均能显著提高 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下黄瓜幼苗POD活性,增强黄瓜幼苗对 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫产生活性氧的清除能力,且以浸种处理(JZ)效果最显著。

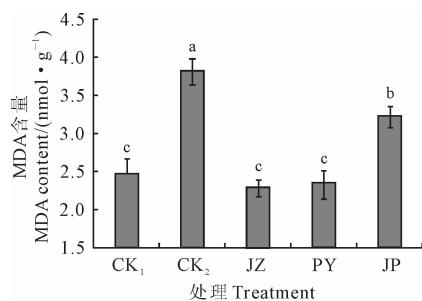


图2 外源BR对 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下黄瓜幼苗MDA含量的影响

Fig. 2 Effects of exogenous BR on MDA content of cucumber seedlings under $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ stress

2.4 外源BR对 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下黄瓜幼苗光合作用的影响

由图4可见, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫(CK_2)使黄瓜幼苗叶片的 P_n 、 T_r 、 G_s 分别比清水对照(CK_1)显著降低了30.01%、63.56%、54.39%,而其胞间 CO_2 浓度(C_i)则显著高于 CK_1 19.32%。施用外源BR的各处理均抑制了 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下 P_n 、 T_r 和 G_s 的降低趋势,但3种施用方法降幅存在显著差异,并以浸种处理(JZ)值最高。其中,JZ、JP处理黄瓜叶片 P_n 、 T_r 和 G_s 与 CK_2 相比均显著提高,且它们的 P_n 几乎达到了 CK_1 的水平;JZ处理 P_n 、 T_r 和 G_s 比 CK_2 分别显著提高了42.22%、55.17%和68.97%。另外,外源BR的3种施用方法对黄瓜叶片 C_i 影响差异不显著,但它们较 CK_2 均有不同程度降低,JP处理降幅还达到显著水平;JZ、PY、JP处理分别比 CK_2 降低了1.98%、2.33%和3.31%。以上结果说

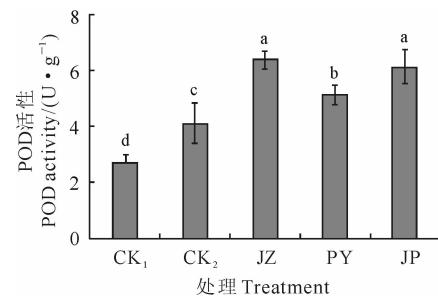


图3 外源BR对 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下黄瓜幼苗POD活性的影响

Fig. 3 Effects of exogenous BR on POD activity of cucumber seedlings under $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ stress

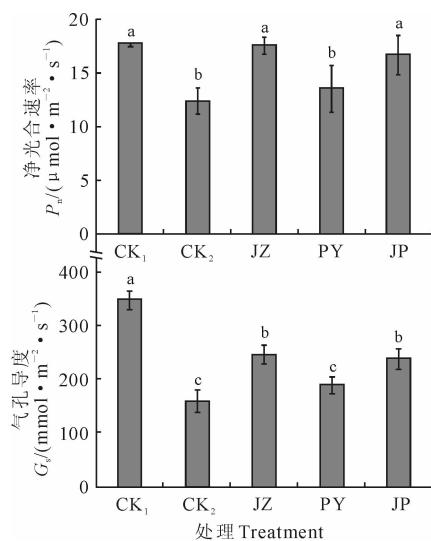


图4 外源BR对 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下黄瓜幼苗光合作用的影响

Fig. 4 Effects of exogenous BR on photosynthesis of cucumber seedlings under $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ stress

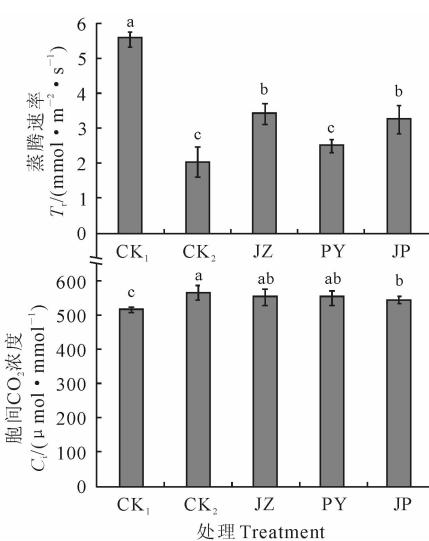


表 2 外源 BR 对 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下黄瓜幼苗形态指标的影响Table 2 Effects of exogenous BR on plant morphological indexes of cucumber seedlings under $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ stress

处理 Treatment	株高 Height of plant /cm	茎粗 Stem diameter /mm	展开叶片数 Number of expand leaves/(pieces)	叶面积 Leaf area /cm ²	干重含水量 Dry weight of the water content/%
CK ₁	53.5±5.40a	6.46±0.72a	6.6±0.35a	187.76±19.32a	1 084.16±107.79a
CK ₂	40.0±0.69c	5.35±0.16b	5.7±0.00b	98.22±5.39c	865.63±82.95b
JZ	47.7±2.68b	5.81±0.06b	6.2±0.33a	119.87±6.19b	968.11±12.94ab
PY	38.6±2.05c	5.57±0.13b	5.5±0.17b	108.04±4.01bc	927.77±15.17b
JP	41.4±2.00c	5.63±0.23b	5.7±0.29b	111.35±9.97bc	909.50±75.07b

明外源 BR 3 种施用方法不同程度地提高了 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下黄瓜幼苗的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)和气孔导度(G_s)，且浸种处理(JZ)均达到了显著水平，减轻了 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫对黄瓜幼苗光合系统的伤害。

2.5 外源 BR 对 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下黄瓜幼苗生长的影响

由表 2 可见, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下(CK₂)黄瓜幼苗的株高、茎粗、展开叶片数、叶面积和干重含水量均比清水对照(CK₁)显著降低, 降幅分别为 25.23%、16.41%、13.64%、47.67% 和 20.16%; 外源 BR 处理后均不同程度能缓解 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫引起的伤害, 但不同施用方法缓解效果存在差异。其中, 喷叶处理(PY)、浸种+喷叶处理(JP)幼苗各指标与 CK₂ 差异均没有达到显著水平, 缓解盐胁迫效果不明显; 浸种处理(JZ)黄瓜幼苗株高、展开叶片数、叶面积分别比 CK₂ 显著提高了 19.14%、8.82%、22.04%, 缓解盐胁迫效果明显。以上结果说明 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下, 外源 BR 3 种施用方法均缓解了其对黄瓜幼苗生长的抑制作用, 且浸种处理(JZ)的缓解效果较好。

3 结论和讨论

BR 在植物体内的独特调节方式, 使其从细胞的横向扩展和纵向伸长双重方向诱导了植株的 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫抗性: BR 调节的基因所编码的酶具有木葡聚糖转糖苷酶(xyloglucan endo transglycosylase, XET)的功能, 其活性与生长速率呈正相关, BR 通过调节编码 XET 基因的表达来促进细胞壁的松弛, 减小壁压, 降低水势, 使水分和养分进入细胞, 促使细胞扩大^[15-16]; 同时 BR 还可引起 H^+ 分泌到细胞壁, 使细胞壁 pH 值降低而诱导细胞壁松弛, 细胞壁可塑性的增加使组织伸长速度迅速增加^[17]。

Pro 和 Ss 是植物体内主要的渗透调节物质, Pro 和 Ss 含量的升高能维持细胞正常膨压, 是细胞内酶和亚细胞结构的保护剂^[18], MDA 含量越高表明胁迫对植物造成的膜脂过氧化程度越重, POD 活

性提高能增强植物自身对活性氧的清除能力, 减缓由此引发的植物组织坏死。本实验对黄瓜叶片的 Pro、Ss、MDA 含量和 POD 活性研究表明, BR 浸种处理的 Pro、Ss 含量显著高于 BR 喷叶、浸种+喷叶处理, MDA 含量显著低于浸种+喷叶处理, POD 活性提高幅度最大。因此, 0.01 mg · L⁻¹ BR 浸种诱导的黄瓜幼苗 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫抗性在生理指标上的效果优于 0.1 mg · L⁻¹ BR 喷叶以及 0.01 mg · L⁻¹ BR 浸种+0.1 mg · L⁻¹ BR 喷叶处理。

目前认为, 盐胁迫对光合作用的抑制主要有以下两个因素^[19]: 如果 C_i 、 G_s 同时下降, 是以气孔因素为主; 如果 C_i 升高而 G_s 下降, 则是以非气孔因素为主。本研究中, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫后黄瓜幼苗叶片 C_i 升高, G_s 下降, 说明 P_n 的下降是非气孔因素阻碍了 CO_2 的利用, 不是因为 CO_2 供应减少所致; $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下, 施用外源 BR 使黄瓜叶片 C_i 上升幅度减小, P_n 、 T_r 有所提高, 这表明 BR 能在一定程度上通过增加 CO_2 的利用率来提高叶片光合速率, 从而保持植株有较高的光合性能, 提高黄瓜幼苗对 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫的抗性。从外源 BR 3 种施用方法对黄瓜幼苗的 G_s 提高幅度来看, 总体表现为经过外源 BR 浸种的处理要优于未经外源 BR 浸种的处理, 推测植物的不同时期、不同部位对外源 BR 利用能力不同, 种子萌发期比幼苗期能更有效地利用 BR 来提高其 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫抗性。胡文海等^[20] 研究表明, 在无盐胁迫条件下 0.1 mg · L⁻¹ BR 喷叶能显著提高黄瓜幼苗 P_n 、 G_s 和 T_r , 本试验中 BR 喷叶、浸种+喷叶处理对黄瓜幼苗 P_n 、 G_s 和 T_r 提升效果不如 BR 浸种处理, 相对于 BR 浸种处理而言, BR 喷叶处理与 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫时间间隔较短, BR 与 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 综合作用, 反而降低了 BR 对盐胁迫抗性的诱导效果。

过量的 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 会对植物根际造成渗透胁迫, 导致植株吸水困难, 营养运输产生障碍, 从而使 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下黄瓜幼苗的生长量显著低于对照。植物功能叶面积的大小直接影响着干物质的合

成^[21]。本研究发现 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫对幼苗功能叶片面积的抑制程度最大、功能叶数目的抑制程度最小,这与周俊国等^[22]的研究结果一致。本研究中,0.01 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ BR 浸种处理后 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下的黄瓜幼苗各形态指标中,功能叶片面积增加比例最高,说明外源 BR 能够通过提高黄瓜幼苗的功能叶片面积来增加植株生物积累量,从而提高其对

参考文献:

- [1] 李平.温室黄瓜新品种津优35、36号的选育及示范推广[D].北京:中国农业科学院,2013.
- [2] 张金锦,段增强,李汛.基于黄瓜种植的设施菜地土壤硝酸盐型次生盐演化的分级研究[J].土壤学报,2012,49(4):673-680.
ZHANG J J, DUAN Z Q, LI X. The classification study on NO_3 -soil secondary salinization in cucumber-based greenhouse [J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2012, 49(4): 673-680.
- [3] 余海英,李廷轩,周健民.设施土壤盐分的累积、迁移及离子组成变化特征[J].植物营养与肥料学,2007,13(4):642-650.
YU H Y, LI Y X, ZHOU J M. Salt accumulation, translocation and ion composition in greenhouse soil profiles[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2007, 13(4): 642-650.
- [4] CLOUSE S D, LANGFORD M, MCMORRIS T C. A brassinosteroid-insensitive mutant in *Arabidopsis thaliana* exhibits multiple defects in growth and development[J]. *Plant Physiology*, 1996, 111(3): 671-678.
- [5] CLOUSE S D, SASSE J M. Brassinosteroids: essential regulators of plant growth and development[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 1998, 49(1): 427-451.
- [6] 韩刚,李凯荣.油菜素内酯对干旱胁迫下山杏光合作用的影响[J].西北林学院学报,2011,26(4):27-32.
HAN G, LI K R. Effects of brassinolide on photosynthesis of *Prunus armeniaca* L. var. *ansu* under drought stress[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2011, 26(4): 27-32.
- [7] MANDAVA N B. Plant growth-promoting brassinosteroids [J]. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 1988, 39: 233.
- [8] ISHWAR S, MARIKO S. Physiological and molecular effects of 24-epibrassinolide, a brassinosteroid on thermos tolerance of tomato[J]. *Plant Growth Regulation*, 2005, 47: 111-119.
- [9] 马梅,刘冉,郑春芳,等.油菜素内酯对盐渍下油菜幼苗生长的调控效应及其生理机制[J].生态学报,2015,35(6):1-11.
MA M, LIU R, et al. Regulation of exogenous brassinosteroid on growth of salt-stressed canola seedlings and its physiological mechanism[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(6): 1-11.
- [10] 尹博,梁国鹏,贾文,等.外源油菜素内酯介导 Cu 胁迫下番茄生长及 Cu/Fe/Zn 的吸收与分配[J].中国生态农业学报,2014,22(5):578-584.
YIN B, LIANG G P, JIA W, et al. Exogenous EBR mediated the plant growth and absorption and accumulation of Cu, Fe and Zn in tomato seedlings under Cu stress[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2014, 22(5): 578-584.
- [11] 陆晓民,孙锦,郭世荣,等.油菜素内酯对低氧胁迫黄瓜幼苗根系线粒体抗氧化系统及其细胞超微结构的影响[J].园艺学报,2012,39(5):888-896.
LU X M, SUN J, GUO S R, et al. Effects of brassinolide on the mitochondria antioxidant system and cellular ultrastructure of cucumber seedling roots under hypoxic stress[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2012, 39(5): 888-896.
- [12] 陆晓民,孙锦,郭世荣,等.低氧胁迫下2,4-表油菜素内酯对黄瓜幼苗叶片光合特性及多胺含量的影响[J].应用生态学报,2012,23(1):140-146.
LU X M, SUN J, et al. Effects of exogenous 2,4-epibrassinolide on the leaf photosynthetic characteristics and polyamines content of cucumber seedlings under hypoxia stress[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012, 23(1): 140-146.
- [13] 王丽萍,郭世荣,孙锦,等. $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 和 NaCl 胁迫下耐盐砧木嫁接黄瓜光合特性及碳同化关键酶基因表达分析[J].南京农业大学学报,2012,35(3):31-36.
WANG L P, GUO S R, SUN J, et al. Analysis of photosynthetic characteristics and key enzyme genes expression of carbon assimilation in cucumber by grafting onto salt-tolerant rootstock under iso-osmotic $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ or NaCl stress[J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2012, 35(3): 31-36.
- [14] 裴孝伯,李世诚,张福漫,等.温室黄瓜叶面积计算及其与株高的相关性研究[J].中国农学通报,2005,21(5):80-82.
PEI X B, LI S C, et al. Study on leaf area calculation and its correlation with plant height of cucumber in greenhouse[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2005, 21(5): 80-82.
- [15] STEPHEN C F, RACHEL C S, KIRSTIE F R, et al. Xylogoucan endotransglycosylase, a new wall loosening enzyme activity from plants[J]. *Biochem*, 1992, 282: 821-828.
- [16] PURUGGANAN M M, BRAAM J, FRY S C. The *Arabidopsis* TCH4 xyloglu can endotransglycosylase (substrate specificity, pH optimum, and cold tolerance)[J]. *Plant Physiology*, 1997, 115(1): 181-190.
- [17] CARABA R, LADO P, et al. Regulating effects of brassinosteroids and of sterols on growth and H^+ secretion in maize roots[J]. *Journal Plant Physiology*, 1984, 111: 221-225.
- [18] 徐智敏,何宝燕,李取生,等.盐分胁迫下两个苋菜品种对镉及主要渗透调节物质累积的差异[J].生态学杂志,2015,34(2):483-490.
XU Z M, HE B Y, et al. Differences between two amaranth cultivars in Cd and main osmotic adjustment substances accumulation under salt stress[J]. *Journal of Ecology*, 2015, 34(2): 483-490.
- [19] 周珩,郭世荣,邵慧娟,等.等渗 NaCl 和 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫对黄瓜幼苗生长和生理特性的影响[J].生态学报,2014,34(7):1 880-1 890.
ZHOU H, GUO S R, SHAO H J, et al. Effects of iso-osmotic $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ and NaCl stress on growth and physiological characteristics of cucumber seedlings[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(7): 1 880-1 890.
- [20] 胡文海,黄黎锋,毛伟华,等.油菜素内酯对黄瓜苗期叶片光合机构调节作用的研究[J].园艺学报,2006,33(4):762-766.
HU W H, HUANG L F, MAO W H, et al. Role of brassinosteroids in the regulation of photosynthetic apparatus in cucumber leaves[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2006, 33(4): 762-766.
- [21] MARCO F, CALVO E, et al. Physiological and molecular responses of pea plants to ozone stress[J]. *Recent Research Developments in Plant Molecular Biology*, 2003, 1: 67-77.
- [22] 周俊国,朱月林,刘正鲁,等. NaCl 胁迫对中国南瓜杂交种成株期根系生理生化特征的影响[J].西北植物学报,2007,27(10):2 052-2 058.
ZHOU J G, ZHU Y L, LIU Z L, et al. Roots physiological and biochemical characteristics of *Cucurbita moschata* hybrids at adult plant stage under NaCl stress[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*, 2007, 27(10): 2 052-2 058.

$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫的抗性。

综上所述,外源 BR 浸种和喷叶均能显著提高 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫下黄瓜幼苗的生长指标和叶片 Pro、Ss 含量,降低叶片 MDA 含量,提高叶片 POD 活性,促进光合作用进行,从而诱导提高黄瓜幼苗对 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫抗性,并以 0.01 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ BR 浸种这一操作简便、用量极低的方法效果最佳。

ide on the leaf photosynthetic characteristics and polyamines content of cucumber seedlings under hypoxia stress[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012, 23(1): 140-146.

- [13] 王丽萍,郭世荣,孙锦,等. $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 和 NaCl 胁迫下耐盐砧木嫁接黄瓜光合特性及碳同化关键酶基因表达分析[J].南京农业大学学报,2012,35(3):31-36.
WANG L P, GUO S R, SUN J, et al. Analysis of photosynthetic characteristics and key enzyme genes expression of carbon assimilation in cucumber by grafting onto salt-tolerant rootstock under iso-osmotic $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ or NaCl stress[J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2012, 35(3): 31-36.
- [14] 裴孝伯,李世诚,张福漫,等.温室黄瓜叶面积计算及其与株高的相关性研究[J].中国农学通报,2005,21(5):80-82.
PEI X B, LI S C, et al. Study on leaf area calculation and its correlation with plant height of cucumber in greenhouse[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2005, 21(5): 80-82.
- [15] STEPHEN C F, RACHEL C S, KIRSTIE F R, et al. Xylogoucan endotransglycosylase, a new wall loosening enzyme activity from plants[J]. *Biochem*, 1992, 282: 821-828.
- [16] PURUGGANAN M M, BRAAM J, FRY S C. The *Arabidopsis* TCH4 xyloglu can endotransglycosylase (substrate specificity, pH optimum, and cold tolerance)[J]. *Plant Physiology*, 1997, 115(1): 181-190.
- [17] CARABA R, LADO P, et al. Regulating effects of brassinosteroids and of sterols on growth and H^+ secretion in maize roots[J]. *Journal Plant Physiology*, 1984, 111: 221-225.
- [18] 徐智敏,何宝燕,李取生,等.盐分胁迫下两个苋菜品种对镉及主要渗透调节物质累积的差异[J].生态学杂志,2015,34(2):483-490.
XU Z M, HE B Y, et al. Differences between two amaranth cultivars in Cd and main osmotic adjustment substances accumulation under salt stress[J]. *Journal of Ecology*, 2015, 34(2): 483-490.
- [19] 周珩,郭世荣,邵慧娟,等.等渗 NaCl 和 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 胁迫对黄瓜幼苗生长和生理特性的影响[J].生态学报,2014,34(7):1 880-1 890.
ZHOU H, GUO S R, SHAO H J, et al. Effects of iso-osmotic $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ and NaCl stress on growth and physiological characteristics of cucumber seedlings[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(7): 1 880-1 890.
- [20] 胡文海,黄黎锋,毛伟华,等.油菜素内酯对黄瓜苗期叶片光合机构调节作用的研究[J].园艺学报,2006,33(4):762-766.
HU W H, HUANG L F, MAO W H, et al. Role of brassinosteroids in the regulation of photosynthetic apparatus in cucumber leaves[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2006, 33(4): 762-766.
- [21] MARCO F, CALVO E, et al. Physiological and molecular responses of pea plants to ozone stress[J]. *Recent Research Developments in Plant Molecular Biology*, 2003, 1: 67-77.
- [22] 周俊国,朱月林,刘正鲁,等. NaCl 胁迫对中国南瓜杂交种成株期根系生理生化特征的影响[J].西北植物学报,2007,27(10):2 052-2 058.
ZHOU J G, ZHU Y L, LIU Z L, et al. Roots physiological and biochemical characteristics of *Cucurbita moschata* hybrids at adult plant stage under NaCl stress[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*, 2007, 27(10): 2 052-2 058.

(编辑:裴阿卫)