

外源水杨酸对镉胁迫甜瓜幼苗生长与光合 气体交换和叶绿素荧光特性的影响

张永平, 陈幼源*, 杨少军, 许爽

(上海市农业科学院 园艺研究所, 上海市设施园艺技术重点实验室, 上海 201106)

摘要:以甜瓜品种‘哈密绿’为试验材料,采用基质栽培方式,研究了10~200 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 外源水杨酸(SA)对镉胁迫(100 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{Cd}^{2+}$)下甜瓜幼苗生长、叶绿素含量、光合气体交换参数和叶绿素荧光参数的影响,以探讨外源SA调控 Cd^{2+} 胁迫伤害的可行性。结果显示: Cd^{2+} 胁迫能显著影响甜瓜幼苗的生长和相关光合指标。适宜浓度外源SA能不同程度缓解甜瓜幼苗所受 Cd^{2+} 胁迫伤害,并以100 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SA处理效果最好,其显著促进了幼苗生长,提高了叶片叶绿素含量、净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)和气孔导度(G_s),以及PS II最大光化学效率(F_v/F_m)、PS II天线转化效率(F_v'/F_m')、实际光化学效率(Φ_{PSII})、光化学荧光猝灭系数(q_p)和光化学反应能量(P);显著降低了初始荧光(F_0)、非光化学荧光猝灭系数(NPQ)、天线热耗散能量(D)和非光化学反应耗散能量(E)。研究表明,外源SA缓解甜瓜幼苗 Cd^{2+} 胁迫伤害具有剂量效应,以100 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SA的效果最好,有利于甜瓜幼苗在 Cd^{2+} 胁迫下光合作用的维持,提高光合电子传递效率和对光能的捕获与转换,降低 Cd^{2+} 胁迫对植物的损伤,从而促进生长。

关键词:外源SA;甜瓜; Cd^{2+} 胁迫;植株生长;光合作用;叶绿素荧光特性

中图分类号: Q945.78

文献标志码: A

Effects of Exogenous Salicylic Acid on Seedling Growth, Photosynthetic and Chlorophyll Fluorescent Parameters in Melon Seedlings under Cadmium Stress

ZHANG Yongping, CHEN Youyuan*, YANG Shaojun, XU Shuang

(Horticultural Research Institute, Shanghai Academy of Agricultural Sciences, Shanghai Key Laboratory of Protected Horticultural Technology, Shanghai 201106, China)

Abstract: With melon variety ‘Hamilü’ as the tested material, we investigated the effects of 10~200 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ exogenous salicylic acid (SA) on melon seedlings growth, chlorophyll content, gas exchange parameters and chlorophyll fluorescence under cadmium (100 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{Cd}^{2+}$) stress by substrates culture. The results showed that: there were significant effects on the growth and photosynthesis function under cadmium stress. However, the best effect on the alleviation of Cd^{2+} stress damage was observed in the treatment of 100 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SA. At this concentration, the seedlings growth, chlorophyll content, net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), transpiration rate (T_r), photosystem II (F_v/F_m), excitation capture efficiency of open centers (F_v'/F_m'), actual photochemical efficiency (Φ_{PSII}), photochemical quenching coefficient (q_p) and the fraction of photochemical efficiency (P) in leaves were significantly increased, while

收稿日期: 2014-01-10; 修改稿收到日期: 2014-02-18

基金项目: 上海市科技成果转化项目(123919N1800); 上海市闵行区科技项目(2012MH102); 上海市西甜瓜产业体系项目

作者简介: 张永平(1976-), 女, 硕士, 助理研究员, 主要从事甜瓜栽培育种研究。E-mail: zyp123944@126.com

* 通信作者: 陈幼源, 研究员, 主要从事甜瓜栽培育种研究。E-mail: yy12@saas.sh.cn

minimal fluorescence (F_0), non-photochemical quenching coefficient (NPQ) and excess energy (E) were significantly decreased. The above results indicated that dosage effect of SA existed on the alleviation of Cd^{2+} stress in melon seedlings, and the best alleviating effect on Cd^{2+} stress damage was $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SA, which was favorable for the seedlings to maintain photosynthesis, improve photochemical electron transport efficiency, capture and converse solar energy thus improving melon growth.

Key words: exogenous salicylic acid; melon; cadmium stress; seedling growth; photosynthetic parameters; chlorophyll fluorescent parameters

镉(Cd)是植物生长发育的非必需元素,极小浓度即可产生较大危害^[1]。目前,随着采矿、冶炼工业的发展,以及农业生产中施用含Cd的肥料、灌溉含Cd的污水、污泥农用等,使得土壤Cd污染日益严重,且易于被植物吸收、富集,并通过食物链对动物和人类的健康造成威胁。Cd胁迫对植物本身也有毒害作用,它能够破坏植物细胞膜的结构与功能、抑制光合及呼吸过程,抑制其生长发育^[2-3]。

水杨酸(SA)是植物界广泛存在的一种小分子酚类物质,细胞内的信号传递分子,不仅可以调节植物的生长发育,还能诱导植物产生抗逆性,抵抗不良因素造成的伤害^[4]。外源SA能在一定程度上缓解重金属对植物造成的伤害。如适宜浓度外源SA能明显促进 Cr^{6+} 毒害条件下白菜种子的发芽指数、活力指数和幼苗生长^[5],显著缓解铅胁迫对小白菜幼苗生长的抑制^[6]; $10 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的SA预处理能不同程度地缓解 Cd^{2+} 胁迫对莴苣幼苗生长的抑制作用,提高叶绿素含量和促进光合作用^[7]。但关于外源SA对 Cd^{2+} 胁迫下甜瓜幼苗生长、光合作用和叶绿素荧光参数影响的研究尚鲜见报道。因此,本试验针对甜瓜生长发育及生产中存在的实际问题,研究不同SA浓度及处理时间对 Cd^{2+} 胁迫下甜瓜幼苗生长、叶绿素含量、光合气体交换参数和叶绿素荧光参数等相关指标的影响,以期从光合作用限制、PSII量子分配等角度探讨外源SA调控其 Cd^{2+} 胁迫伤害的可行性,为利用外源物质SA调控甜瓜等作物抗 Cd^{2+} 胁迫提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

供试甜瓜(*Cucumis melo* L.)品种为‘哈密绿’,种子由上海市农业科学院园艺研究所西甜瓜课题组提供。SA购买于上海国药集团,先用95%的乙醇溶解,后用蒸馏水配制 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的母液,4℃保存,用时按试验所需浓度进行稀释。 Cd^{2+} 供体为氯化镉($CdCl_2 \cdot 2.5H_2O$,国产分析纯)。

1.2 试验处理

试验在上海市农业科学院园艺研究所进行。挑选饱满的甜瓜种子浸种催芽,出芽后播种于直径10 cm、高10 cm的塑料营养钵中,以蛭石作基质。将营养钵放置于光照培养箱中进行幼苗培养,其温度设置为昼(30 ± 1)℃/夜(20 ± 1)℃,光照为12 h,光照强度为 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右,相对湿度为80%左右(用培养箱匹配的加湿器控制)。真叶展开后每2 d浇1/8浓度日本园试营养液1次,每株浇50 mL,3片真叶后每株浇80 mL。当幼苗具有3~4片真叶时,选取生长一致的幼苗进行处理。根据预备试验结果, $100 \text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ Cd^{2+} 为适合的胁迫浓度,它既对甜瓜幼苗产生胁迫作用,又不会造成严重的 Cd^{2+} 毒害。试验的SA浓度设置0(S_0)、10(S_1)、50(S_2)、100(S_3)和 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ (S_4)(含1/8浓度日本园试营养液)等5个水平,叶面喷施甜瓜幼苗,每株50 mL,连续进行4 d,以便甜瓜幼苗充分吸收SA;4 d后将SA处理的幼苗进行 $100 \text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 Cd^{2+} 胁迫,以喷施SA浓度为0、不进行 Cd^{2+} 胁迫的处理为对照(CK)。分别于 Cd^{2+} 胁迫5 d和10 d选取幼苗生长点下第2片完全展开叶测定叶绿素含量、气体交换参数和叶绿素荧光参数等指标,10 d后测定生长指标,每处理10株,3次重复。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 生长指标 用直尺测量幼苗株高(子叶节至生长点);利用游标卡尺测量茎粗,即子叶展开方向子叶节的直径;叶面积公式采用叶长×叶宽×0.66,叶长和叶宽的测定以最大值为基准^[8];用去离子水冲洗植株并吸干水分,称地上鲜重和地下鲜重。

1.3.2 叶绿素含量 参照李合生^[9]的方法进行。

1.3.3 气体交换参数 利用Li-6400光合仪(美国Li-COR公司生产)测定幼苗叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i),测定时光照强度约 $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, CO_2 浓度约为(400 ± 10) $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。

1.3.4 叶绿素荧光参数 先将各处理植株充分暗适应30 min以上,用PAM-2100型便携式荧光仪

(德国 Walz 公司)在室温下测定每株叶片暗适应下的初始荧光(F_0)和光系统 II (PS II)最大光化学效率(F_v/F_m);在 $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光量子通量下测定 PS II 有效光化学量子产量(F_v'/F_m')、光化学量子效率(Φ_{PSII})、光化学荧光猝灭(q_p)和非光化学荧光猝灭(NPQ)。在软件的 Kinetics 窗口检测各叶绿素荧光参数的动力学变化曲线,相应数据可直接从 Report 窗口导出^[10]。PS II 吸收光能分配百分率参照 Demmig-Adams 等^[11]报道的方法计算:

$$\text{天线热耗散百分率}(D) = 1 - F_v'/F_m'$$

$$\text{光化学反应百分率}(P) = q_p \times F_v'/F_m'$$

$$\text{PS II 反应中心非光化学耗散百分率}(E) = (1 - q_p) \times F_v'/F_m'$$

1.4 统计分析

每个指标测定重复 3 次,取平均值。数据采用 Origin 软件绘图,用 SPSS 统计软件对平均数用 Duncan 新复极差法进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 外源 SA 对 Cd^{2+} 胁迫下甜瓜幼苗生长的影响

如表 1 所示,与对照(CK)相比,单一 Cd^{2+} 胁迫处理(S_0)的甜瓜幼苗生长受到显著抑制,其株高、茎粗、叶面积、地上鲜重和地下鲜重分别显著下降了 26.74%、24.39%、34.84%、30.66%和 37.11%,其中地下鲜重下降幅度最大,即根系生长受抑制程度最大。外源 SA 处理均使幼苗在 Cd^{2+} 胁迫下的生长量增加,但不同浓度 SA 处理对甜瓜幼苗生长量积累的影响存在差异。其中, $10 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ (S_1)和 $50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ (S_2) SA 处理的各生长量与 S_0 差异不显著; $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ (S_3) SA 处理对 Cd^{2+} 胁迫

下甜瓜幼苗生长的促进作用最佳,其株高、茎粗、叶面积、地上鲜重和地下鲜重分别比 S_0 显著提高 36.29%、21.61%、37.70%、34.68%和 41.46%,但以上指标与 CK 相比均显著降低(株高除外);SA 浓度高于 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 后,幼苗生长量反而下降。由此可见, Cd^{2+} 胁迫处理显著抑制了甜瓜幼苗的生长,外源 SA 能有效缓解 Cd^{2+} 胁迫对甜瓜幼苗生长的抑制作用,且具有剂量效应,以 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SA 处理效果最好,但仍未能恢复到 CK 水平。

2.2 外源 SA 对 Cd^{2+} 胁迫下甜瓜幼苗叶绿素含量的影响

图 1, A~C 显示,与 CK 相比, S_0 处理甜瓜幼苗的叶片叶绿素总量(a+b)、叶绿素 a 和叶绿素 b 含量均显著降低。与 S_0 相比, S_2 、 S_3 和 S_4 处理均能显著提高 Cd^{2+} 胁迫下甜瓜幼苗叶片叶绿素含量,并以 S_3 处理叶绿素含量最高,其叶绿素 a+b、叶绿素 a 和叶绿素 b 含量在处理 5 d 时分别增加了 27.91%、25.97%和 27.37%,处理 10 d 时分别增加了 83.44%、66.49%、78.45%,但 S_3 处理的叶绿素 a/b 没有受到显著影响(图 1, D); S_1 处理与 S_0 处理无显著差异。以上结果说明外源 SA 以通过提高幼苗叶片内叶绿素含量来促进其光合作用进行,从而提高其对 Cd^{2+} 胁迫的抗性。

2.3 外源 SA 对 Cd^{2+} 胁迫下甜瓜幼苗光合气体交换参数的影响

图 2, A、B 和 D 表明,与 CK 相比, S_0 处理的甜瓜幼苗叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)均显著降低,处理 5 d 和 10 d 时分别降低 58.37%、38.33%、68.18%和 75.44%、59.11%、73.37%,即胁迫 10 d 比 5 d 下降幅度增大;与 S_0 相

表 1 外源 SA 对 Cd^{2+} 胁迫下甜瓜幼苗生长的影响

Table 1 Effects of exogenous SA on the growth of melon seedlings under Cd^{2+} stress

处理 Treatment	株高 Shoot height /cm	茎粗 Stem diameter /mm	叶面积 Leaf area /cm ²	地上鲜重 Shoot fresh weight/g	地下鲜重 Root fresh weight/g
CK	14.33±0.91 a	4.10±0.36 a	38.38±3.48 a	5.37±0.28 a	0.65±0.04 a
S_0	10.50±0.90 c	3.10±0.26 c	25.01±1.44 d	3.72±0.33 c	0.41±0.03 c
S_1	11.87±0.65 bc	3.13±0.20 c	25.20±1.96 d	3.79±0.35 c	0.47±0.03 c
S_2	12.17±0.81 bc	3.33±0.15 bc	28.41±2.13 cd	4.33±0.31 bc	0.50±0.05 bc
S_3	14.30±1.25 a	3.77±0.36 b	34.44±2.59 b	5.01±0.40 b	0.58±0.05 b
S_4	12.53±1.21 ab	3.43±0.32 bc	32.46±3.18 bc	4.99±0.37 b	0.52±0.05 bc

注:CK 为未经 SA 和 Cd^{2+} 处理, $S_0 \sim S_4$ 为先依次喷施 0、10、50、100 和 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SA,再经 $100 \text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 Cd^{2+} 胁迫处理;同列数值不同字母表示处理间差异达到 0.05 显著水平;下同。

Note:CK is the control without SA and Cd^{2+} treatment, $S_0 \sim S_4$ represent treatments sprayed by 0, 10, 50, 100 and $200 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SA respectively, then stressed with $100 \text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ Cd^{2+} ; Different letters in the same column indicate significant differences among treatments at 0.05 level. The same as below.

比, S_2 、 S_3 和 S_4 处理均能显著提高 Cd^{2+} 胁迫下甜瓜幼苗叶片 P_n 、 G_s 和 T_r (T_r 处理 5 d 时除外), 并以 S_3 处理效果最佳, 其在处理 5 d 和 10 d 时的 P_n 、 G_s 、 T_r 分别增加了 106.28%、42.26%、163.72% 和 191.22%、80.28%、159.15%; S_1 处理与 S_0 处理无显著差异。由图 2, C 可知, 胞间 CO_2 浓度 (C_i) 变化

较为复杂, S_0 处理甜瓜幼苗叶片在 5 d 时显著低于 CK, 在处理 10 d 显著高于 CK; 与 S_0 相比, 不同浓度 SA 处理幼苗叶片 C_i 在处理 5 d 时显著上升, 而在处理 10 d 时显著下降。综合以上指标分析可知, 外源 SA 能够有效缓解 Cd^{2+} 胁迫对甜瓜幼苗光合作用的抑制, 使之维持较高的光合速率。

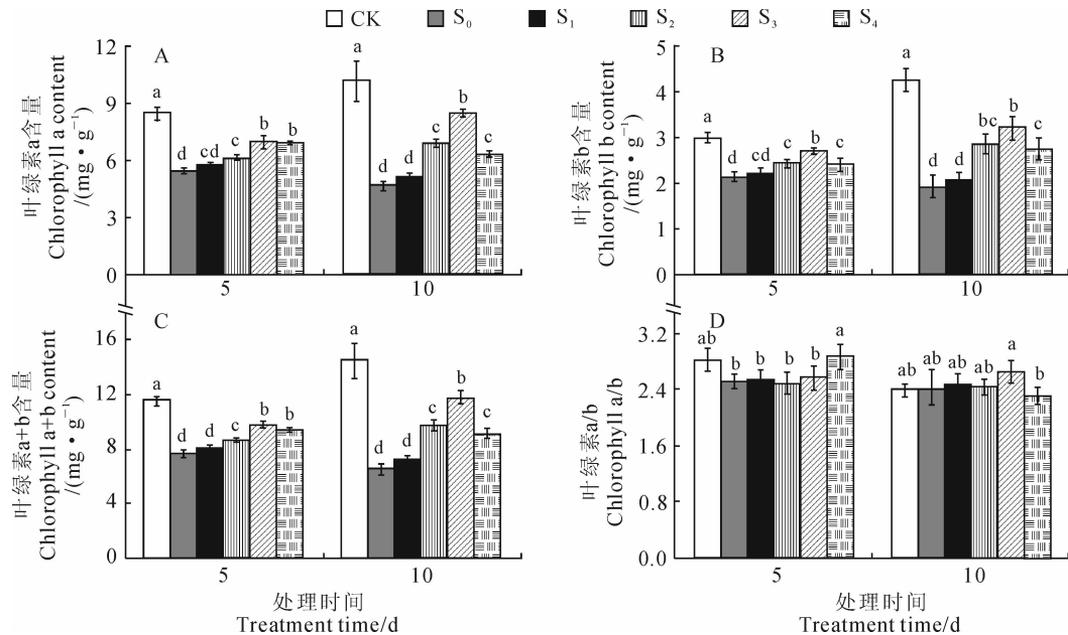


图 1 外源 SA 对 Cd^{2+} 胁迫下甜瓜幼苗叶绿素含量的影响

同期不同字母表示处理间差异达到 0.05 显著水平; 下同

Fig. 1 Effects of exogenous SA on chlorophyll content of melon seedlings under Cd^{2+} stress

The different normal letters during the same time indicate significant difference among treatments at 0.05 level; The same as below

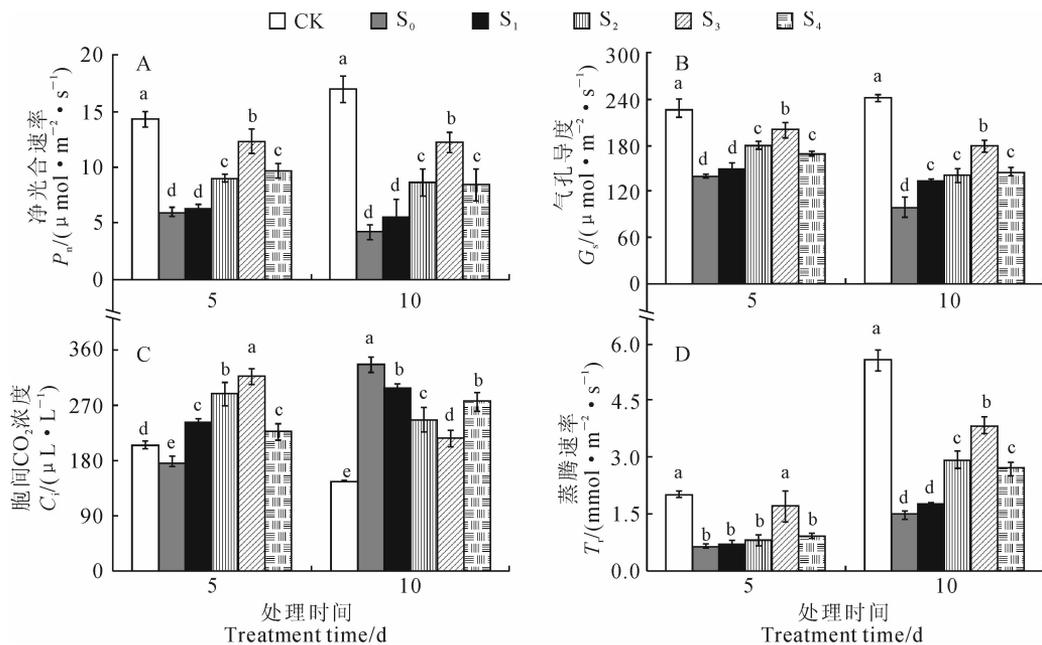


图 2 外源 SA 对 Cd^{2+} 胁迫下甜瓜幼苗气体交换参数的影响

Fig. 2 Effects of exogenous SA on photosynthetic parameters of melon seedlings under Cd^{2+} stress

2.4 外源 SA 对 Cd^{2+} 胁迫下甜瓜幼苗叶绿素荧光参数的影响

图 3, A 表明, 与 CK 相比, S_0 处理的甜瓜幼苗叶片初始荧光(F_0)显著上升, 在处理 5 d 和 10 d 时分别显著升高 25.57% 和 77.30%, 即胁迫 10 d 比 5 d 上升幅度增大; 与 S_0 相比, S_2 、 S_3 和 S_4 处理均能显著降低 Cd^{2+} 胁迫下甜瓜幼苗叶片 F_0 , 其中 S_3 处理效果最佳, 它在处理 5 d 和 10 d 时分别降低了 16.18% 和 39.71%; S_1 处理与 S_0 处理无显著差异。

F_v/F_m 代表 PS II 原初光能转化效率, 是光抑制程度的一个重要指标。由图 3, B 可以看出, S_0 处理显著降低了甜瓜幼苗的最大光化学效率(F_v/F_m), 在处理 5 d 和 10 d 时分别比 CK 降低了 19.41% 和 24.02%, 即胁迫 10 d 比 5 d 下降幅度增大; 不同浓度 SA 处理均能显著提高 Cd^{2+} 胁迫下甜瓜幼苗叶片 F_v/F_m , 并以 S_3 处理效果最佳, 它在处理 5 d 和 10 d 时分别比 S_0 显著上升了 21.71% 和 28.26%。图 3, C~E 显示, 光系统 II 光能捕获效率(F_v'/F_m')、实际光化学效率(Φ_{PSII})和光化学荧光猝灭(q_p)与 F_v/F_m

变化趋势基本一致。与 CK 相比, S_0 处理的甜瓜幼苗叶片 F_v'/F_m' 、 Φ_{PSII} 、 q_p 显著降低, 其在处理 5 d 和 10 d 时分别比 CK 降低了 28.70%、67.06%、33.30% 和 46.73%、82.75%、48.09%。与 S_0 相比, 不同浓度 SA 处理均能显著提高 Cd^{2+} 胁迫下甜瓜幼苗叶片 F_v'/F_m' 、 Φ_{PSII} 、 q_p , 其中 S_3 处理效果最佳, 它在处理 5 d 和 10 d 时分别上升了 26.28%、142.89%、44.73% 和 45.33%、225.21%、41.64%。

NPQ 反映的是 PS II 天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散的部分。由图 3, F 可知, 与 CK 相比, S_0 处理的甜瓜幼苗叶片 NPQ 显著上升, 处理 5 d 和 10 d 时, 分别升高了 100.37% 和 228.24%, 即胁迫 10 d 比 5 d 上升幅度增大; 与 S_0 相比, 不同浓度 SA 处理均能显著降低 Cd^{2+} 胁迫下甜瓜幼苗叶片 NPQ (S_1 胁迫 5 d 除外), 其中 S_3 处理效果最佳, 处理 5 d 和 10 d 时, 分别降低了 34.18% 和 33.28%。

以上结果表明, Cd^{2+} 胁迫使甜瓜幼苗明显受到光抑制, 外源 SA 不同程度地提高了甜瓜幼苗的

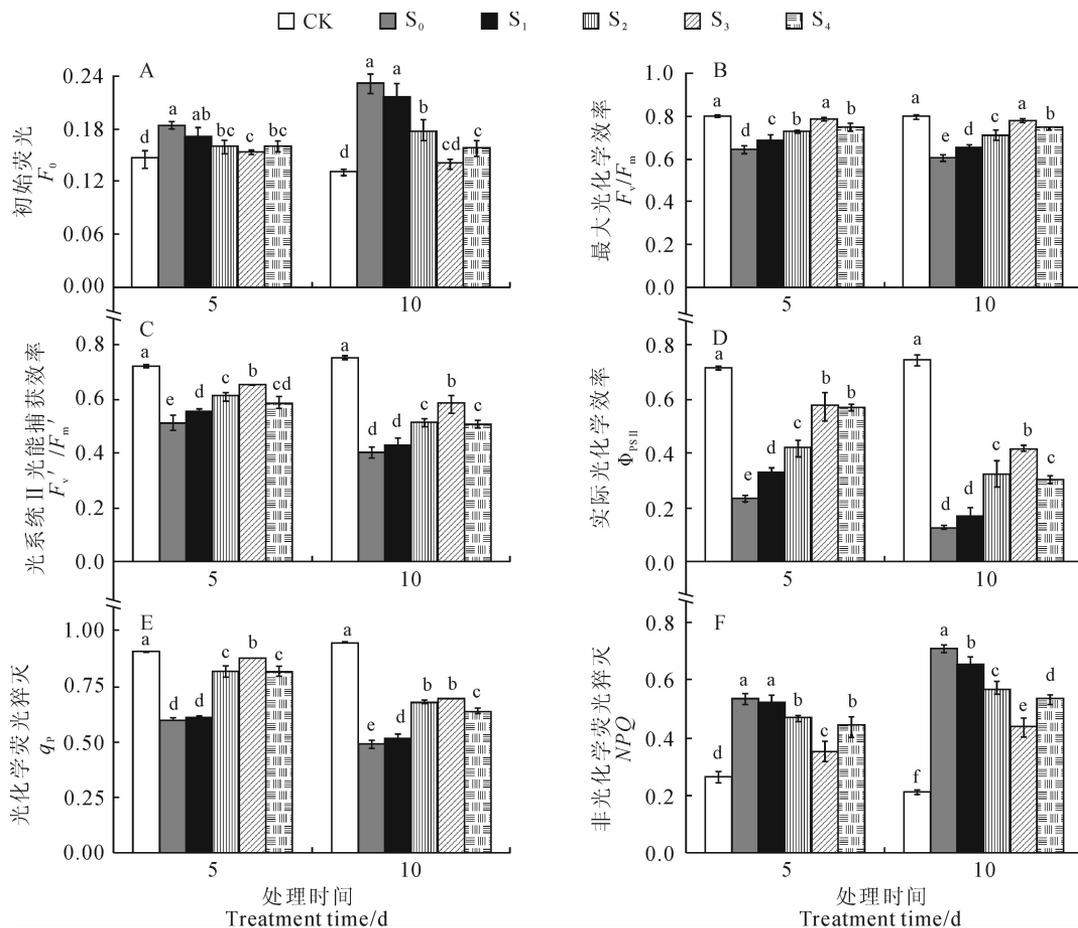


图 3 外源 SA 对 Cd^{2+} 胁迫下甜瓜幼苗叶绿素荧光参数的影响

Fig. 3 Effects of exogenous SA on chlorophyll fluorescent parameters in melon seedlings under Cd^{2+} stress

F_v/F_m 、 F_v'/F_m' 、 Φ_{PSII} 和 q_p , 并降低了 F_0 和 NPQ , 使光抑制程度显著降低。

2.5 外源 SA 对 Cd^{2+} 胁迫下甜瓜幼苗吸收光能分配的影响

P 表示 PS II 用于光化学反应的能量。由图 4, A 可以看出, 与 CK 相比, S_0 处理的甜瓜幼苗叶片 P 在处理 5 d 和 10 d 时分别显著下降了 52.45% 和 72.33%, 即胁迫 10 d 比 5 d 降低幅度增大; 与 S_0 相比, 不同浓度 SA 处理均能显著提高 Cd^{2+} 胁迫下甜瓜幼苗叶片 P , 并以 S_3 处理效果最佳, 它在处理 5 d 和 10 d 时分别显著上升了 82.78% 和 105.62%。同时, D 表示 PS II 吸收光能用于天线色素耗散的能量。与 P 的变化趋势相反, 与 CK 相比, S_0 处理的甜瓜幼苗叶片 D 显著上升, 其在处理 5 d 和 10 d 时分别显著提高了 74.67% 和 139.95%, 即胁迫 10 d 比 5 d 上升幅度增大; 与 S_0 相比, 不同浓度 SA 处理均能降低 Cd^{2+} 胁迫下甜瓜幼苗叶片 D , 其中 S_3 处

理下降幅度最大, 它在处理 5 d 和 10 d 时分别显著降低了 27.90% 和 30.13% (图 4, B)。另外, 非光化学反应耗散的能量 (E) 与 D 变化趋势基本一致, S_0 胁迫处理甜瓜幼苗叶片 E 比 CK 显著上升; 与 S_0 相比, 不同浓度 SA 处理均能降低 Cd^{2+} 胁迫下甜瓜幼苗叶片 E 值 (图 4, C)。以上结果说明, 外源 SA 能够促进 Cd^{2+} 胁迫下吸收的光能中用于光化学反应的能量比例增加, 从而提高了对甜瓜幼苗叶片光合活性。

3 讨论

有研究表明, 一定浓度的 Cd^{2+} 胁迫使植物生长受到抑制, 生物量积累下降^[12-13]。在农业生产上, 已经发现施用外源 SA 可以在盐害、高温和重金属胁迫等逆境条件下促进植株生长^[4,6,14]。本试验表明, Cd^{2+} 胁迫后甜瓜幼苗生物量积累受到明显抑制, 其中地下鲜重下降幅度最大, 即根系生长受抑制程度最大; 外源 SA 可以有效缓解 Cd^{2+} 胁迫对甜瓜幼苗生长的抑制作用, 其中以 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SA 处理的缓解效果最好。这与任艳芳等^[15] 在莴苣上的研究结果基本一致。

叶绿素含量是反映光合强度的重要指标, 植物受到胁迫时, 各种生理过程都会受到影响, 会直接或间接地影响到叶绿素的含量^[16]。本研究结果表明, 甜瓜幼苗叶绿素含量在 Cd^{2+} 胁迫后显著下降, 可能是因为合成系统受阻, 原有叶绿素受到破坏所致; 外源 SA 有助于维持甜瓜叶片叶绿素含量及构成的稳定性, 这与植株净光合速率的显著提高呈现高度正相关, 可能是外源 SA 维持了类囊体膜的稳定性, 优化了光合电子传递途径, 从而提高了能量利用效率^[17]。

光合作用是植物叶片对光能吸收、传递和利用的过程。在逆境胁迫下, 引起植物叶片光合速率 P_n 下降的主要因素包括由于气孔的部分关闭导致的气孔限制和叶肉细胞光合活性的下降导致的非气孔限制两类^[18]。如果 G_s 下降, 而 C_i 上升, 则光合速率下降应是非气孔因素所致, G_s 和 C_i 同时下降则证明光合速率的下降主要是由气孔因素引起的^[19]。本研究表明, Cd^{2+} 胁迫 5 d 时, 甜瓜幼苗叶片 P_n 、 G_s 和 C_i 明显下降, 表明在 Cd^{2+} 胁迫的一定时期内, 植株叶片气孔扩散阻力增加, 气孔导度降低, 吸收 CO_2 量减少, 从而导致 P_n 降低, 气孔限制是 Cd^{2+} 胁迫下甜瓜幼苗光合速率降低的主要因素; Cd^{2+} 胁迫 10 d 时, 甜瓜幼苗叶片 G_s 下降, C_i 升高, 说明此时非气孔限制成为影响光合速率的主要因素, 这与叶绿素

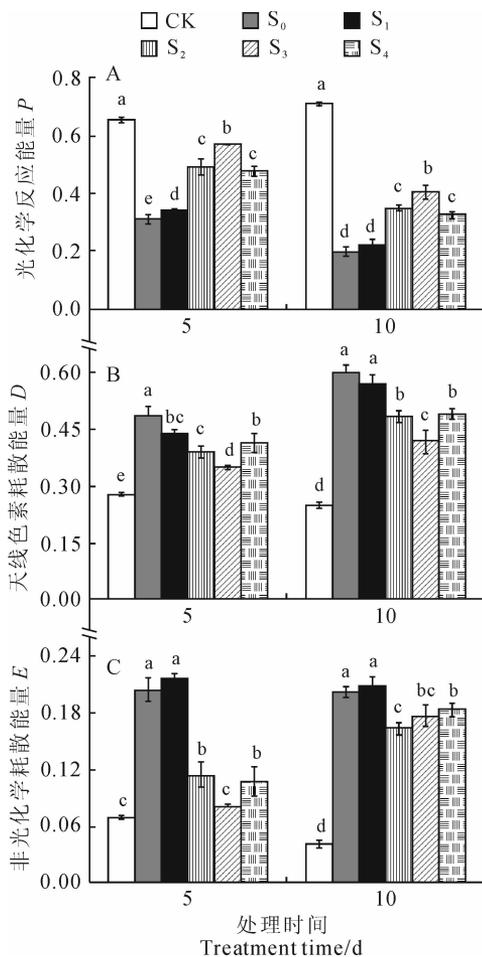


图 4 外源 SA 对 Cd^{2+} 胁迫下甜瓜幼苗吸收光能分配的影响
Fig. 4 Effects of exogenous SA on the allocation of absorbed light of melon seedlings under Cd^{2+} stress

含量的下降趋势也相一致。而外源 SA 处理能减缓 Cd^{2+} 胁迫下甜瓜幼苗叶片 P_n 、 G_s 和 T_r 的下降幅度,处理 10 d 时 C_i 的升高幅度也显著降低,表明外源 SA 处理可以缓解 Cd^{2+} 胁迫对甜瓜幼苗叶片光合作用的非气孔限制,抑制甜瓜叶肉细胞光活性的下降,维持了叶片较高的光合速率。这与 Shi 等^[20]的外源 SA 对 Cd^{2+} 胁迫下大麻幼苗光合特性影响的试验结果基本一致。

叶绿素荧光是探测和分析植物光合功能的重要手段,为研究光系统及其电子传递过程提供了丰富的信息,是研究植物光合生理状况以及植物与逆境胁迫关系的理想探针^[21]。逆境胁迫后, F_0 下降被认为与叶黄素循环有关, F_0 上升表明 PS II 反应中心失活^[22]。在本研究中, Cd^{2+} 胁迫下甜瓜幼苗叶片的 F_0 上升和 F_v/F_m 下降,说明 Cd^{2+} 胁迫引起甜瓜幼苗光抑制现象发生,抑制了 PS II 的活性^[23]。另外, Cd^{2+} 胁迫下甜瓜叶片的 F_v'/F_m' 、 Φ_{PSII} 和 q_p 下降,导致 PS II 受体一侧的 QA 向 QB 的电子传递受到抑制,光合电子传递以分子态氧为受体的支路反应增强,PS II 反应中心捕获激发能效率下降^[24]。 NPQ 上升说明甜瓜幼苗在 Cd^{2+} 胁迫下有增加热耗散的趋势来避免逆境下的光抑制现象,这与钱永强等^[25]对 Cd^{2+} 胁迫下银芽柳的叶绿素荧光特性研究结

果一致。同时,不同浓度外源 SA 处理中,100 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SA 处理的甜瓜幼苗叶片 F_v/F_m 、 F_v'/F_m' 、 Φ_{PSII} 和 q_p 比单一 Cd^{2+} 胁迫处理显著升高,还伴有 F_0 和 NPQ 显著下降,说明外源 SA 可能通过启动叶黄素循环的热耗散机制减轻 Cd^{2+} 胁迫引起的光抑制,增强了光化学能的形成,从而有效缓解了 Cd^{2+} 胁迫对甜瓜幼苗光合机构的伤害,维持了 PS II 的正常功能。

植物对光能的利用分为三部分,一是用于光化学反应的能量 P ,二是在天线色素耗散的能量 D ,三是非光化学反应耗散的能量 E ^[26]。与对照相比,本研究的甜瓜幼苗光化学反应能量 P 经 Cd^{2+} 胁迫后下降,且随着胁迫时间的延长,下降幅度增大,而 D 的变化趋势相反;同时,不同浓度的 SA 处理抑制了 Cd^{2+} 胁迫下 P 的下降和 D 的上升,表明 SA 处理促进了 Cd^{2+} 胁迫甜瓜幼苗叶片光能利用效率和 PS II 反应中心的开放比例,从而促进天线色素中激发能向光化学反应的转移。

综上所述,外源 SA 缓解甜瓜幼苗 Cd^{2+} 胁迫具有剂量效应,并以 100 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SA 的效果最好,可以提高其净光合速率,从而增强植株对 Cd^{2+} 胁迫环境的适应能力,增加甜瓜幼苗生物量,有效缓解 Cd^{2+} 胁迫伤害。

参考文献:

- [1] BOUZID N, YOUCEF D. Cadmium accumulation in *Atriplex halimus* subsp. *Schweinfurthii* and its influence on growth, proline, root hydraulic conductivity and nutrient uptake[J]. *Flora-Morphology, Distribution, Function Ecology of Plants*, 2009, **204**(4): 316–324.
- [2] MILONE T M, SGHERRI C, CLIJSTERS H, et al. Antioxidative responses of wheat treated with realistic concentration of cadmium[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2003, **50**(3): 265–276.
- [3] ZHANG J(张杰), LIANG Y CH(梁永超), LOU Y SH(娄运生), et al. Effect of cadmium on photosynthesis parameters, leaf soluble sugar and plant growth in two rice cultivars[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science* (植物营养与肥料学报), 2005, **11**(6): 774–780(in Chinese).
- [4] YANG L(杨岚), SHI SH(师帅), WANG H J(王红娟), et al. Effects of salicylic acid on heat-resistance of *Dendrobium officinale* seedling under high temperature stress[J]. *Acta Bot. Boreali-Occident. Sin.* (西北植物学报), 2013, **33**(3): 534–540(in Chinese).
- [5] ZHAO Y Y(赵雨云), ZHOU J H(周剑红), LUO Y(骆鹰), et al. Mitigative effects of exogenous salicylic acid on cabbage seed under chromium stress[J]. *China Seed Industry* (中国种业), 2008, (8): 43–44(in Chinese).
- [6] XIA J H(夏瑾华), YE L M(叶利民), YU X F(俞晓凤). Induction of salicylic acid on resistance to Pb stress in *Brassica rapa* var. *chinensis*[J]. *Subtropical Plant Science* (亚热带植物科学), 2012, **41**(1): 36–38(in Chinese).
- [7] REN Y F(任艳芳), HE J Y(何俊瑜). Effects of exogenous salicylic acid on photosynthesis in lettuce seedlings under cadmium stress[J]. *Journal of Jiangsu Agriculture Science* (江苏农业科学), 2010, **38**(2): 156–158(in Chinese).
- [8] WANG J P(王加蓬), CAI H J(蔡焕杰), WANG J(王健), et al. Study on dynamic change and growth model of leaf area in initial flowing period for drip-irrigated muskmelon under mulch film in greenhouse[J]. *Water Saving Irrigation* (节水灌溉), 2009, (1): 27–30(in Chinese).
- [9] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 167–169.

- [10] CHEN X B(陈新斌), SUN J(孙 锦), GUO SH R(郭世荣), *et al.* Effects of the dithiothreitol on activate oxygen metabolism and chlorophyll fluorescence in spinach leaves under seawater stress[J]. *Acta Horticulturae Sinica* (园艺学报), 2012, **39**(12): 2 457—2 467(in Chinese).
- [11] DEMMIG-ADAMS B, ADAMS W W, BARKER D H, *et al.* Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation[J]. *Physiology Plant*, 1996, **98**(2): 253—264.
- [12] YU F M(于方明), QIU R L(仇荣亮), TANG Y T(汤叶涛), *et al.* Effects of cadmium on the growth and nitrogen metabolism in *Brassica chinensis*[J]. *Environmental Science* (环境科学), 2008, **29**(2): 506—511(in Chinese).
- [13] ZHOU X H(周晓红), WANG G X(王国祥), FENG B B(冯冰冰). Influence of the growth and photosynthetic characteristics of *Potamogeton crispus* in light[J]. *Ecology and Environment* (生态环境), 2008, **17**(4): 1 342—1 347(in Chinese).
- [14] WANG Y P(王玉萍), DONG W(董 雯), ZHANG X(杨 茜), *et al.* Effects of salicylic acid on seed germination and physiological characters of cauliflower seedlings under salt stress[J]. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), 2012, **21**(1): 213—219(in Chinese).
- [15] REN Y F(任艳芳), HE J Y(何俊瑜), LIU CH(刘 畅), *et al.* Effects of Cd stress on seedling growth and activities in antioxidant enzymes of lettuce[J]. *Ecology and Environmental Sciences* (生态环境学报), 2009, **18**(2): 494—497(in Chinese).
- [16] WU X X(吴雪霞), ZHU Y L(朱月林), CHEN J L(陈建林). Effects of exogenous nitric oxide on seedling growth of tomato under NaCl stress[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2006, **26**(6): 1 206—1 211(in Chinese).
- [17] LI N(李 宁), WANG M Y(王美月), SUN J(孙 锦), *et al.* Effects of exogenous 24-epibrassinolide on growth and photosynthesis of tomato seedlings under low light stress[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2013, **33**(7): 1 395—1 402(in Chinese).
- [18] BERRY J A, DOWNTON W J S. Environmental regulation of photosynthesis[M]//GOVINDJEE. Photosynthesis (Vol 1982). New York: Academic Press, 1982: 263—343.
- [19] FARQUHAQ G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Ann. Rev. Plant Physiology*, 1982, **33**: 317—345.
- [20] SHI G R, CAI Q S, LIU Q Q, *et al.* Salicylic acid-mediated alleviation of cadmium toxicity in hemp plants in relation to cadmium uptake, photosynthesis, and antioxidant enzymes[J]. *Acta Physiology Plant*, 2009, **31**(5): 969—977.
- [21] LIN SH Q(林世青), XU CH H(许春辉), ZHANG Q D(张其德), *et al.* Some application of chlorophyll fluorescence kinetics to plant stress physiology to ecology and agricultural modernization[J]. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 1992, **9**(1): 1—17(in Chinese).
- [22] DEMMIG, ADAMS B, ADAMS W W. Photo protection and other responses of plants to high light stress[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1992, **43**: 599—626.
- [23] ZHU X C, SONG F B, XU H W. Arbuscular mycorrhizae improves low temperature stress in maize via alteration in host water status and photosynthesis[J]. *Plant Soil*, 2010, **331**: 129—137.
- [24] ZHAO Y(赵 滢), AI J(艾 军), WANG ZH X(王振兴), *et al.* Effects exogenous nitric oxide on chlorophyll fluorescence and antioxidant enzymes activity in amur grape (*Vitis amurensis rupr*) leaves under salt stress[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences* (核农学报), 2013, **27**(6): 867—872(in Chinese).
- [25] QIAN Y Q(钱永强), ZHOU X X(周晓星), HAN L(韩 蕾), *et al.* Rapid light-response curves of PS II chlorophyll fluorescence parameters in leaves of *Salix leucoptithecia* subjected to cadmium stress[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2011, **20**(3): 6 134—6 142(in Chinese).
- [26] ZHOU Y H(周艳虹), HUANG L F(黄黎锋), YU J Q(喻景权), *et al.* Effects of sustained chilling and low light on gas exchange, chlorophyll fluorescence quenching and absorbed light allocation in cucumber leaves[J]. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology* (植物生理与分子生物学学报), 2004, **30**(2): 153—160(in Chinese).