

# 外源水杨酸对 NaCl 胁迫下番茄幼苗光合特性的影响

杨凤军<sup>1</sup> 李天来<sup>2\*</sup> 宿越<sup>2</sup> 臧忠婧<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>黑龙江八一农垦大学农学院, 黑龙江大庆 163319; <sup>2</sup>沈阳农业大学园艺学院, 辽宁省设施园艺重点实验室, 辽宁沈阳 110866)

**摘要:** 采用营养液栽培, 研究了外源水杨酸对 NaCl 胁迫下番茄叶片光合作用和叶绿素荧光参数的影响。结果表明: 在 NaCl 胁迫条件下进行 SA 处理, 番茄叶片净光合速率 (Pn)、气孔导度 (Gs) 均较 NaCl 胁迫条件下未加 SA 处理有明显的增加。SA 处理减缓了细胞间隙 CO<sub>2</sub> 浓度 (Ci)、气孔限制值 (Ls) 的升降速度。外源 SA 减小了 NaCl 胁迫下番茄叶片叶绿素含量、PS II 原初光能转换效率 (Fv/Fm)、PS II 的潜在活性 (Fv/Fo)、光合电子传递量子效率 (ΦPS II)、叶绿素光化学猝灭系数 (qP) 的下降以及初始荧光 (Fo)、非光化学猝灭系数 (NPQ) 的升高。说明外源 SA 对 NaCl 胁迫下番茄叶片光合系统的破坏具有保护作用。

**关键词:** 番茄; 水杨酸; NaCl 胁迫; 光合作用; 叶绿素荧光参数

中图分类号: S641.2 文献标识码: A 文章编号: 1000-6346 (2012) 22-0035-06

## Effects of Salicylic Acid on Photosynthesis Characteristics of Tomato Seedlings during NaCl Stress

YANG Feng-jun<sup>1</sup>, LI Tian-lai<sup>2\*</sup>, SU Yue<sup>2</sup>, ZANG Zhong-jing<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>College of Agronomy, Heilongjiang Bayi Agricultural University, Daqing 163319, Heilongjiang, China; <sup>2</sup>College of Horticulture, Shenyang Agricultural University, Liaoning Province Key Laboratory of Protected Horticulture, Shenyang 110866, Liaoning, China)

**Abstract:** Effects of exogenous salicylic acid (SA) on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) leaves under NaCl stress were studied. The results showed that under NaCl stress with SA treatment the levels of net photosynthetic rate (Pn) and stomatal conductance (Gs) increased more obviously than the control without SA, and the increasing or decreasing rate of intercellular CO<sub>2</sub> (Ci) concentration and stomatal limitation value (Ls) were faster than that of the control without SA too. The SA treatment inhibits the decreases of chlorophyll contents, intrinsic photochemical efficiency of PS II (Fv/Fm), potential activity of PS II (Fv/Fo), quantum yield of PS II (ΦPS II), chlorophyll photochemical quenching (qP); and the increases in original fluorescence (Fo) and chlorophyll non-photochemical quenching (NPQ). These results suggest that SA has protective role against the damage of photosynthetic system under NaCl stress.

收稿日期: 2012-02-05; 接受日期: 2012-04-22

基金项目: 国家“十一五”科技支撑计划项目 (2006BAD07B04), 辽宁省“十一五”重大项目 (2006215001)

作者简介: 杨凤军, 男, 副教授, 专业方向: 园艺作物逆境生理, E-mail: yangfengjun@126.com

\* 通讯作者 (Corresponding author): 李天来, 男, 教授, 博士生导师, 专业方向: 设施园艺与蔬菜栽培生理, E-mail: tianlaili@126.com

《中国蔬菜》学术论文下载 [www.cnveq.or](http://www.cnveq.or)

**Key words:** Tomato; Salicylic acid; NaCl stress; Photosynthesis; Chlorophyll fluorescence

近年来,随着国内外设施园艺的快速发展,设施内土壤次生盐渍化不断加重,蔬菜的产量逐年下降,已成为困扰我国设施蔬菜生产的突出问题。番茄(*Lycopersicon esculentum* Mill.)是我国设施栽培的主要蔬菜种类之一,设施土壤盐渍化的发生常导致番茄产量和品质下降。因此如何提高番茄的耐盐性对于实现设施番茄的稳定生产具有重要的现实意义。

光是植物光合作用的唯一能量来源,是植物生命活动的基础。盐胁迫是通过抑制为植物提供物质的光合作用进而影响植物的生长。水杨酸(SA)是植物体内可自身合成的一种类似植物激素的简单酚类化合物,作为植物内源信号分子参与调节植物的许多生理过程(孟雪娇等,2010)。目前,已陆续发现SA能提高植物对盐胁迫等非生物逆境的抗性(李国靖和周燮,2001;杨瑞红等,2009;何俊瑜和任艳芳,2010;张志刚和尚庆茂,2010;王玉萍等,2012)。外源SA能否提高NaCl胁迫下植物的光合作用能力、增强其耐盐性的报道还不多见。本试验研究了外源SA对NaCl胁迫下番茄幼苗光合作用以及叶绿素荧光参数的影响,以期探讨SA与番茄耐盐性机制之间的关系,为生产实践中降低逆境伤害提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验方法

试验于2008年在沈阳农业大学工厂化高效农业工程技术中心科研基地的日光温室内进行。供试番茄品种为辽园多丽。3月22日育苗,当植株长至四叶一心时选取生长一致的植株移入Hogland营养液中,恢复生长5d后用 $100\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  NaCl进行处理。在NaCl处理前一天9:00,开始对样品进行外源水杨酸的单株喷施,以纸板做隔离,叶面均匀附着液膜微滴为准。用不同浓度的水杨酸溶液(水溶)喷洒叶片,以清水为对照(CK)。每个处理30株(1个水培槽),3次重复,随机排列。设5个处理:CK(清水)、T1( $100\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  NaCl)、T2( $100\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  NaCl+ $100\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$  SA)、T3( $100\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  NaCl+ $300\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$  SA)、T4( $100\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  NaCl+ $500\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$  SA)。

### 1.2 测定项目

1.2.1 叶绿素含量的测定 在NaCl处理0、3、6、9、12d取番茄植株第4片叶剪碎,用乙醇:丙酮为1V:1V的混合液提取叶绿素,用CARY100Scan紫外/可见分光光度计测定叶绿素含量。

1.2.2 光合指标的测定 在NaCl处理的0、3、6、9、12d的9:00~10:00,用LI-6400型光合测定仪测定番茄植株第4片叶的净光合速率( $P_n$ )、细胞间隙 $\text{CO}_2$ 浓度( $C_i$ )和气孔导度( $G_s$ ),并根据叶片气孔限制值( $L_s$ )= $1-C_i/C_a$ 计算 $L_s$ ,其中 $C_a$ 表示大气 $\text{CO}_2$ 浓度。光合有效辐射强度均为 $600\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (人工光源), $\text{CO}_2$ 浓度均为室内自然浓度( $450\pm 150$ ) $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。每次每处理测定5株。

1.2.3 荧光参数的测定 在NaCl处理12d的凌晨5:00时,用LI-6400便携式光合测定系统荧光测定探头测定各处理番茄植株第4片叶的 $F_0$ (初始荧光)、 $F_v/F_m$ (原初光能转化效率);8:00时测定 $\Phi_{PSII}$ (实际光化学量子效率)、 $qP$ (光化学猝灭系数)、非光化学猝灭系数(NPQ)等荧光参数。每处理测定5株。

## 2 结果与分析

### 2.1 NaCl胁迫下水杨酸处理对番茄幼苗叶绿素含量的影响

叶绿素含量是反映光合强度的重要指标。如图1所示,NaCl胁迫下番茄幼苗的叶绿素含量与对照相比均有所下降。NaCl胁迫条件下,SA处理显著减缓了叶绿素含量的下降,SA浓度为

500 mg · L<sup>-1</sup> 时的效果较明显, 在处理 12 d 时与对照相比降幅为 20.91%, 比单纯 NaCl 处理降幅减少了 9.09 个百分点。表明 SA 可维持番茄叶片中较高的叶绿素含量, 对维持 NaCl 胁迫下番茄较高的光合效率有一定的促进作用。

## 2.2 NaCl 胁迫下水杨酸处理对番茄幼苗植株净光合速率 (Pn)、气孔导度 (Gs)、细胞间隙 CO<sub>2</sub> 浓度 (Ci)、气孔限制值 (Ls) 的影响

在 NaCl 胁迫条件下, 番茄幼苗的 Pn、Gs 随着胁迫时间的延长呈现显著降低的趋势, 而对照则基本保持稳定 (图 2-a、b)。经 SA 处理的植株 Pn、Gs 下降速度明显比未经 SA 处理的下降缓慢, 并且对于不同浓度的 SA 处理, 500 mg · L<sup>-1</sup> 对减缓番茄叶片 Pn、Gs 下降速度的效果更为明显。表明 NaCl 胁迫导致番茄叶片 Pn、Gs 下降, 而 SA 处理减缓了其下降的速度, 可使 NaCl 胁迫下番茄幼苗的光合效率保持在较高水平。

如图 2-c、d 所示, 在 NaCl 胁迫下, 番茄幼苗的 Ci 随着胁迫时间的延长呈现先下降后上升的趋势; 而 Ls 则与之相反, 呈现先上升后下降的趋势。在胁迫的第 3 天, 各处理 Ci 降至最低, Ls 则升到最高, SA 处理显著减缓了 Ci 降低和 Ls 上升的程度, 其中 500 mg · L<sup>-1</sup> 的 SA 处理效果较为明显。在 NaCl 胁迫 12 d 时, 与对照相比, 浓度为 0、100、300、500 mg · L<sup>-1</sup> 的 SA 处理的 Ci 降幅分别为 21.25%、13.40%、12.58%、9.61%, Ls 增幅分别为 27.79%、19.34%、13.75%、9.34%。表明 SA 处理可明显缓解 NaCl 胁迫对番茄植株的气孔限制与非气孔因素的限制。

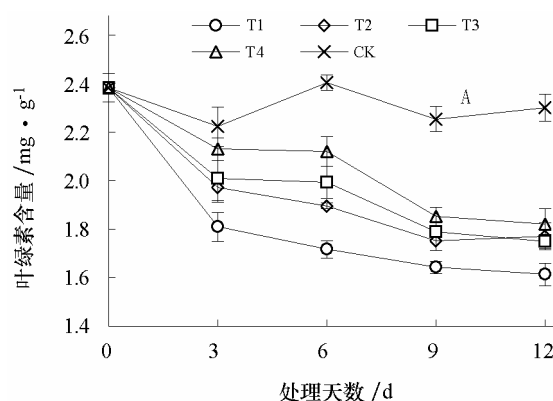


图 1 不同浓度 SA 处理对 NaCl 胁迫下番茄幼苗叶片叶绿素含量的影响

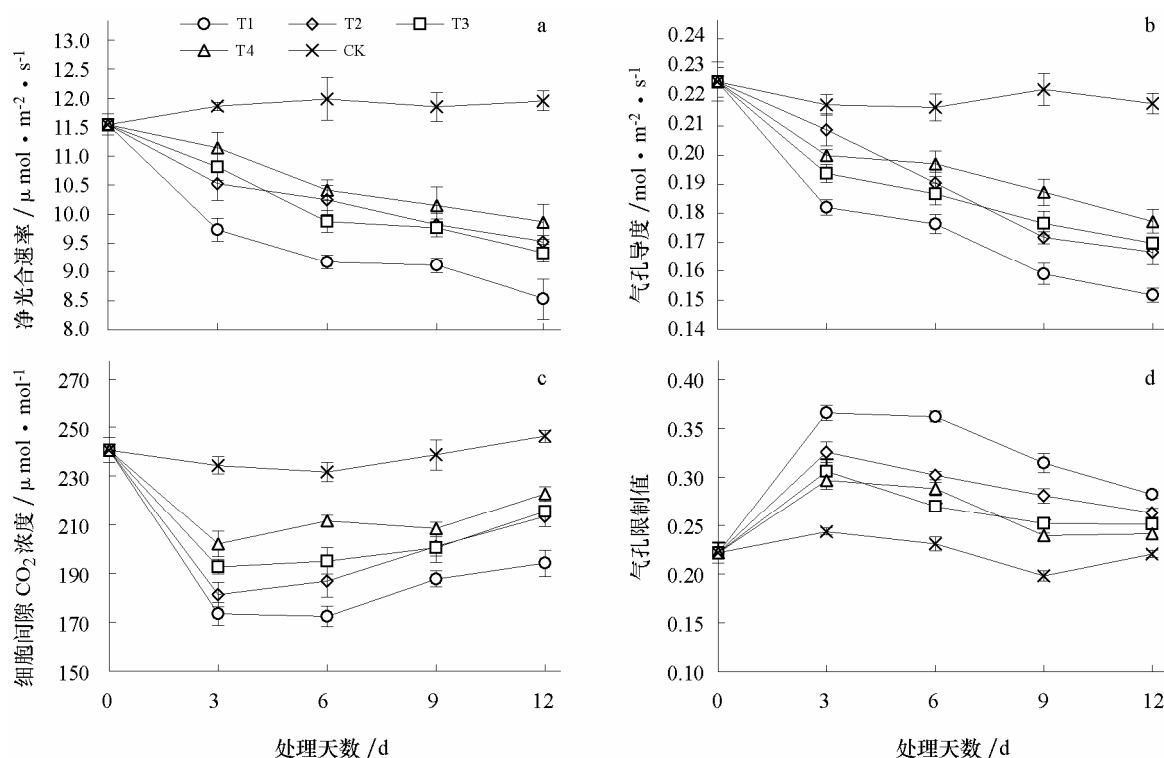


图 2 不同浓度 SA 处理对 NaCl 胁迫下番茄幼苗叶片净光合速率、气孔导度、细胞间隙 CO<sub>2</sub> 浓度、气孔限制值的影响

### 2.3 NaCl胁迫下水杨酸处理对番茄幼苗叶片叶绿素荧光参数的影响

$F_v/F_m$  表示光照条件下开放的 PS II 反应中心的能量捕获效率。 $F_v/F_o$  代表 PS II 潜在的活性。由图 3-a、b 可以看出, 与对照相比, 在 NaCl 胁迫下各处理  $F_v/F_m$  和  $F_v/F_o$  显著降低, SA 处理可以明显减小  $F_v/F_m$  和  $F_v/F_o$  的下降程度, 其中  $500 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$  的 SA 处理效果较明显。NaCl 胁迫使番茄幼苗的  $F_o$  显著升高 (图 3-c), 与对照相比 T1 升幅为 19.76%, 而 SA 处理明显地抑制了  $F_o$  升高,  $500 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$  的 SA 处理效果较好, 与对照相比 T4 升幅为 8.08%, 比 T1 升幅减少了 11.68 个百分点。

$\Phi \text{PS II}$  代表光合电子传递的量子效率。NaCl 胁迫导致番茄叶片  $\Phi \text{PS II}$  显著降低 (图 3-d), 而 SA 处理可以明显缓解  $\Phi \text{PS II}$  的下降, 其中  $500 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$  SA 处理对  $\Phi \text{PS II}$  下降的缓解效果明显。 $qP$  反映 PS II 天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额。由图 3-e 可知, NaCl 胁迫下, 番茄叶片的  $qP$  显著降低, 而 SA 处理可以缓解  $qP$  的下降, 其中  $500 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$  SA 处理对  $qP$  的下降的缓解效果明显, 与对照相比 T4 的降幅为 5.43%, 比 T1 的降幅减少了 4.14 个百分点。NPQ

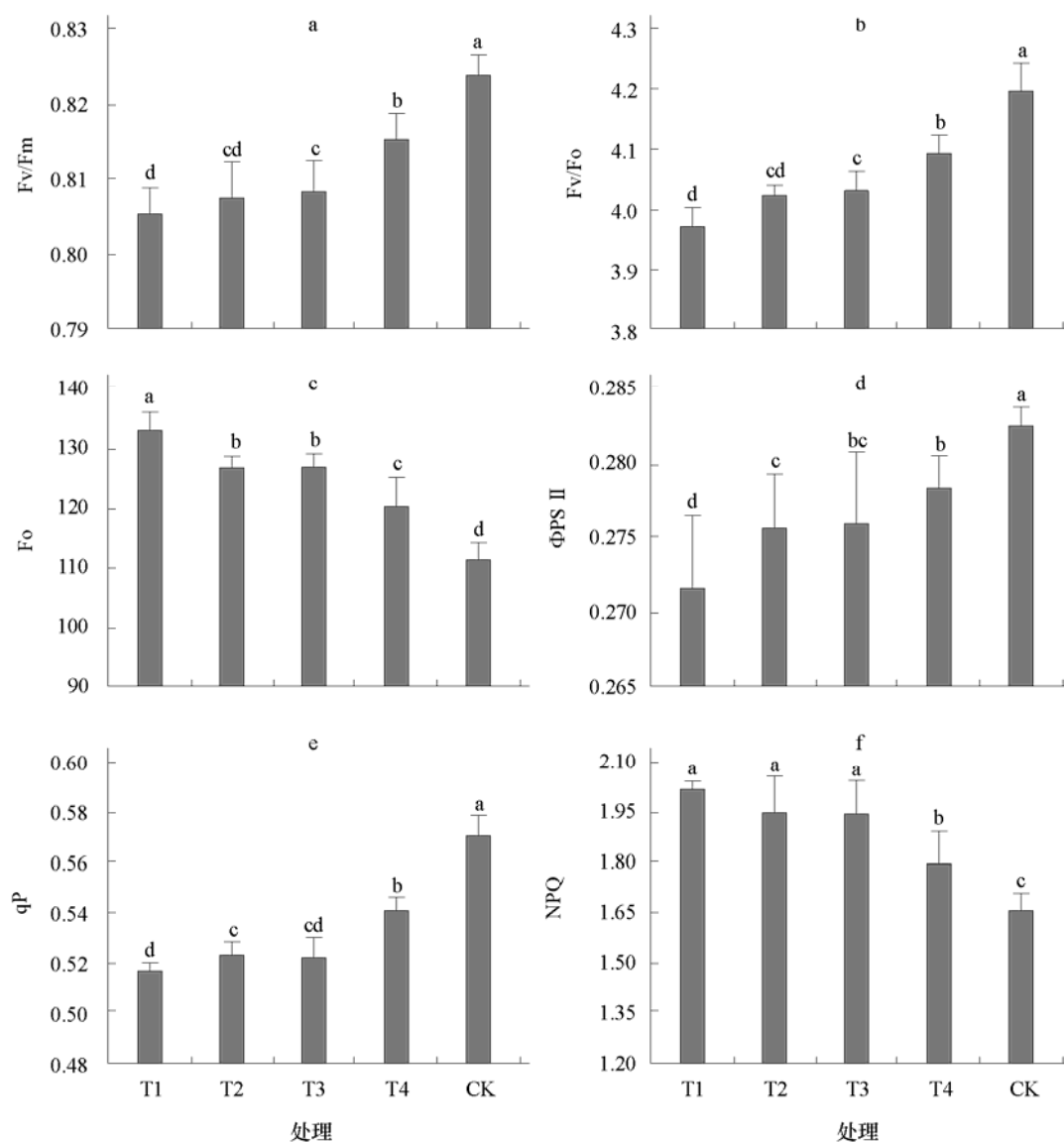


图 3 不同浓度 SA 处理对 NaCl 胁迫下番茄幼苗叶片  $F_v/F_m$ 、 $F_v/F_o$ 、 $F_o$ 、 $\Phi \text{PS II}$ 、 $qP$  和 NPQ 的影响

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, NaCl 胁迫下番茄叶片的 NPQ 较对照显著升高, 而 SA 处理可以缓解 NPQ 的升高, 其中  $500 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$  SA 处理对 NPQ 升高的缓解效果明显。

### 3 结论与讨论

光合作用是植物形成生物产量的基础, 也是植物对外界环境条件反应最敏感的生理过程。盐胁迫对光合作用的抑制主要表现在使气孔关闭, 光化学反应下降,  $\text{CO}_2$  同化受限 (Munns & Termaat, 1986)。在盐害初期, 主要表现为气孔限制, 从而影响植物的光合作用 (Ziska et al., 1990)。但在长期盐胁迫下还会产生非气孔因素 (Jacob & Lawlor, 1991)。当这两种因素同时存在时,  $\text{C}_i$  变化的方向取决于占优势的那个因素 (许大全和沈允钢, 1997)。Farquhar 和 Sharkey (1982) 认为在气孔导度 ( $\text{G}_s$ ) 下降时,  $\text{C}_i$  同时下降才表明是光合作用的气孔限制。本试验结果表明 NaCl 胁迫抑制了番茄幼苗的光合作用, 经 NaCl 胁迫处理后番茄幼苗的  $\text{P}_n$  下降、 $\text{G}_s$  降低,  $\text{C}_i$  呈先下降后上升的趋势, 而  $\text{L}_s$  则呈先上升后下降的趋势, 这与其他植物上的研究结果一致 (郁继华等, 2004; 朱晓军等, 2004); 在 NaCl 胁迫初期,  $\text{C}_i$  随着  $\text{G}_s$  的降低而降低, 而  $\text{L}_s$  却逐渐升高, 这可能是由于 NaCl 胁迫刺激引起渗透胁迫, 导致部分气孔关闭, 限制了  $\text{CO}_2$  向叶绿体的输送, 导致  $\text{P}_n$  降低, 这表明该时期  $\text{P}_n$  降低的主导因素为气孔限制因素。随着胁迫时间的延长,  $\text{L}_s$  随着  $\text{G}_s$  的下降而下降, 但  $\text{C}_i$  却开始回升, 这时非气孔限制因素成为主要限制因子。NaCl 胁迫还导致了番茄叶片叶绿素含量的明显下降, 其原因可能是活性氧的积累发生了氧化破坏, 加速了这些色素的降解。可见, NaCl 胁迫对番茄光合功能的抑制伤害与其他植物具有一致性。

有关盐处理对 PS II 活性的影响, 目前还缺乏统一的认识, Aro 等 (1993) 认为盐胁迫可以促进 PS II 的功能, Everard 等 (1994) 则认为盐胁迫可以抑制 PS II 的功能。 $\text{F}_v/\text{F}_m$  是植物发生光抑制的敏感指标 (史庆华等, 2004), 常被用作标明环境胁迫程度的指标和探针。NaCl 胁迫下  $\text{F}_v/\text{F}_m$ 、 $\text{F}_v/\text{F}_o$  和  $\text{P}_n$  明显下降, 表明植株受到了光抑制 (Krause & Weis, 1991)。初始荧光  $\text{F}_o$  是判断 PS II 光反应中心运转状况的重要指标, PS II 反应中心的热耗散可以使  $\text{F}_o$  降低, PS II 反应中心光化学伤害可使  $\text{F}_o$  升高 (郭书奎和赵可夫, 2001)。本试验结果表明, 在 NaCl 胁迫下番茄幼苗  $\text{F}_o$  显著升高, 这表明 PS II 反应中心受到光化学伤害, 也说明了  $\text{F}_v/\text{F}_m$ 、 $\text{F}_v/\text{F}_o$  和  $\text{P}_n$  的下降是 PS II 反应中心失活所致。 $\Phi \text{PS II}$  反映光合电子传递的量子化效率, 是 PS II 反应中心关闭情况下 PS II 光能捕获的效率 (Wang & Nil, 2000), 与碳同化反应的强度密切相关。NaCl 胁迫引起  $\Phi \text{PS II}$  的下降, 降低了 ATP、NADPH 等同化力的形成, 使净光合速率降低。 $\text{qP}$  表示由于光化学作用导致光系统 II 效率下降的比例。要保持高的光化学猝灭就要使 PS II 反应中心处于开放状态, 所以光化学猝灭系数在一定程度上反映了 PS II 反应中心的开放程度。NaCl 胁迫使  $\text{qP}$  下降, 表明番茄叶片的光化学猝灭能力下降,  $\text{Q}_A$  至  $\text{Q}_B$  (指  $\text{Q}_A$  到  $\text{Q}_B$  的传递) 的电子传递受到了抑制。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。NaCl 胁迫可使番茄叶片的 NPQ 升高, 本试验证明盐胁迫下番茄的非辐射能量消耗增加, 这是植物的一种自我保护机制。

SA 与植物抗胁迫的关系一直是研究的热点, 已经明确 SA 可作为植物抗病反应所需的信号分子来激活植物防御保护机制, 在植物信号传导和抗逆反应中起着关键作用。从本试验结果可以看出, 不同浓度的 SA 处理都减小了 NaCl 胁迫下番茄叶片光合作用的下降, 保持了叶绿素的稳定性。SA 处理抑制了  $\text{F}_v/\text{F}_m$ 、 $\text{F}_v/\text{F}_o$ 、 $\Phi \text{PS II}$  的下降和  $\text{F}_o$  的上升, 这说明 SA 在一定程度上减轻了 NaCl 胁迫下植株的光抑制程度, 可以有效缓解 NaCl 胁迫对 PS II 反应中心的伤害, 减轻 NaCl 胁迫对 PS II 电子传递的抑制。SA 处理抑制了 NaCl 胁迫导致的光化学猝灭系数的减小, 但也抑

制了非光化学猝灭系数的增加,说明SA在NaCl胁迫下保护光合系统的原因并不是由于增加了非光化学能量消耗过程。据报道,SA处理能诱导提高黄瓜、玉米、雪里蕻(*Brassica juncea* Coss. var. *crispifolia* Bailey) 海棠等叶片抗氧化系统,清除体内过多的活性氧,降低脂质过氧化水平,改善细胞的代谢,最终缓解盐胁迫伤害(Gunes et al., 2005; 张富平和张蕊, 2007; Yusuf et al., 2008; Bai et al., 2009)。SA提高保护酶系统的活性,减少膜脂过氧化,这可能是SA处理能在NaCl胁迫下保护光合系统的重要原因之一。关于SA在NaCl胁迫下对光合系统的保护机理有待于进一步研究。

#### 参考文献

- 郭书奎, 赵可夫. 2001. NaCl胁迫抑制玉米幼苗光合作用的可能机理. 植物生理学报, 27(6): 461-466.
- 何俊瑜, 任艳芳. 2010. 水杨酸对盐胁迫下叶用莴苣幼苗生长抑制的缓解效应. 中国蔬菜, (8): 30-35.
- 李国靖, 周燮. 2001. 水杨酸与植物抗非生物胁迫. 植物学通报, 18(3): 295-302.
- 孟雪娇, 邸昆, 丁国华. 2010. 水杨酸在植物体内的生理作用研究进展. 中国农学通报, 26(15): 207-214.
- 史庆华, 朱祝军, Khalida Al-aghabary, 钱琼秋. 2004. 等渗  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  和 NaCl 胁迫对番茄光合作用的影响. 植物营养与肥料学报, 10(2): 188-191.
- 王玉萍, 董雯, 张鑫, 杨茜, 张峰. 2012. 水杨酸对盐胁迫下花椰菜种子萌发及幼苗生理特性的影响. 草业学报, 21(1): 213-219.
- 许大全, 沈允钢. 1997. 植物光合作用效率的日变化. 植物生理学报, 23(4): 410-416.
- 杨瑞红, 刘润进, 刘成连, 王永章, 李培环, 原永兵. 2009. AM 真菌和水杨酸对草莓耐盐性的影响. 中国农业科学, 42(5): 1590-1594.
- 郁继华, 杨秀玲, 许耀照, 张国斌. 2004. NaCl 胁迫对黄瓜自根苗和嫁接苗光合速率的影响. 植物营养与肥料学报, 10(5): 554-556.
- 张富平, 张蕊. 2007. 低温下外源水杨酸对玉米幼苗保护酶活性的影响. 玉米科学, 15(4): 83-85.
- 张志刚, 尚庆茂. 2010. 水杨酸和壳聚糖对 NaCl 胁迫下黄瓜种子萌发的促进作用. 中国蔬菜, (8): 26-29.
- 朱晓军, 杨劲松, 梁永超, 姜运生, 杨晓英. 2004. 盐胁迫下钙对水稻幼苗光合作用及相关生理特性的影响. 中国农业科学, 37(10): 1497-1503.
- Aro E M, Vvirgin I, Andersson B. 1993. Photoinhibition and D1 protein degradation in peas acclimated to different growth irradiance. Plant Physiol, 103: 835-843.
- Bai Tuanhui, Li Cuiying, Ma Fengwang, Shu Huairui, Han Mingyu. 2009. Exogenous salicylic acid alleviates growth inhibition and oxidative stress induced by hypoxia stress in *Malus robusta* Rehd. Plant Growth Regul, 28(4): 358-366.
- Everard J D, Gucc R, Kann S C, Loescher W H. 1994. Gas exchange and carbon partitioning in the leaves of celery (*Apium graveolens* L.) at various levels of root zone salinity. Plant Physiol, 106: 281-292.
- Farquhar G D, Sharkey T D. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. Annu Review of Plant Physiology, 33: 317-345.
- Gunes A, Inal A, Alpaslan M, Cicek N, Guneri E, Eraslan F, Guzelordu T. 2005. Effects of exogenously applied salicylic acid on the induction of multiple stress tolerance and mineral nutrition in maize (*Zea mays* L.). Archives of Agronomy and Soil Science, 51(6): 687-695.
- Jacob J, Lawlor D W. 1991. Stomata and mesophyll limitations of photosynthesis in phosphate deficient sunflower, maize and wheat plants. Journal of Experimental Botany, 241: 1001-1011.
- Krause G H, Weis E. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. Annual Review Plant Physiology, 42: 313-349.
- Munns R, Termaat A. 1986. Whole plant responses to salinity. Australian Journal of Plant Physiology, 13: 143-160.
- Wang Y, Nil N. 2000. Changes in chlorophyll, ribulose biphosphate aerboxylase-oxygenase, glycine betaine content, photosynthesis and transpiration in *Amaranthus tircolor* leaves during salt stress. Hortic Sci Biotechnol, 75: 623-627.
- Yusuf M, Hasan S A, Ali B, Hayat S, Fariduddin Q, Ahmad A. 2008. Effect of salicylic acid on salinity-induced changes in *Brassica juncea*. Integrative Plant Biology, 50(9): 1096-1102.
- Ziska J H, Secmann J R, DeJong T M. 1990. Salinity induced limitations on photosynthesis in *Prunus salicina*, a deciduous tree species. Plant Physiology, 93: 864-870.