

# 干旱胁迫下外源水杨酸对黄瓜幼苗膜脂过氧化和光合特性的影响<sup>\*</sup>

郝敬虹 易 旻 尚庆茂<sup>\*\*</sup> 董春娟 张志刚

(<sup>1</sup> 中国农业科学院蔬菜花卉研究所/农业部园艺作物生物学与种质创新重点实验室, 北京 100081)

**摘 要** 为了探讨外源水杨酸(SA)提高植物抗旱性的相关机制,研究了干旱胁迫下(基质含水量为饱和持水量的60%和50%),根际施用外源SA对黄瓜幼苗生长、膜脂过氧化、脯氨酸积累、水分利用效率、净光合速率( $P_n$ )和叶绿素荧光参数的影响.结果表明:SA处理能够缓解干旱胁迫对黄瓜幼苗生长、 $P_n$ 和水分利用效率的抑制,减小膜脂过氧化程度,促进脯氨酸的积累;添加外源SA显著减小了干旱胁迫下黄瓜幼苗的PSⅡ最大光化学效率、PSⅡ实际光化学效率、PSⅡ潜在活性、PSⅡ有效光化学效率和光化学猝灭系数的下降幅度,抑制了非光化学猝灭系数的升高.添加外源SA可以缓解干旱胁迫造成的膜脂过氧化对膜系统的氧化损伤,并通过增强PSⅡ反应中心活性提高了 $P_n$ ,有助于水分的利用,同时增大渗透调节能力,减少水分的散失,提高水分利用效率,从而增强植株对干旱的适应能力.

**关键词** 水杨酸 干旱胁迫 黄瓜 膜脂过氧化 水分利用效率 叶绿素荧光

**文章编号** 1001-9332(2012)03-0717-07 **中图分类号** S641.2 **文献标识码** A

**Effects of exogenous salicylic acid on membrane lipid peroxidation and photosynthetic characteristics of *Cucumis sativus* seedlings under drought stress.** HAO Jing-hong, YI Yang, SHANG Qing-mao, DONG Chun-juan, ZHANG Zhi-gang (Ministry of Agriculture Key Laboratory of Horticultural Crop Biology and Germplasm Innovation, Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2012, 23(3): 717-723.

**Abstract:** To approach the related mechanisms of exogenous salicylic acid (SA) in improving plant drought-resistance, this paper studied the effects of applying exogenous SA to the rhizosphere on the plant growth, membrane lipid peroxidation, proline accumulation, water use efficiency, net photosynthetic rate ( $P_n$ ), and chlorophyll fluorescence parameters of cucumber (*Cucumis sativus*) seedlings under drought stresses (60% and 50% of saturated water capacity). Applying SA relieved the inhibitory effects of drought stress on plant growth,  $P_n$ , and water use efficiency, decreased membrane lipid peroxidation, and promoted proline accumulation. Meanwhile, the SA decreased the decrements of the maximum photochemical efficiency of PSⅡ, actual photochemical efficiency of PSⅡ, potential activity of PSⅡ, effective photochemical efficiency of PSⅡ, and photochemical quenching coefficient under drought stress significantly, and limited the increase of non-photochemical quenching coefficient. All the results suggested that applying exogenous SA could alleviate the oxidation damage of cell membrane resulted from the drought-caused membrane lipid peroxidation, improve the  $P_n$  by increasing PSⅡ activity to benefit water utilization, enhance the regulation capability of osmosis to decrease water loss and increase water use efficiency, and thereby, improve the plant drought-resistance.

**Key words:** salicylic acid; drought stress; *Cucumis sativus*; membrane lipid peroxidation; water use efficiency; chlorophyll fluorescence.

<sup>\*</sup> 现代农业产业技术体系专项(CARS-25-C-13)和国际科技合作项目(2010DFB30550)资助.

<sup>\*\*</sup> 通讯作者. E-mail: shangqm@mail.caas.net.cn

2011-06-20 收稿, 2012-01-04 接受.

黄瓜 (*Cucumis sativus*) 是我国主栽蔬菜作物之一, 其生长发育对水分的要求较高, 干旱胁迫是影响黄瓜代谢和产量的重要非生物胁迫因子. 有研究表明, 干旱胁迫导致植物组织含水量下降、水势降低、质膜透性增大, 同时, 活性氧大量增加而引起膜脂过氧化、丙二醛 (MDA) 含量增加、电解质外渗, 从而影响植株生长发育<sup>[1]</sup>. 干旱胁迫下, 黄瓜幼苗活性氧含量明显积累, MDA、脯氨酸含量逐渐增加, 膜质过氧化损伤严重<sup>[2]</sup>; 黄瓜幼苗的叶片相对含水率和净光合速率显著降低, 生长受到显著抑制<sup>[3]</sup>. 寻找提高植物抗旱性的方法以及探讨其内在机理对调节植物的生长发育具有十分重要的意义.

水杨酸 (salicylic acid, SA) 是一种内源信号分子, 不仅可以诱导植物体内病程相关蛋白基因表达而产生抗病性, 而且能够提高植物抗盐性、抗旱性、抗热性等<sup>[4-5]</sup>. 近年来, 关于外源 SA 通过调节植物多种生理代谢从而提高抗逆性的研究已经取得了一定的进展. 有研究表明, 外源 SA 使逆境下植物体内  $H_2O_2$  含量上升, 进而诱导相关抗氧化酶基因的表达, 提高相关抗氧化酶 (SOD、POD、APX 等) 的活性, 从而减轻活性氧 (reactive oxygen species, ROS) 积累带来的伤害, 并且诱导多种与胁迫反应有关的基因表达, 提高植株抗逆性<sup>[6]</sup>. SA 还能够减少膜脂过氧化产物 MDA 的积累, 降低叶片质膜透性, 提高植物体内的 ATP 含量, 为各种物质代谢的正常进行提供充足的能量, 从而提高植物抵抗高盐、低温、重金属等环境胁迫的抗性<sup>[7-8]</sup>. 此外, 适宜浓度的 SA 能够提高植物的光合作用, 进而提高生理代谢能力和胁迫适应能力. 外源 SA 能够维持高温、高盐等胁迫下植物叶片中较高的 PS II 最大光化学效率、PS II 潜在活性、光化学猝灭系数和 PS II 实际光化学效率, 对 PS II 反应中心具有一定的保护作用, 在一定程度上促进了净光合速率的提高<sup>[9-10]</sup>.

目前, 关于外源 SA 提高植物抗旱性的作用机制研究较少. 因此, 本文以黄瓜幼苗为材料, 采用定量浇水模拟不同程度干旱胁迫并结合根施外源 SA 的处理方法, 从膜脂过氧化、水分利用效率及叶绿素荧光参数等角度, 研究外源 SA 在植物抵抗干旱胁迫过程中的生理功能及其作用机理, 为 SA 作为抗旱诱导剂在植物生产上的推广应用提供理论依据.

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料

2010 年 4—6 月, 试验于中国农业科学院蔬菜

花卉研究所进行. 供试黄瓜品种为“中农 203”, 由中国农业科学院蔬菜花卉研究所提供.

### 1.2 试验设计

先将黄瓜种子在清水中浸泡 2 h, 然后用 5% NaClO 消毒 10 min, 再用清水冲洗 5 遍, 于  $(28 \pm 0.5)^\circ\text{C}$  恒温培养箱中催芽. 待胚根长出后, 挑选萌发一致的种子播于塑料营养钵中, 每钵 1 粒, 采用 3:1 (V/V) 的蛭石和石英砂作育苗基质. 再将营养钵放入人工气候箱中, 昼夜温度为  $28^\circ\text{C}/18^\circ\text{C}$ , 光周期 10 h/14 h, 光强  $300 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 相对湿度 70%~85%. 待子叶展开后用 1/2 浓度的 Hoagland 营养液 (pH 6.5) 浇灌.

播种后 20 d, 幼苗二叶一心时进行干旱胁迫处理. 在预备试验的基础上, 筛选出 SA 的最佳浓度为  $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ . 处理前, 分别以 3 倍基质饱和含水量的含  $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  SA 的 1/2 浓度 Hoagland 营养液和不含 SA 的 Hoagland 营养液浇一次透水, 采用自然干旱和称量法, 2 d 后保持基质相对含水量分别为 80%、60% 和 50%. 试验共设 6 个处理: 1) 对照 (CK): 基质相对含水量为 80%; 2) 轻度胁迫 (L): 基质相对含水量为 60%; 3) 重度胁迫 (S): 基质相对含水量为 50%; 4) SA+CK: 对照处理下, 添加 SA; 5) SA+L: 轻度胁迫下, 添加 SA; 6) SA+S: 重度胁迫下, 添加 SA. 试验随机区组设计, 3 次重复, 每处理小区 50 株. 苗期管理采用常规方法, 保持各处理小区一致.

干旱胁迫后 2、4、6、8 和 10 d, 每处理取 5 株测定植株的净光合速率 ( $P_n$ ) 和荧光参数. 取各处理植株第 2 片真叶, 一部分用于测定电解质渗出率; 另一部分液氮速冻后于  $-80^\circ\text{C}$  冰箱中保存, 用于 MDA 含量的测定; 再一部分于  $105^\circ\text{C}$  下杀青 15 min 后,  $60^\circ\text{C}$  烘干至恒量, 用于脯氨酸含量的测定.

### 1.3 测定方法

**1.3.1 生长指标的测定** 胁迫处理后第 15 天, 每处理小区取样 5 株, 用游标卡尺测量幼苗茎粗 (子叶节下 1 cm 处的粗度), 用直尺测量株高 (基质表面到生长点之间的距离), 用万分之一天平称量植株的鲜质量和干质量, 计算植株相对含水量 ( $\text{RWC}$ ) = (植株鲜质量 - 植株干质量) / (植株鲜质量).

**1.3.2 MDA 和电解质渗出率的测定** MDA 含量参照 El-Tayeb<sup>[11]</sup> 的方法测定, 电解质渗出率参照 Kuo<sup>[12]</sup> 的电导法测定.

**1.3.3 脯氨酸含量的测定** 采用茚三酮显色法<sup>[13]</sup> 测定脯氨酸含量.

**1.3.4  $P_n$  的测定和水分利用率的计算** 采用 Li-

6400 便携式光合测定仪 (Licor Inc, Lincoln, NE, USA), 在测定光量子通量密度 (PFD) 为 600  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  下, 于胁迫后第 2、4、6、8、10 天 10:00 测定黄瓜第 2 片真叶的  $P_n$  和蒸腾速率 ( $T_r$ ), 计算水分利用效率 ( $\text{WUE}$ ) =  $P_n/T_r$ .

**1.3.5 叶绿素荧光参数的测定** 采用 Li-6400 便携式光合仪及荧光叶室 (Licor Inc, Lincoln, NE, USA) 测定真叶叶绿素荧光参数. 叶片经过暗适应一个黑夜后设置原初荧光参数, 关闭光化学光和远红光, 先照射检测光 ( $<0.05 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) 测定叶片的初始荧光 ( $F_o$ ), 再照射  $7 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  饱和强闪光, 脉冲 0.8 s 后测得暗适应最大荧光 ( $F_m$ ), 然后将叶片在光下适应 1 h, 当荧光基本稳定时, 打开光化学光 (光强  $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 蓝光占 10%) 测定稳态荧光 ( $F_s$ ) 和光适应下最大荧光绿素 ( $F_m'$ ), 同时打开远红光测得光适应下初始荧光 ( $F_o'$ ). 计算出可变荧光  $F_v = F_m - F_o$ ,  $F_v' = F_m' - F_o'$ ,  $\Phi_{\text{PSII}}$  有效光化学效率 ( $F_v'/F_m'$ ),  $qP$  和非光化学猝灭系数 (NPQ) 等指标. 其中,  $F_v = F_m - F_o$ ,  $\Phi_{\text{PSII}} = (F_m' - F_s)/F_m'$ ,  $F_v' = F_m' - F_o'$ ,  $qP = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_o')$ ,  $q_N = (F_m - F_m')/F_m'$ .

1.4 数据处理

用 Excel 2003 软件对试验数据进行处理, 用 DPS 软件进行方差分析, 采用最小显著差异法 (LSD) 进行多重比较 ( $\alpha=0.05$ ), 用 Original 软件作图.

2 结果与分析

2.1 SA 对干旱胁迫下黄瓜幼苗生长的影响

从表 1 可以看出, 干旱胁迫下, 黄瓜幼苗的株高、茎粗, 以及植株鲜质量、干质量和相对含水量等生长指标均显著低于对照, 表明干旱胁迫下黄瓜幼苗的生长发育受到明显抑制. 添加 SA 后, 胁迫植株的各生长指标均有不同程度的提高. 其中, 在轻度胁迫下, 添加 SA 的黄瓜幼苗的株高及植株鲜质量、干质量、相对含水量与未添加 SA 胁迫处理相比差异均达显著水平; 在重度胁迫下, 添加 SA 显著提高了黄瓜幼苗的株高、茎粗和植株相对含水量, 说明添加 SA 可有效缓解水分亏缺对黄瓜幼苗生长的抑制作用.

2.2 SA 对干旱胁迫下黄瓜幼苗 MDA 含量和电解质渗出率的影响

MDA 和电解质渗出率是反映细胞膜伤害程度的重要指标. 从图 1 可以看出, 与对照相比, 干旱胁迫导致黄瓜幼苗叶片 MDA 含量显著上升, 而且上升幅度随着胁迫程度的增加和胁迫时间的延长而增大, 说明干旱胁迫下黄瓜幼苗叶片的细胞膜受到了

不同程度的破坏. 添加 SA 后, 胁迫植株的 MDA 含量与未添加 SA 胁迫处理相比显著下降, 在整个处理期间, 轻度胁迫下平均下降了 11.7%, 重度胁迫下平均下降了 10.4%. 这反映出 SA 可以减少黄瓜幼苗叶片中细胞膜脂过氧化产物 MDA 的积累, 缓解干旱胁迫对细胞膜的伤害.

电解质渗透率的变化趋势与 MDA 一致. 干旱

表 1 SA 对干旱胁迫下黄瓜幼苗生长指标的影响  
Table 1 Effects of SA on the growth of cucumber seedlings under drought stress ( $n=5$ )

| 处理<br>Treatment | 株高<br>Plant height<br>(cm) | 茎粗<br>Stem diameter<br>(mm) | 植株鲜质量<br>Fresh mass<br>per plant<br>(g) | 植株干质量<br>Dry mass<br>per plant<br>(g) | 相对含水量<br>Relative water<br>content<br>(%) |
|-----------------|----------------------------|-----------------------------|---|---------------------------------------|---|
| CK              | 13.23b                     | 4.09b                       | 8.34a                                   | 1.15b                                 | 86.8a                                     |
| L               | 11.10c                     | 3.84c                       | 6.17c                                   | 0.86d                                 | 85.9bc                                    |
| S               | 10.00d                     | 3.65d                       | 5.51d                                   | 0.74e                                 | 85.4c                                     |
| SA+CK           | 15.03a                     | 4.32a                       | 8.84a                                   | 1.22a                                 | 86.8a                                     |
| SA+L            | 12.77b                     | 3.95bc                      | 6.80b                                   | 0.96c                                 | 87.0a                                     |
| SA+S            | 11.57c                     | 3.86c                       | 5.25d                                   | 0.75e                                 | 86.4ab                                    |

CK: 对照 Control; L: 轻度胁迫 Light drought stress; S: 重度胁迫 Severe drought stress; SA+CK: 对照处理下添加 SA SA application in control treatment; SA+L: 轻度胁迫下添加 SA SA application under light drought stress; SA+S: 重度胁迫下添加 SA SA application under severe drought stress. 同列不同字母表示处理间差异显著 ( $P<0.05$ ) The different letters in the same column indicated significant difference at 0.05 level.

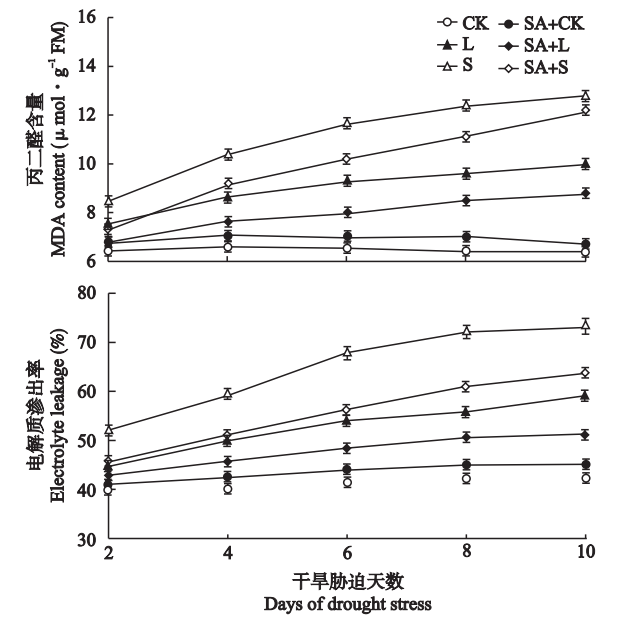


图 1 SA 对干旱胁迫下黄瓜幼苗叶片 MDA 含量和电解质渗出率的影响

Fig. 1 Effects of SA on MDA content and electrolyte leakage of cucumber leaf under drought stress ( $n=5$ ).

CK: 对照 Control; L: 轻度胁迫 Light drought stress; S: 重度胁迫 Severe drought stress; SA+CK: 对照处理下添加 SA SA application in control treatment; SA+L: 轻度胁迫下添加 SA SA application under light drought stress; SA+S: 重度胁迫下添加 SA SA application under severe drought stress. 下同 The same below.



胁迫下黄瓜幼苗的电解质渗透率与对照相比显著上升,升高幅度随着胁迫程度的增加和胁迫时间的延长不断增大.添加 SA 显著降低了干旱胁迫下叶片的电解质渗透率,在整个处理期间,轻度胁迫下平均下降了 9.45%,重度胁迫下平均下降了 14.34%.

在整个处理期间,与对照相比,添加 SA 后,黄瓜幼苗叶片 MDA 含量和电解质渗出率均分别升高 6.6% 和 5.2%,差异未达显著水平,说明在正常水分条件下,添加适量的 SA 不会对黄瓜幼苗叶片细胞膜造成伤害.

2.3 SA 对于干旱胁迫下黄瓜幼苗脯氨酸含量的影响

从图 2 可以看出,干旱胁迫显著促进了黄瓜幼苗叶片脯氨酸含量的积累,重度胁迫下脯氨酸含量上升幅度显著高于轻度胁迫.轻度胁迫下,添加 SA 促进了脯氨酸的积累,在胁迫第 2 和 4 天与未添加 SA 胁迫处理之间差异达显著水平;重度胁迫下,添加 SA 后,叶片脯氨酸含量在胁迫第 2 和 4 天高于未添加 SA 胁迫处理,胁迫第 2 天升高幅度最大,为 21.2%,而胁迫后第 6、8、10 天低于未添加 SA 胁迫处理.与对照相比,添加 SA 显著提高了叶片脯氨酸含量,表明在正常水分条件下,外源 SA 对黄瓜幼苗叶片脯氨酸积累有显著的促进作用.

2.4 SA 对于干旱胁迫下黄瓜幼苗叶片  $P_n$  和水分利用效率的影响

光合作用为植物的生长发育提供物质和能量,是植物生长发育的基础,光合性能的变化可以直接反映出干旱胁迫对植物的伤害程度.从图 3 可以看出,与对照相比,干旱胁迫下黄瓜幼苗叶片  $P_n$  显著下降,下降幅度随着胁迫程度的增加和胁迫时间的延长而不断增大,其中,  $P_n$  在轻度胁迫下下降了 25.2% ~ 52.9%,在重度胁迫下下降了 41.3% ~

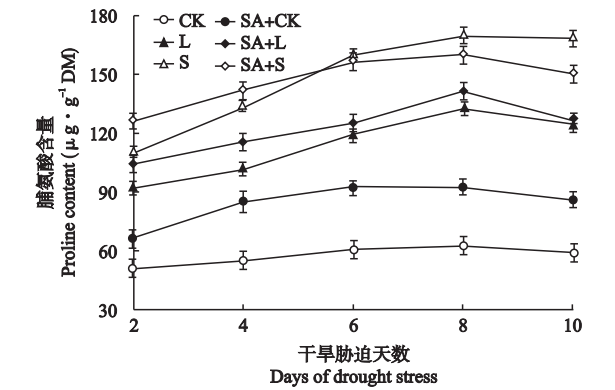


图 2 SA 对于干旱胁迫下黄瓜幼苗叶片脯氨酸含量的影响  
Fig. 2 Effects of SA on proline content of cucumber leaf under drought stress ( $n=5$ ).

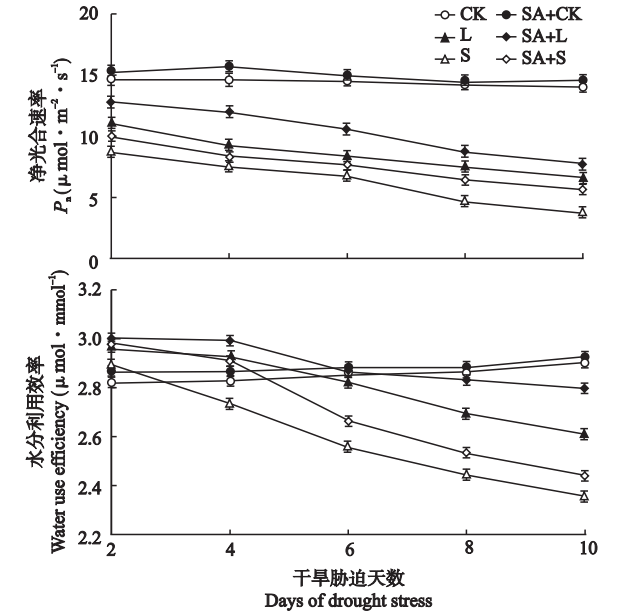


图 3 SA 对于干旱胁迫下黄瓜幼苗叶片净光合速率和水分利用效率的影响  
Fig. 3 Effects of SA on net photosynthetic rate ( $P_n$ ) and water use efficiency of cucumber leaf under drought stress ( $n=5$ ).

73.7%.添加 SA 可以显著减缓  $P_n$  的下降幅度.在整个处理期间,与未添加 SA 胁迫处理相比,添加 SA 的  $P_n$  在轻度胁迫下增加了 15.9% ~ 29.4%,重度胁迫下增加了 12.2% ~ 53.4%.

水分利用效率是植物消耗单位质量水分所固定的  $\text{CO}_2$  数量,当植物的供水出现紧张时,植物一般趋向于通过调节气孔的开放程度以提高水分利用效率,同时维持较高的光合速率,尤其是环境水分供应出现不足时,植物会尽量降低蒸腾速率来提高水分的利用效率,这是植物对环境的适应特征.从图 3 可以看出,干旱胁迫后,黄瓜幼苗的水分利用效率整体呈下降趋势.干旱胁迫 2 ~ 4 d,水分利用效率高于同期对照,随着胁迫时间的延长,水分利用效率不断下降.添加 SA 后,不同程度地提高了黄瓜幼苗的水分利用效率.其中,轻度胁迫下 6 ~ 10 d,添加 SA 后显著提高了植株的水分利用效率 ( $P<0.05$ ),在胁迫第 10 天表现最突出,提高了 7.2%;重度胁迫下,添加 SA 后植株的水分利用效率在整个处理期间均显著高于未添加 SA 胁迫处理.此外,在胁迫后 2 ~ 4 d,与对照相比,干旱胁迫处理和添加 SA 胁迫处理均提高了植株的水分利用效率,其中,胁迫后第 2 天,添加 SA 后,轻度胁迫下比对照提高了 6.5%,重度胁迫下提高了 5.6%.可见,短时间内适度的干旱胁迫有利于黄瓜幼苗的水分利用,而且添加 SA 对此过程有促进作用,这可能与 SA 可以减小气孔开度,使蒸腾速率下降有关.

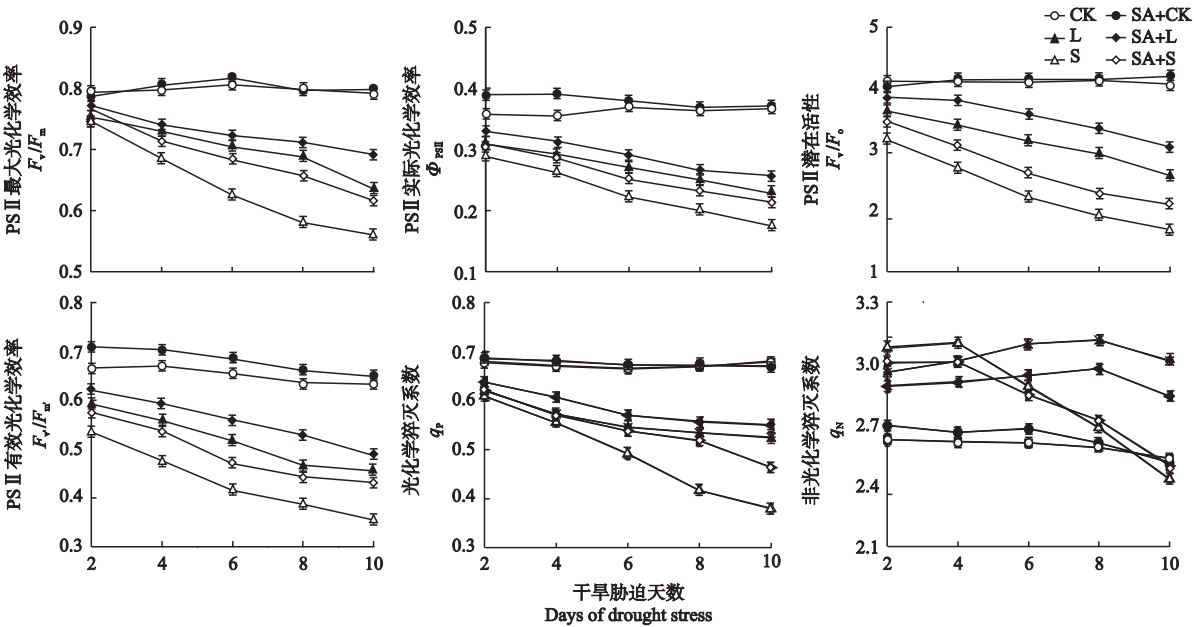


图4 SA 对干旱胁迫下黄瓜幼苗叶绿素荧光参数的影响  
Fig.4 Effects of SA on chlorophyll fluorescence of cucumber leaf under drought stress ( $n=5$ ).

2.5 SA 对干旱胁迫下黄瓜幼苗叶片叶绿素荧光参数的影响

从图4可以看出,不同程度的干旱胁迫对黄瓜幼苗PS II产生显著影响.与对照相比,干旱胁迫后PSII最大光化学效率( $F_v/F_m$ )和开放反应中心的激发能捕获效率( $F_v'/F_m'$ )均显著下降,而且下降幅度随胁迫程度的增加和胁迫时间的延长不断增大.这说明干旱胁迫使黄瓜叶片光能转换效率下降,导致吸收的光能用于光化学反应的比例降低.与对照相比,黄瓜幼苗的PSII光化学量子效率( $\Phi_{PSII}$ )、PS II潜在活性( $F_v/F_o$ )和光化学猝灭系数( $q_p$ )均显著下降,非光化学猝灭系数( $q_n$ )先上升后下降.说明干旱胁迫下,PS II实际光能转换效率和PS II潜在活性受到抑制,直接影响了光合作用的电子传递和 $CO_2$ 的同化过程,过剩的光能以热耗散的方式散失.

在整个处理期间,添加SA胁迫处理的 $F_v/F_m$ 高于未添加SA处理,其中,在轻度胁迫下第10天和重度胁迫下4~10 d,二者差异达显著水平;添加SA显著提高了轻度胁迫下4~8 d的 $F_v'/F_m'$ ,而在重度胁迫下的整个处理期间,添加SA后 $F_v'/F_m'$ 均显著高于未添加SA胁迫处理;处理4~8 d,轻度胁迫和重度胁迫下添加SA后 $F_v/F_o$ 均显著高于未添加SA胁迫处理.说明添加SA提高了干旱胁迫下黄瓜幼苗PS II反应中心原初光能转化效率和PS II潜在活性,而且在重度胁迫下比轻度胁迫表现更明显.在整个处理期间,添加SA胁迫处理的植株 $\Phi_{PSII}$ 均高

于未添加SA胁迫处理,在轻度胁迫的第10天和重度胁迫的4~10 d,二者差异达显著水平,表明添加SA能缓解干旱胁迫对光反应中心PS II的光抑制.

添加SA减缓了胁迫植株 $q_p$ 的下降.在整个处理期间,添加SA轻度胁迫处理的 $q_p$ 均高于未添加SA胁迫处理,在胁迫4~6 d,二者差异达显著水平,其中第4天提高幅度最大,为7.0%;重度胁迫下添加SA在胁迫4~10 d的 $q_p$ 显著高于未添加SA胁迫处理.添加SA显著降低了轻度胁迫下整个处理期间的 $q_n$ ,以及重度胁迫下处理前期(2~6 d)的 $q_n$ .说明与胁迫处理相比,添加SA在一定程度上降低了非光化学反应的损耗,使胁迫植株吸收的光能更多用于光合作用.

3 讨 论

外源物质(SA、ABA、多胺等)可以有效减轻干旱胁迫对植株造成的伤害,如增加植物组织含水量,提高水势,减少膜脂过氧化产物MDA含量,防止电解质外渗等<sup>[14-16]</sup>.本研究表明,干旱胁迫下,黄瓜幼苗MDA积累,电解质渗出率增加,而施用外源SA降低了MDA含量及电解质渗出率,说明SA能够在一定程度上缓解干旱胁迫对细胞膜的伤害,并且与轻度干旱相比,重度干旱胁迫下表现更明显.另外,不同浓度的SA作用效果不同.种培芳和杨江山<sup>[17]</sup>研究表明,较低浓度SA(0~500  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ )可以降低甜瓜叶片MDA含量,保持细胞的稳定性和活力,

当浓度超过  $500 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  时,膜脂过氧化作用增强,细胞膜可能受损.刘艳等<sup>[18]</sup>研究发现,10 和  $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  SA 预处理明显减少了干旱胁迫下草莓植株 MDA 的积累,而  $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  SA 预处理增加了 MDA 的积累,加剧了干旱胁迫对细胞膜的伤害.由此可以推测,外源 SA 对干旱胁迫下 MDA 积累的抑制作用与 SA 浓度以及胁迫强度具有密切关系,低浓度 SA 在轻度干旱胁迫下作用较强,而高浓度 SA 在重度干旱胁迫下作用较强.

植物体内能够通过酶促和非酶促抗氧化防御系统来清除逆境条件下形成的过量活性氧,以保护细胞免受氧化伤害<sup>[19]</sup>.SA 作为信号分子,可以激活多种与胁迫反应有关的基因启动子,并且通过调节活性氧、抗氧化酶及非酶促抗氧化体系而提高植物的抗逆性.活性氧特别是  $\text{H}_2\text{O}_2$  的产生被认为是防御胁迫反应信号转导链的一部分,但浓度过高则会造成细胞膜过氧化伤害.本研究中,外源 SA 降低了干旱胁迫下黄瓜幼苗的质膜氧化程度,减小细胞膜透性,这可能归因于抗氧化能力的提高,这也是增强植株抗旱能力的重要环节.大量的有关外源 SA 提高干旱胁迫下植物抗氧化能力的研究证实了这一点.例如,经 SA 预处理积累的  $\text{H}_2\text{O}_2$  诱导黄瓜幼苗 APX 和 CAT 活性上升,进而清除所产生的  $\text{H}_2\text{O}_2$ <sup>[20]</sup>;适宜浓度 SA 预处理可以促进干旱胁迫下草莓活性氧的早期积累,并有效激活保护酶 SOD、POD 和 APX 的活性,减小膜脂过氧化损伤程度<sup>[18]</sup>.而罗英<sup>[21]</sup>研究表明,SA 预处理首先明显降低了凤仙花幼苗叶片 CAT 和 APX 活性,之后 POD、CAT、APX 和 SOD 活性显著升高,它们的共同作用降低了  $\text{H}_2\text{O}_2$  浓度,减轻氧化伤害.另外,本研究中,外源 SA 促进了黄瓜叶片脯氨酸的积累,可使细胞渗透势降低,增大渗透调节能力,以降低细胞水势,减少水分散失,使组织含水量维持在细胞伤害的临界点之上,并且渗透调节可使细胞维持一个恒定的膨压,从而使和膨压相关的一些生理生化过程能顺利进行,这是植物适应干旱胁迫的一个重要生理机制.

水分利用效率是评价干旱胁迫下植物生长的一个综合指标,水分利用效率高,表明固定单位质量  $\text{CO}_2$  所需的水量小,水分生产力高.本研究表明,黄瓜幼苗经过干旱胁迫处理后,叶片水分利用效率在干旱胁迫初期升高,其原因可能是由于黄瓜幼苗在一个相对短暂的干旱胁迫下,通过关闭部分气孔使蒸腾速率下降,减少了蒸腾失水.而后期水分利用效率随着胁迫时间延长和胁迫程度的增大急剧下降,其原因可能是由于在胁迫处理后期,水分亏缺引起

的膜脂过氧化作用对叶绿体膜系统造成损伤,导致光合机构受损,光合速率严重下降,从而导致水分利用效率下降,限制幼苗生长.SA 能够提高  $P_n$  和水分利用效率,进而提高生理代谢能力和胁迫适应能力.Fariduddin 等<sup>[22]</sup>发现,外源 SA 可以提高胞间  $\text{CO}_2$  浓度、水分利用效率和气孔导度,并认为气孔导度变化可能是  $P_n$  提高的主要原因.SA 还能够缓解高温强光、盐害等逆境造成的膜脂过氧化对膜系统的氧化损伤,在一定程度上保护了叶片的类囊体膜结构,从而提高  $P_n$ <sup>[23]</sup>.本研究中,添加 SA 后的胁迫植株叶片水分利用率和  $P_n$  大幅度提高,促进幼苗生长.此时,叶片水分利用效率的提高与  $P_n$  的大幅度提高关系密切,并且前期研究表明,外源 SA 能够诱导气孔关闭,降低气孔导度<sup>[24]</sup>,从而使蒸腾速率下降,减少了蒸腾作用而导致的水分耗散.另外,添加 SA 对干旱胁迫下叶片水分利用效率的提高,还与黄瓜幼苗细胞膜的稳定性增大及渗透调节能力的增强密切相关.因为在干旱胁迫下,SA 能够使植物的渗透调节物质如脯氨酸等含量增加,降低了细胞水势,使细胞能在干旱环境中取得尽可能多的水分.这些物质多为亲水胶体,对水分子的束缚能力强,使吸收的水分不易通过蒸腾而散失,从而改变了细胞内束缚水与自由水的比例,提高了植物的水分利用效率<sup>[23]</sup>.

环境胁迫对植物  $P_n$  的影响是一个复杂的过程.叶绿素荧光动力学能够快速、灵敏、无损伤地反映 PS II 的状况,是研究植物光合生理方法及植物与逆境胁迫关系的理想探针<sup>[25]</sup>.本研究表明,干旱胁迫导致黄瓜幼苗叶绿素荧光参数  $F_v/F_m$ 、 $\Phi_{\text{PS II}}$ 、 $F_v'/F_m'$ 、 $F_v/F_o$ 、 $q_p$  均下降,其下降幅度随胁迫时间延长和胁迫程度增加而不断增大,而  $P_n$  的变化趋势与上述叶绿素荧光参数变化趋势一致,说明在干旱胁迫下,PS II 最大光化学效率与 PS II 实际量子产量的下降,导致 PS II 反应中心的电子传递受阻,从天线色素捕获的光能用于光化学反应的份额减少,PS II 反应中心的光化学活性降低,最终导致  $P_n$  的下降.添加外源 SA 后,胁迫植株的  $P_n$ 、 $F_v'/F_m'$ 、 $\Phi_{\text{PS II}}$ 、 $F_v/F_o$ 、 $F_v'/F_m'$ 、 $q_p$  均显著提高,  $q_N$  下降并维持在一个较稳定的水平,说明 SA 能够减缓干旱胁迫对 PS II 反应中心的破坏,使黄瓜叶片在干旱胁迫下保持较高的 PS II 光化学效率,  $q_N$  下降还说明 SA 将吸收的光能更多用于光合作用,减少用于非光化学耗散,提高光合效率.这与高温强光下黄瓜叶片荧光参数的变化相似,即在强光胁迫下,SA 通过提高抗氧化酶活性,降低膜脂过氧化产物的积累,减轻了氧化损伤,维持较高的  $F_v/F_m$ 、 $F_v/F_o$ 、 $q_p$  和  $\Phi_{\text{PS II}}$ ,对 PSII 反应中心



具有一定的保护作用<sup>[26]</sup>. 这可能是由于外源 SA 使  $\text{CO}_2$  同化力升高, 叶绿体中 ATP 和 NADPH 需求增加, 促使 PSII 潜在活性中心活性及光合作用原初反应的增强, 使整个电子传递链的电子传递速度加快, 并且 LHCII 进行蛋白磷酸化后, 能在类囊体膜中横向迁移, 通过改变 PSI 与 PSII 的捕光截面, 调节激发能在 PSI 与 PSII 之间的分配, 达到平衡状态, 进而促进  $F_v/F_m$ 、 $\Phi_{\text{PSII}}$  和  $q_p$  升高, 降低  $q_N$ . 这是外源 SA 提高干旱胁迫下光合作用的可能机制之一.

综上所述, 添加外源 SA 降低了干旱胁迫下黄瓜幼苗叶片的膜脂过氧化程度, 通过增强 PS II 反应中心活性提高了  $P_n$ , 进而有利于水分的利用, 同时增加渗透调节物质脯氨酸的含量, 增大渗透调节能力, 来降低细胞的水势, 减少水分的散失, 提高水分利用效率, 从而增强植株对干旱的适应能力.

#### 参考文献

- [1] Chaves MM, Flexas J, Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany*, 2009, **103**: 551–560
- [2] Zhang A-H (张爱慧), Zhu S-N (朱士农), Liu G-Q (刘广勤), et al. Influence of simulated drought stress on plant growth and physiological characteristics in cucumber seedlings. *Jiangsu Agricultural Sciences* (江苏农业科学), 2009(6): 200–202 (in Chinese)
- [3] Wang Y-J (王玉珏), Fu Q-S (付秋实), Zheng H (郑禾), et al. Effects of drought stress on growth, photosynthetic physiological features and stomata characters of cucumber seedlings. *Journal of China Agricultural University* (中国农业大学学报), 2010, **15**(5): 12–18 (in Chinese)
- [4] Azooz MM, Youssef MM. Evaluation of heat shock and salicylic acid treatments as inducers of drought stress tolerance in Hassawi wheat. *American Journal of Plant Physiology*, 2010, **5**: 56–70
- [5] Cao SF, Hu ZC, Zheng YH, et al. Synergistic effect of heat treatment and salicylic acid on alleviating internal browning in cold-stored peach fruit. *Postharvest Biology and Technology*, 2010, **58**: 93–97
- [6] Duan BL, Yang YQ, Lu YW, et al. Interactions between water deficits, ABA, and provenances in *Picea asperata*. *Journal of Experimental Botany*, 2007, **58**: 3025–3036
- [7] Hayat S, Hasan SA, Fariduddin Q, et al. Growth of tomato (*Lycopersicon esculentum*) in response to salicylic acid under water stress. *Journal of Plant Interactions*, 2008, **3**: 297–304
- [8] Farooq M, Basra SMA, Wahid A, et al. Improving the drought tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) by exogenous application of salicylic acid. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2009, **195**: 237–246
- [9] Shi QH, Bao ZY, Zhu ZJ, et al. Effects of different treatments of salicylic acid on heat tolerance, chlorophyll fluorescence, and antioxidant enzyme activity in seedlings of *Cucumis sativa* L. *Plant Growth Regulation*, 2006, **48**: 127–135
- [10] Sawada H, Shim IS, Usui K, et al. Adaptive mechanism of *Echinochloa crus-galli* Beauv. var. *formosensis* Ohwi under salt stress: Effect of salicylic acid on salt sensitivity. *Plant Science*, 2008, **174**: 583–589
- [11] El-Tayeb MA. Response of barley grains to the interactive effect of salinity and salicylic acid. *Plant Growth Regulation*, 2005, **45**: 215–224
- [12] Kuo S, Parkin KL. Chilling Injury in cucumbers (*Cucumis sativa* L.) associated with lipid peroxidation as measured by ethane evolution. *Journal of Food Science*, 2006, **54**: 1488–1491
- [13] Li H-S (李合生). Plant Physiological and Biochemical Principles and Experimental Techniques. Beijing: Higher Education Press, 2000 (in Chinese)
- [14] Singh B, Usha K. Salicylic acid induced physiological and biochemical changes in wheat seedlings under water stress. *Plant Growth Regulation*, 2003, **39**: 137–141
- [15] Aroca R, Vernieri P, Ruiz-Lozano JM. Mycorrhizal and non-mycorrhizal *Lactuca sativa* plants exhibit contrasting responses to exogenous ABA during drought stress and recovery. *Journal of Experimental Botany*, 2008, **59**: 2029–2041
- [16] Yang JH, Zhang JH, Liu K, et al. Involvement of polyamines in the drought resistance of rice. *Journal of Experimental Botany*, 2007, **58**: 1545–1555
- [17] Chong P-F (种培芳), Yang J-S (杨江山). Effects of salicylic acid on physiological characteristics of melon seedling under water stress. *Journal of Gansu Agricultural University* (甘肃农业大学学报), 2006, **41**(3): 44–47 (in Chinese)
- [18] Liu Y (刘艳), Chen G-L (陈贵林), Li X-Y (李晓燕), et al. The influence of the salicylic acid for membrane lipid peroxidation under water stress on strawberry young plants. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica* (华北农学报), 2010, **25**(5): 127–131 (in Chinese)
- [19] Guo TR, Zhang GP, Zhang YH. Physiological changes in barley plants under combined toxicity of aluminum, copper and cadmium. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 2007, **57**: 182–188
- [20] Huang Q-Q (黄清泉), Sun X (孙歆), Zhang N-H (张年辉), et al. Effects of salicylic acid on leaves of cucumber seedlings under water stress. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 2004, **24**(12): 2202–2207 (in Chinese)
- [21] Luo Y (罗英), Yang R-Q (杨仁强), Xiao L (肖莲), et al. Effect of salicylic acid pretreatment on the antioxidative capability of *Impatiens balsamina* L. seedling. *Jiangsu Agricultural Sciences* (江苏农业科学), 2010(6): 243–245 (in Chinese)
- [22] Fariduddin Q, Hayat S, Ahmad A. Salicylic acid influences net photosynthetic rate, carboxylation efficiency, nitrate reductase activity and seed yield in *Brassica juncea*. *Photosynthetica*, 2003, **41**: 281–284
- [23] Ananiera EA, Alexieva VS, Popova LP, et al. Treatment with salicylic acid decreases the effects of paraquat on photosynthesis. *Journal of Plant Physiology*, 2002, **159**: 685–693
- [24] Hao JH, Wang XL, Dong CJ, et al. Salicylic acid induces stomatal closure by modulating endogenous hormone levels in cotyledons of cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Russian Journal of Plant Physiology*, 2011, **58**: 906–913
- [25] Li XG, Wang XM, Meng QW, et al. Factors limiting photosynthetic recovery in sweet pepper leaves after short term chilling stress under low irradiance. *Photosynthetica*, 2004, **42**: 257–262
- [26] Hayat S, Hasan SA, Yusuf M, et al. Effect of 28-homobrassinolide on photosynthesis, fluorescence and antioxidant system in the presence or absence of salinity and temperature in vigna radiata. *Environmental and Experimental Botany*, 2010, **69**: 105–112

作者简介 郝敬虹,女,1980年生,博士,讲师.主要从事蔬菜生理与分子生物学研究,发表论文12篇. E-mail: haojinghongzj@yahoo.com.cn

责任编辑 孙菊