

外源水杨酸和一氧化氮对盐胁迫番茄幼苗光系统 II 功能及激发能分配利用的影响

孙德智¹, 韩晓日², 彭靖², 范富¹, 杨恒山¹, 马玉露¹, 宋桂云¹

(1 内蒙古民族大学农学院, 内蒙古通辽 028000;

2 沈阳农业大学土地与环境学院/土肥资源高效利用国家工程实验室, 辽宁沈阳 110866)

摘要: 【目的】为了探明外源水杨酸 (SA) 和一氧化氮 (NO) 协同缓解番茄幼苗盐渍伤害的光合生理机制。

【方法】以番茄品种‘秦丰保冠’为试材, 在水培条件下, 研究单独和复配施用外源 SA、NO 供体硝普钠 (SNP) 对 100 mmol/L NaCl 胁迫下番茄幼苗气体交换、光系统 II (PS II) 光化学效率、激发能分配和天线色素吸收光能利用的影响。【结果】SA、SNP 单独和复配处理均能有效缓解 NaCl 胁迫对 PS II 的损伤, 其中以 SA 和 SNP 复配处理效果最好, 3~7 d 番茄叶片净光合速率 (P_n)、PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m)、天线转化效率 (F_v'/F_m')、光化学荧光猝灭系数 (qP)、吸收光能用于进行光化学反应的份额 (P) 和叶绿素荧光衰减率 (R_m) 分别较胁迫处理显著提高了 25.5%~94.9%、9.5%~15.3%、25.7%~34.6%、38.8%~121.9%、74.2%~198.6% 和 22.2%~25.5%; 初始荧光 (F_0)、PS II 非光化学荧光猝灭系数 (NPQ)、激发能压力 ($1-qP$)、反应中心非光化学耗散的份额 (E_s)、天线热耗散的份额 (D) 和双光系统间激发能分配不平衡偏离系数 ($\beta/\alpha-1$) 分别较胁迫处理不同程度降低了 19.8%~23.5%、22.8%~23.4%、32.5%~39.9%、15.1%~19.1%、27.8%~31.4% 和 51.8%~72.8%。【结论】外源 SA 和 NO 在保护 PS II 及光合电传递链免受盐害损伤, 提高番茄幼苗耐盐性方面具有协同增效作用。

关键词: 水杨酸; 一氧化氮; NaCl 胁迫; 番茄; PS II 光化学效率; 激发能分配

Effects of exogenous salicylic acid and nitric oxide on PS II function and distribution and utilization of excitation energy in tomato seedlings under NaCl stress

SUN De-zhi¹, HAN Xiao-ri², PENG Jing², FAN Fu¹, YANG Heng-shan¹, MA Yu-lu¹, SONG Gui-yun¹
(1 College of Agronomy, Inner Mongolia University for Nationalities, Tongliao, Inner Mongolia 028000, China;
2 College of Land and Environment, Shenyang Agricultural University/National Engineering Laboratory
for Efficient Utilization of Soil and Fertilizer, Shenyang 110866, China)

Abstract: 【Objectives】 This paper elucidated the photosynthetic physiological mechanism of salicylic acid (SA) and nitric oxide (NO) synergistically alleviate the salinity damage of tomato seedlings. 【Methods】 The effects of single and compound applications of SA and NO donor sodium nitroprusside (SNP) on PS II photochemical efficiency, distribution of excitation energy and absorption and utilization of luminous energy by antenna pigment within tomato (‘Qin Feng Bao Guan’) seedlings under the 100 mmol/L NaCl stress were studied using the method of hydroponic nutrient solution. 【Results】 Single and combined applications of SA and SNP could effectively relieve the NaCl stress on PS II damage. The combined application of SA and SNP gave the best stress relieving effect. After 3–7 days of stress treatment, the net photosynthetic rate (P_n), PS II maximal photochemistry efficiency (F_v/F_m), antenna conversion efficiency (F_v'/F_m'), photochemical

收稿日期: 2017-04-06 接受日期: 2017-06-20

基金项目: 内蒙古民族大学科学研究基金项目 (NMDYB15097); 内蒙古自治区科技创新引导项目 (KJCX1602); 内蒙古自然科学基金项目 (2013MS0605) 资助。

联系方式: 孙德智 E-mail: sdzcf@163.com

fluorescence quenching coefficient (qP), quotient of absorbed luminous energy used for photochemical action (P) and chlorophyll fluorescence decay rate (R_{fd}) were significantly increased by 25.5%–94.9%, 9.5%–15.3%, 25.7%–34.6%, 38.8%–121.9%, 74.2%–198.6% and 22.2%–25.5%, respectively. The original fluorescence (F_o), non-photochemical fluorescence quenching coefficient (NPQ), excitation pressure ($1-qP$), quotient of absorbed luminous energy used for non-photochemical dissipation in reaction center (E_x) and antenna heat dissipation (D), and the unbalanced distribution of coefficient deviation on excitation energy between two photosystems ($\beta/\alpha-1$) were significantly reduced by 19.8%–23.5%, 22.8%–23.4%, 32.5%–39.9%, 15.1%–19.1%, 27.8%–31.4% and 51.8%–72.8%, respectively. 【 **Conclusions** 】 These results above show that exogenous salicylic acid and nitric oxide have synergistic effect in protecting PS II and photosynthetic transport chain from salt damage and improving salt tolerance of tomato seedlings.

Key words: salicylic acid; nitric oxide; NaCl stress; tomato; PS II photochemical efficiency; distribution of excitation energy

番茄 (*Solanum lycopersicum* L.) 为茄科番茄属草本植物, 原产拉丁美洲, 自 16 世纪初引种至欧洲后逐渐发展成为世界上种植面积最广的蔬菜作物之一。中国是世界番茄主要生产国, 2012 年播种面积 (100 万 hm^2) 和总产量 (5000 万 t) 均已越居世界首位^[1]。番茄露地或设施栽培生产中经常会遭遇盐渍逆境, 致使其光合生产潜力难以充分发挥, 最终导致产量降低, 商品性变差, 给生产造成严重的经济损失。因此, 研究番茄在盐渍逆境下的生理生态变化及其机制, 对其高产、优质栽培及耐盐品种选育鉴定具有极其重要的意义。

利用外源物质对栽培作物进行诱抗处理是目前提高植物对逆境耐性的简便、有效、可行的方法之一^[2]。水杨酸 (salicylic acid, SA) 和一氧化氮 (nitric oxide, NO) 是普遍存在于植物体内的两种生物活性信号分子, 二者均能参与植物应答生物和非生物逆境的信号转导过程。研究发现, 在复杂的细胞信号转导网络中 SA 和 NO 并非孤立存在, 它们 “cross talk”, 在诸多生理代谢^[3]、基因表达^[4]和抗逆反应^[5]中均能表现出交互 (协同) 作用。受此启发, 以外源 SA 和 NO 供体硝普钠 (sodium nitroprusside, SNP) 协同诱导植物提高抗性的研究正愈来愈受关注。

目前, 在对植物抵御重金属^[6]、耐低温^[7]、适应缺铁^[8]、缓解 UV-B 辐射^[9]和抗盐^[10–13]等的研究中虽已证实了 SA、SNP 复配诱抗处理的协同效应, 但相关研究仍主要局限于对生长发育、抗氧化系统活性、渗透调节和离子组成等方面的探讨。有关利用叶绿素荧光动力学技术系统研究 SA、SNP 协同调控植物抗 (耐) 盐的研究鲜见报道。本研究以番茄为试材, 研究 SA 和 SNP 对 NaCl 胁迫下番茄幼苗叶片 PS II 光化学效率、激发能分配和天线色素吸收光能利用的影响, 旨在探明盐胁迫下外源 SA、NO 对番茄叶

片光合功能的调控作用及其相互关系, 为高效利用化学诱抗剂缓解盐渍逆境障碍提供理论依据和技术参考。

1 材料与方 法

1.1 材料培养与试验设计

供试材料为番茄品种‘秦丰保冠’, 由西安市秦丰蔬菜研究所提供。将温汤浸种出芽 (55℃ 温水中浸泡 3~4 h 后放在铺有湿润纱布的培养皿内, 于 29℃ 恒温箱中催芽) 的种子播于营养钵中, 以蛭石作基质, 待真叶展开后每 2 d 浇 1/8 Hoagland 营养液 1 次, 每株浇 50 mL, 当幼苗具有 4~5 真叶时, 挑选长势一致的植株定植于水培箱内, 定植前用蒸馏水洗净根部的育苗基质。水培箱大小为 60 cm × 40 cm × 20 cm, 每个水培箱加 1/4 Hoagland 营养液 35 L, 定植 6 株, 株行距均为 15 cm。定植后恢复生长 10 d, 开始进行试验处理。每个水培箱 24 h 进行充气泵充气, 每 2 d 更换 1 次营养液。

试验设如下处理: 1) 对照 (CK_0), 1/4 Hoagland 营养液; 2) 盐胁迫处理 (CK_1), 含 100 mmol/L NaCl 的 1/4 Hoagland 营养液; 3) 水杨酸处理 (SA), 在盐胁迫溶液中加入 0.2 mmol/L SA; 4) 硝普钠处理 (SNP), 在盐胁迫溶液中加入 0.1 mmol/L SNP; 5) SA+SNP 处理, 在盐胁迫溶液中同时加入 0.2 mmol/L SA 和 0.1 mmol/L SNP。NaCl 胁迫处理浓度、SA 和 SNP 浓度及试验处理天数均根据预备试验确定。为防止盐激, 先将营养液含有的 NaCl 浓度增加到 50 mmol/L, 2 d 后浓度增至 100 mmol/L, 此时定为胁迫处理的开始时间。在进行 SA+SNP 处理的同时, 前 4 个处理补充加入适量体积的去离子水, 以保持处理体积一致。处理期间每天更换处理营养液, 每处理

3次重复(3个水培槽),水培槽随机排列。处理的第3、5和7d分别测定幼苗上数第2片完全展开叶的相关指标,测定时每处理随机测定6株,每株重复测定2次。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 气体交换参数 使用LI-6400XT光合作用测定系统(Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA)测定净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i)等参数。测定时,仪器使用开放式气路、内置LED红/蓝光源(6400-02B),光强设置为 $800 \mu mol/(m^2 \cdot s)$,叶室温度为 $(28 \pm 2)^\circ C$ 、 CO_2 浓度为 $(360 \pm 20) \mu L/L$ 。

1.2.2 叶绿素荧光参数 采用JUNIOR-PAM脉冲调制叶绿素荧光仪(Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Germany)测定叶绿素荧光参数。测定前先对叶片进行30 min暗适应,然后照射 $< 0.1 \mu mol/(m^2 \cdot s)$ 的检测光测得最小荧光(F_0),之后照射 $8000 \mu mol/(m^2 \cdot s)$ 的饱和脉冲光测得最大荧光(F_m)。接着照射 $800 \mu mol/(m^2 \cdot s)$ 的内源光化光,10 min后获得稳态荧光(F_s),再次照射饱和脉冲光以获得光下最大荧光(F_m'),最后关闭光化光,打开远红光的同时测定光下的最小荧光(F_0')。PS II最大光化学效率(F_v/F_m)、光化学荧光猝灭系数(qP)、非光化学荧光猝灭系数(NPQ)和实际光化学效率(Φ_{PSII})均由仪器自动给出。直接计算PS II潜在光化学活性(F_v/F_0),反应中心激发能捕获效率(F_v'/F_m')和PS II激发能压力($1-qP$),其中, $F_v = F_m - F_0$, $F_v' = F_m' - F_0'$ 。根据孙骏威等^[14]的方法计算光合功能相对限制值(L_{PFD}) = $1 - (qP \times \Phi_{PSII})/0.83$ 。按Babani和Lichtenthaler的公式^[15]计算用于表征 CO_2 潜在同化活性的叶绿素荧光衰减率

(R_{fd}) = $(F_m - F_s)/F_s$ 。两个光系统之间的激发能分配系数按Braun和Malkin的公式^[16]计算,PS I激发能分配系数 $\alpha = f/(1 + f)$,PS II激发能分配系数 $\beta = 1/(1 + f)$, $f = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_0')$;PS I和PS II间激发能分配的不平衡性用 $\beta/\alpha - 1$ 表示。参照Demmig-Adams等^[17]的方法计算吸收光能用于进行光化学反应的份额, $P = (F_v'/F_m') \times qP$;非光化学耗散的份额, $E_x = (1 - qP) \times (F_v'/F_m')$;天线热耗散的份额, $D = 1 - (F_v'/F_m')$ 。

1.3 数据统计分析

试验数据用IBM SPSS 19.0统计软件进行单因素方差分析(One-way ANOVA),采用LSD法进行差异显著性比较,使用ORIGIN PRO 8.5软件绘图。

2 结果与分析

2.1 SA和SNP对NaCl胁迫下番茄幼苗叶片气体交换参数的影响

番茄幼苗在 100 mmol/L NaCl胁迫处理(CK_1)的3~7d,叶片净光合速率(P_n)和气孔导度(G_s)分别持续显著下降了28.8%~59.7%和40.7%~59.0%,胞间 CO_2 浓度(C_i)先于第3d显著下降了6.9%,后在5~7d显著升高了13.9%~20.2%(图1)。与 CK_1 相比,SA、SNP单独和复配处理均能使NaCl胁迫下幼苗叶片 P_n 、 G_s 和 C_i 的变化得到显著抑制,其中以SA+SNP处理的综合效果最明显,在3~7d,其 P_n 和 G_s 分别比 CK_1 显著提高了25.5%~94.9%和43.2%~50.0%; C_i 在第3d比 CK_1 显著提高了7.5%,在5~7d比 CK_1 显著降低10.2%~13.8%。试验期间,SA和SNP处理间的上述各参数均无显著差异。

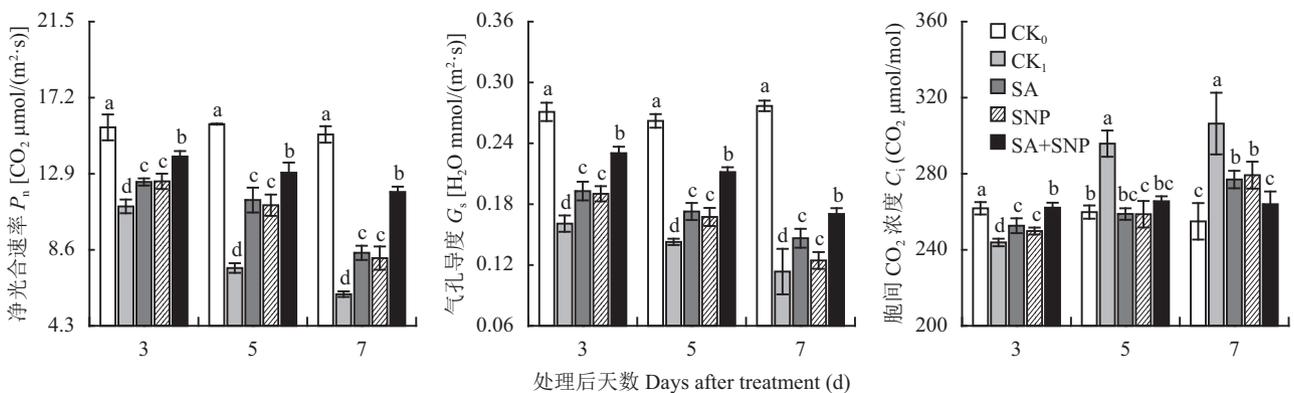


图1 水杨酸和硝普钠对NaCl胁迫下番茄幼苗叶片气体交换参数的影响

Fig. 1 Effects of salicylic acid and sodium nitroprusside on gas exchange parameters in leaves of tomato seedlings under NaCl stress

[注 (Note): 柱上不同小写字母表示处理间差异达0.05显著水平

Different small letters above the bars mean significant difference among treatments at 0.05 level.]

2.2 SA 和 SNP 对 NaCl 胁迫下番茄幼苗叶片暗适应荧光参数的影响

如图 2 所示, 与对照 (CK₀) 相比, 100 mmol/L NaCl 胁迫处理 (CK₁) 番茄幼苗的 3~7 d, 叶片初始荧光 (F_0) 显著升高了 28.6%~32.7%, 最大荧光 (F_m)、PS II 潜在光化学活性 (F_v/F_0) 和最大光化学效率 (F_v/F_m) 分别显著降低了 14.2%~24.4%、40.1%~52.4% 和 10.2%~16.5%。与 CK₁ 相比, SA、SNP 单

独和复配处理均能显著抑制 F_0 的升高, 不同程度延缓 F_m 、 F_v/F_0 和 F_v/F_m 的降低, 其中以 SA+SNP 处理效果最明显, 在 3~7 d, 其 F_0 比 CK₁ 显著降低了 19.8%~23.5%; F_m 、 F_v/F_0 和 F_v/F_m 分别比 CK₁ 显著提高了 11.2%~14.6%、51.7%~72.4% 和 9.5%~15.3%。除第 5 d F_v/F_m SA 处理显著高于 SNP 处理外, 试验期间两处理间的上述各参数均无显著差异。

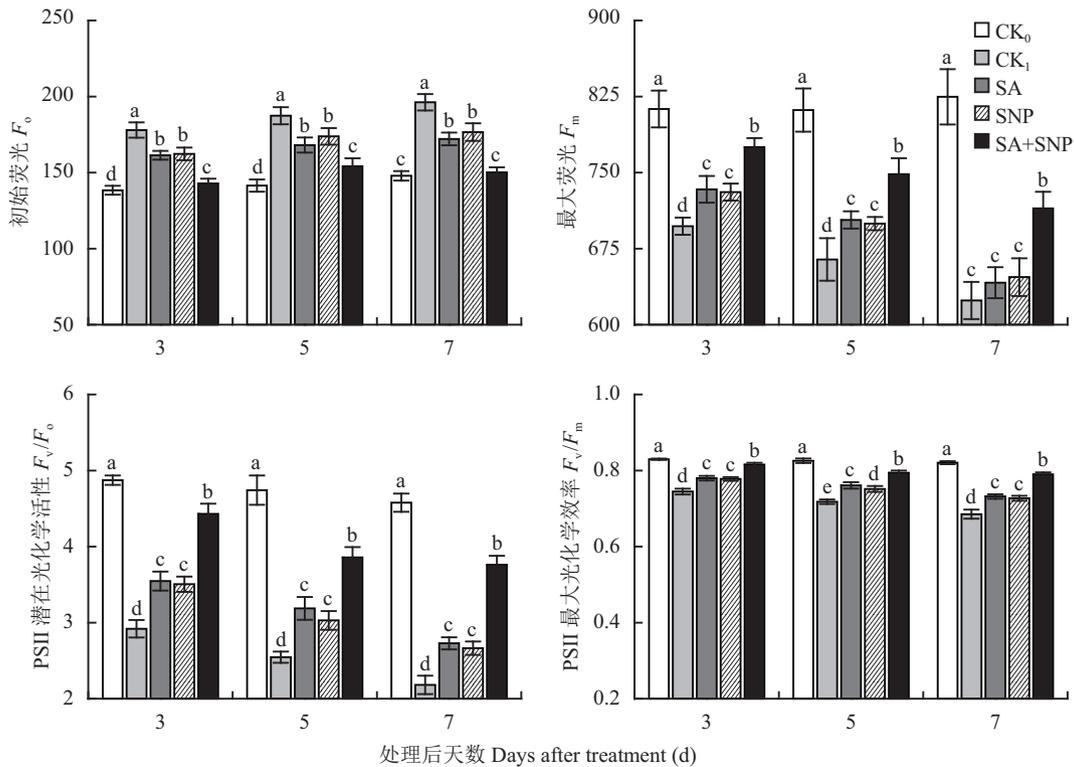


图 2 水杨酸和硝普钠对 NaCl 胁迫下番茄幼苗叶片暗适应荧光参数的影响

Fig. 2 Effect of salicylic acid and sodium nitroprusside on dark adaptation fluorescence parameters in leaves of tomato seedlings under NaCl stress

[注 (Note): 柱上不同小写字母表示处理间差异达 0.05 显著水平

Different small letters above the bars mean significant difference among treatments at 0.05 level.]

2.3 SA 和 SNP 对 NaCl 胁迫下番茄幼苗叶片光适应荧光参数的影响

番茄幼苗在 100 mmol/L NaCl 胁迫处理 (CK₁) 的 3~7 d, 叶片 PS II 天线转化效率 (F_v'/F_m')、实际光化学效率 (Φ_{PSII}) 和光化学荧光淬灭系数 (qP) 分别显著降低了 25.2%~36.7%、51.9%~78.8% 和 35.8%~66.5%, 非光化学淬灭系数 (NPQ) 显著升高 50.5%~66.9% (图 3)。与 CK₁ 相比, SA、SNP 单独和复配处理均能使 NaCl 胁迫下幼苗叶片的 F_v'/F_m' 、 Φ_{PSII} 和 qP 显著升高, NPQ 显著降低, 其中以 SA+SNP 处理效果最明显, 在 3~7 d, 其 F_v'/F_m' 、 Φ_{PSII} 和 qP 分别

比 CK₁ 提高了 25.7%~34.6%、74.2%~198.6% 和 38.8%~121.9%, NPQ 比 CK₁ 显著降低了 22.8%~23.4%。试验期间, SA 和 SNP 处理间的上述各参数均无显著差异。

2.4 SA 和 SNP 对 NaCl 胁迫下番茄幼苗叶片光合功能相对限制值和叶绿素荧光衰减率的影响

如图 4 所示, 与对照 (CK₀) 相比, 100 mmol/L NaCl 胁迫处理 (CK₁) 3~7 d, 番茄幼苗叶片光合功能相对限制值 (L_{PFD}) 显著升高了 53.4%~84.6%, 叶绿素荧光衰减率 (R_{fd}) 显著降低了 27.2%~39.3%。与 CK₁ 相比, SA、SNP 单独和复配处理均能显著抑制

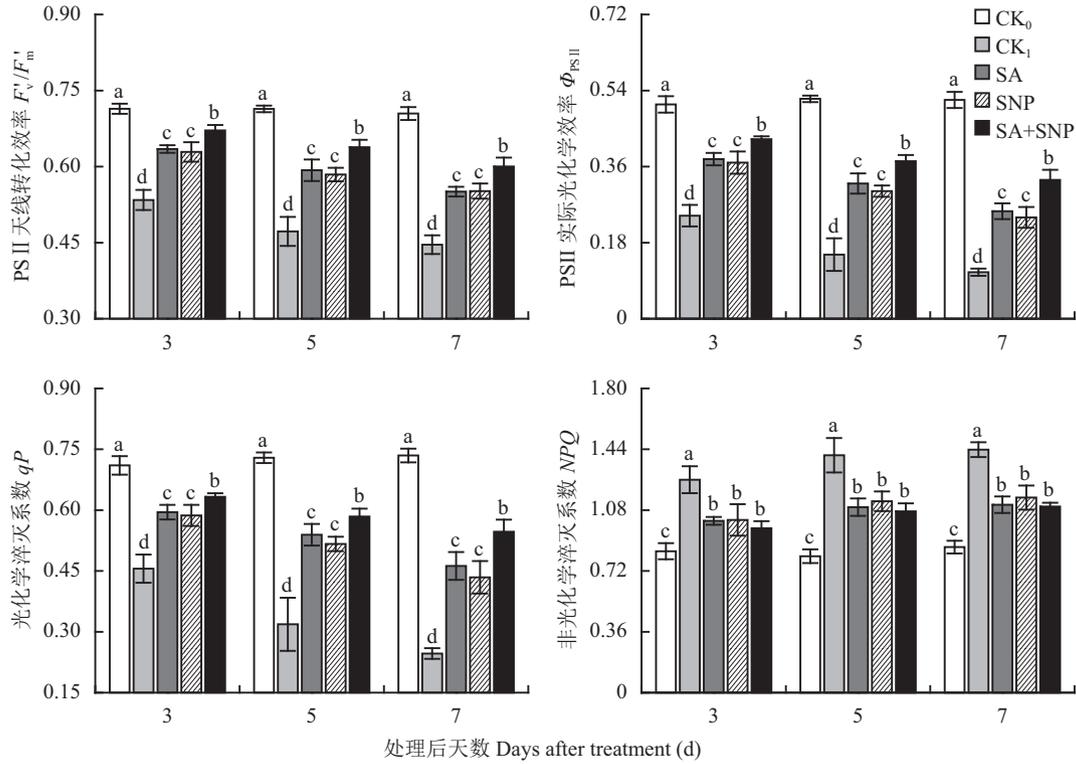


图 3 水杨酸和硝普钠对 NaCl 胁迫下番茄幼苗叶片光适应荧光参数的影响

Fig. 3 Effects of salicylic acid and sodium nitroprusside on light adaptation fluorescence parameters in leaves of tomato seedlings under NaCl stress

[注 (Note) : 柱上不同小写字母表示处理间差异达 0.05 显著水平
Different small letters in the figure mean significant difference among treatments at 0.05 level.]

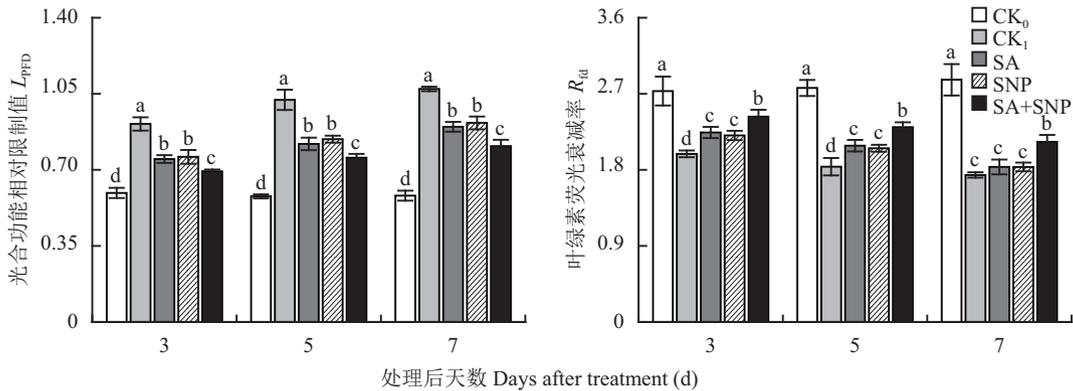


图 4 水杨酸和硝普钠对 NaCl 胁迫下番茄幼苗叶片光合功能相对限制值和叶绿素荧光衰减率的影响

Fig. 4 Effects of salicylic acid and sodium nitroprusside on photosynthetic function relative limit value and chlorophyll fluorescence decay rate in leaves of tomato seedlings under NaCl stress

[注 (Note) : 柱上不同小写字母表示处理间差异达 0.05 显著水平
Different small letters above the bars mean significant difference among treatments at 0.05 level.]

L_{PFD} 的升高、不同程度延缓 R_{fd} 的降低, 其中以 SA+SNP 处理效果最好, 在 3~7 d, 其 L_{PFD} 比 CK_1 显著降低了 23.9%~26.0%, R_{fd} 比 CK_1 显著提高了 22.2%~25.5%。试验期间, SA 和 SNP 处理间的 L_{PFD} 和 R_{fd} 值均无显著差异。

2.5 SA 和 SNP 对 NaCl 胁迫下番茄幼苗叶片两个光系统间激发能分配和 PS II 激发能压力的影响

番茄幼苗在 100 mmol/L NaCl 胁迫处理 (CK_1) 的 3~7 d, 叶片 PS I 激发能分配系数 (α) 显著降低了 24.7%~53.3%、PS II 激发能分配系数 (β)、两个光系

统间激发能分配不平衡偏离系数 ($\beta/\alpha-1$) 和 PS II 激发能压力 ($1-qP$) 分别显著升高了 17.5%~39.2%、194.4%~748.0% 和 87.9%~184.0%(图 5)。与 CK_1 相比, SA、SNP 单独和复配 (SA+SNP) 处理均能显著减缓 α 的下降和抑制 β 、 $\beta/\alpha-1$ 和 $1-qP$ 的上升, 并以

SA+SNP 处理效果最明显, 在 3~7 d, 其 α 比 CK_1 显著提高了 23.9%~78.8%, β 、 $\beta/\alpha-1$ 和 $1-qP$ 分别比 CK_1 显著降低了 10.9%~19.4%、51.7%~72.8% 和 32.5%~39.9%。试验期间, SA 和 SNP 处理间的上述各参数均无显著差异。

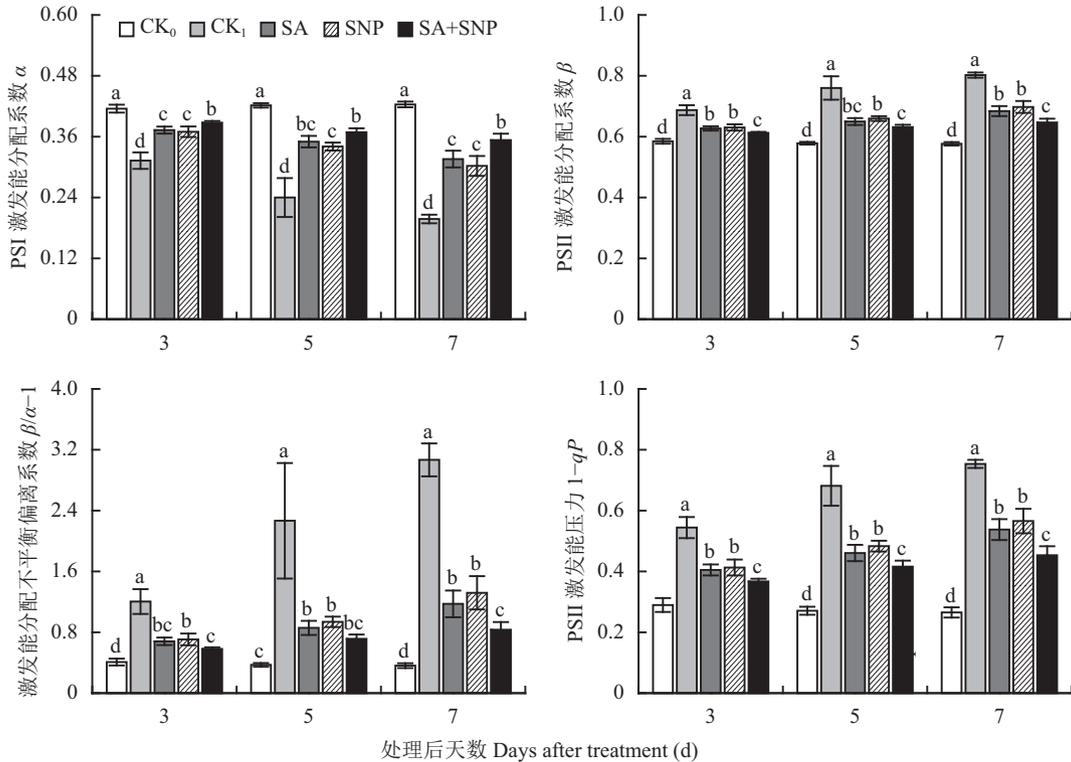


图 5 水杨酸和硝普钠对 NaCl 胁迫下番茄幼苗叶片双光系统间激发能分配和 PS II 激发能压力的影响

Fig. 5 Effects of salicylic acid and sodium nitroprusside on distribution of excitation energy between two photosystems and PS II excitation pressure in leaves of tomato seedlings under NaCl stress

[注 (Note): 柱上不同小写字母表示处理间差异达 0.05 显著水平

Different small letters above the bars mean significant difference among treatments at 0.05 level.]

2.6 SA 和 SNP 对 NaCl 胁迫下番茄幼苗叶片 PS II 吸收光能分配利用的影响

PS II 捕获的光能除了用于光化学反应外, 剩余部分分别通过反应中心和天线色素进行耗散^[17-18]。如图 6 所示, 与对照 (CK_0) 相比, 100 mmol/L NaCl 胁迫处理 (CK_1) 番茄幼苗的 3~7 d, 叶片捕获光能用于进行光化学反应的份额 (P) 显著降低了 51.9%~78.8%, 用于反应中心非光化学耗散的份额 (E_x) 和天线热耗散的份额 (D) 分别显著升高 40.4%~79.8% 和 62.9%~87.6%。与 CK_1 相比, SA、SNP 单独和复配 (SA+SNP) 处理均能使 NaCl 胁迫下幼苗叶片的 P 值显著提高, E_x 和 D 值显著降低, 其中以 SA+SNP 处理效果最好, 在 3~7 d, 其 P 值比 CK_1 提高了 74.2%~198.6%, E_x 和 D 值分别比 CK_1 降低了 15.1%~

19.1% 和 27.8%~31.4%。试验期间, SA 和 SNP 处理间的 P 、 E_x 和 D 值均无显著差异。

3 讨论

番茄幼苗在 NaCl 胁迫下叶片 G_s 下降趋稳的同时 C_i 持续上升, 按 Farquhar 和 Sharkey^[19] 的气体交换模型理论可以明确叶肉细胞光合活性降低是引起幼苗 P_n 下降的主导因素。众所周知, 叶绿体内光合过程的各步骤密切偶联, 任何一步受阻均可导致光抑制的发生, 而光抑制并非意味着 PS II 的破坏, 要判断盐胁迫是否损伤了 PS II, 还需借助对 F_o 、 F_m 和 F_v/F_o 的综合分析。Baker^[20] 认为, F_v/F_m 降低的同时若伴随有 F_o 的升高, 则可明确 PS II 反应中心已经遭到破坏。 F_v/F_o 作为 F_v/F_m 的另一种敏感表达方式,

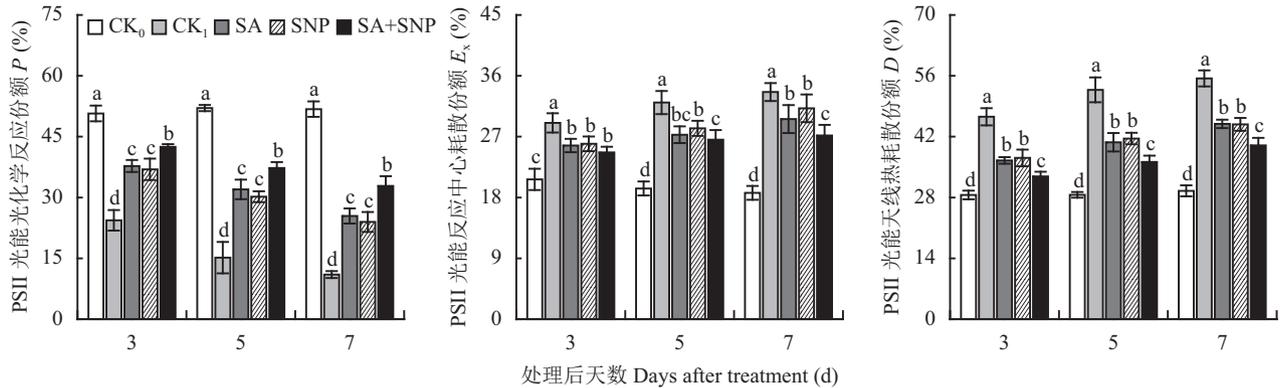


图6 水杨酸和硝普钠对NaCl胁迫下番茄幼苗叶片PSII吸收光能分配利用的影响

Fig. 6 Effects of salicylic acid and nitric oxide on the distribution and utilization of luminous energy of PS II in leaves of tomato seedlings under stress of NaCl

[注 (Note): 柱上不同小写字母表示处理间差异达 0.05 显著水平

Different small letters above the bars mean significant difference among treatments at 0.05 level.]

与有活性的 PS II 反应中心数量成正比^[21], 反映了光能从捕光色素蛋白复合体(LHC II)到 PS II 的传递能力^[2]。试验中, NaCl 胁迫处理的幼苗叶片 F_o 显著升高, F_m 、 F_v/F_o 和 F_v/F_m 显著降低, 表明盐胁迫引起的光抑制损伤了 PS II (破坏反应中心, LHC II 可逆脱离 PS II), 致使光合原初反应受阻, 通过 PS II 的电子传递能力 (F_m) 下降。SA、SNP 单独或复配处理均能使胁迫下的 F_o 显著降低, F_m 、 F_v/F_o 和 F_v/F_m 显著升高, 并以复配处理效果最好, 说明在缓解盐胁迫损伤 PS II 反应中心、维持光能从 LHC II 到 PS II 的传递方面 SA 和 SNP 复配处理具有协调增效作用。这与 Liu 等^[11]对棉苗的研究结果部分一致。

PS II 实际光化学效率 (Φ_{PSII}) 的大小除受反应中心激发能捕获效率 (F_v'/F_m') 制约外, 还与反映 PS II 反应中心开放程度和初级醌电子受体 (Q_A) 下游电子传递通畅性的光化学淬灭系数 (qP) 有关。由于光合 CO_2 同化 (暗反应) 对 ATP 和 NADPH 需求的多寡也可反馈调控 Φ_{PSII} 的变化^[23], 因此基于 Φ_{PSII} 计算的 L_{PFD} 可以反映某一特定光强下光合机构整体功能的相对受限程度。非光化学淬灭 (NPQ) 代表了叶片依赖叶黄素循环的非辐射能量耗散的强弱, 是植物长期适应环境形成的一种光合机构自我保护机制^[24]。本研究结果显示, NaCl 胁迫在显著降低幼苗叶片 F_v'/F_m' 、 Φ_{PSII} 、 qP 和 R_{id} 的同时, 使 NPQ 和 L_{PFD} 显著升高, 表明盐胁迫对光合机构的损伤抑制了 PS II 的光化学效率, 进而迫使植株启动依赖叶黄素循环保护机制的运行来耗散过剩激发能。SA、SNP 单独或复配处理均能使盐胁迫下的 Φ_{PSII} 、 F_v'/F_m' 、 qP 和 R_{id} 显著升高, NPQ 和 L_{PFD} 显著降低, 并以复配处理

效果最好, 说明增强非辐射能量耗散并不是盐胁迫下 SA 或/和 SNP 保护光合机构的主要机制, 对 PS II 及其 Q_A 下游电子传递受体的保护, 以及对光合暗反应活性 (R_{id}) 的改善才是外源 SA 或/和 SNP 减轻过剩光能损伤 PS II、增强番茄幼苗耐盐能力的真正原因, 而其中表现出复配处理的协同增效作用也类似于 Liu 等^[11]对棉苗的研究。

状态转换参与调节的激发能均衡分配是 PS II 和 PS I 高效运转、协调完成线性电子传递的前提^[25-27]。状态转换是指植物光合机构两种存在状态 (状态 I 和状态 II) 间的相互转换。状态 I 使激发能较多地分配至 PS II, 结果使 PS II 被过度激发, 从而加重了 PS II 的光抑制; 状态 II 与状态 I 的作用过程恰好相反^[28-29]。本试验中, 番茄幼苗在 NaCl 胁迫下叶片分配至 PS I 的激发能 (α) 显著减少, 分配至 PS II 的激发能 (β) 显著增多, 致使激发能分配不平衡偏离系数 ($\beta/\alpha-1$) 显著增大, 这是光合机构状态 I 向状态 II 转换受阻的必然结果, 而由此导致过高的 PS II 激发能压力 ($1-qP$) 会诱导反应中心发生可逆失活, 甚至破坏 PS II 和类囊体膜的结构, 从而使电子“Z”链传递受阻, 严重制约光合作用的高效运行^[27, 30]。胁迫条件下 SA、SNP 单独或复配处理的幼苗叶片 β 、 $\beta/\alpha-1$ 和 $1-qP$ 显著降低, α 显著升高, 并以复配处理效果更明显, 说明在调节状态转换、促进激发能均衡分配 (双光系统间) 方面, SA 和 SNP 复配处理也具有协同增效作用。业已证实, PS II 向 PS I 的激发能“满溢”和磷酸化的 LHC II 向 PS I 的移动是植物光合机构实现状态 I 向状态 II 转换的两种可能方式^[27, 29-30], 而以这两种方式并行调节的激发能均衡分配也已

被 Tan 等^[25]在小麦的研究上所证实。NaCl 胁迫下, SA 或/和 SNP 改善番茄幼苗叶片激发能双光系统间均衡分配的状态转换调节方式尚不明确, 对此仍需深入研究。

盐胁迫下, 包括 PS II 在内的整个光合机构活性的改善是 SA 或/和 SNP 减少幼苗叶片吸收光能天线热耗散份额 (D)、增加反应中心光化学分配份额 (P) 的主要原因。 E_x 指的是因反应中心的关闭 (或失活) 使已传递到反应中心的激发能在不能进行光化学反应时, 不得不通过反应中心耗散的份额, 该值升高将诱发 PS II 产生过量的活性氧, 并直接构成对反应中心色素和结构蛋白的损伤, 进而严重缩减 PS II 激发能光化学利用的份额 (P)^[17-18, 31-32]。本试验中, SA 和 SNP 复配处理在增加 P 和减少 D 中表现出的优势未能在减少 E_x 分配上得以体现, 说明通过减少反应中心过剩光能耗散降低活性氧生成并非是 SA 和 SNP 协同保护 PS II 的主要生理机制。据此推测, 在调节抗氧化系统活性增强上, 二者表现出的协同增效作用才是 SA 和 SNP 协同提高反应中心活性的主要原因, 而这与本研究前期报道的结果相吻合^[13], 同时也与 Simaei 等^[12]对大豆, Liu 等^[11]和 Dong 等^[10]对棉花的研究结果一致。需要指出的是, Cyt- b_{559} 介导的环式电子传递^[33]和脱去外周天线的 PS II $_{\beta}$ 的形成 (缩小了 PS II 光吸收截面) 与移动 (在类囊体的基粒片层和基质片层区的移动, 完成光能由 PS II 向 PS I 的分配)^[34-35]是反应中心激发能耗散的两种主要方式, 而 SA 或/和 SNP 究竟以何种方式下调 E_x 的机制尚不明确, 对此还需深入研究。

4 结论

水杨酸、硝普钠单独或复配处理均能有效减轻 NaCl 胁迫对番茄幼苗叶片 PS II 的损伤, 其具体作用机制主要包括参与调节激发能在 PS II 和 PS I 间的均衡分配, 增强 Q_A 下游的线性电子传递效率, 以及对光合暗反应同化 CO_2 活性的提升。其中复配处理表现出的显著优势说明外源水杨酸和一氧化氮在保护光合机构、提高番茄幼苗抗 (耐) 盐性上具有协同增效作用。

参 考 文 献:

[1] Testa R, Di Trapani A M, Sgroi F, *et al.* Economic sustainability of Italian greenhouse cherry tomato[J]. Sustainability, 2014, 6(11): 7967-7981.

[2] 陆晓民, 孙锦, 郭世荣, 等. 低氧胁迫下 24-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, Guo S R, *et al.* Effects of exogenous 24-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.
- [3] Khurana A, Kumar R, Babbar S B. Nitric oxide is involved in salicylic acid-induced flowering of *Lemna aequinoctialis* Welw[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2014, 36(10): 2827-2833.
- [4] Klessig D F, Durner J, Noad R, *et al.* Nitric oxide and salicylic acid signaling in plant defense[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2000, 97(16): 8849-8855.
- [5] Asghar M, Per T S, Masood A, *et al.* Nitric oxide signaling and its crosstalk with other plant growth regulators in plant responses to abiotic stress[J]. Environmental Science and Pollution Research, 2017, 24(3): 2273-2285.
- [6] Xu L L, Fan Z Y, Dong Y J, *et al.* Effects of exogenous salicylic acid and nitric oxide on physiological characteristics of two peanut cultivars under cadmium stress[J]. Biologia Plantarum, 2015, 59(1): 171-182.
- [7] Esim N, Atici Ö. Effects of exogenous nitric oxide and salicylic acid on chilling-induced oxidative stress in wheat (*Triticum aestivum*)[J]. Frontiers in Life Science, 2015, 8(2): 124-130.
- [8] Dong Y, Chen W, Liu F, *et al.* Effects of exogenous salicylic acid and nitric oxide on peanut seedlings growth under iron deficiency[J]. Communications in Soil Science and Plant Analysis, 2016, 47(22): 2490-2505.
- [9] Yan F, Liu Y, Sheng H, *et al.* Salicylic acid and nitric oxide increase photosynthesis and antioxidant defense in wheat under UV-B stress[J]. Biologia Plantarum, 2016, 60(4): 686-694.
- [10] Dong Y J, Wang Z L, Zhang J W, *et al.* Interaction effects of nitric oxide and salicylic acid in alleviating salt stress of *Gossypium hirsutum* L.[J]. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 2015, 15(3): 561-573.
- [11] Liu S, Dong Y J, Xu L L, *et al.* Effects of foliar applications of nitric oxide and salicylic acid on salt-induced changes in photosynthesis and antioxidative metabolism of cotton seedlings[J]. Plant Growth Regulation, 2014, 73(1): 67-78.
- [12] Simaei M, Khavari-Nejad R A, Saadatmand S, *et al.* Effects of salicylic acid and nitric oxide on antioxidant capacity and proline accumulation in *Glycine max* L. treated with NaCl salinity[J]. African Journal of Agricultural Research, 2011, 6(16): 3775-3782.
- [13] 孙德智, 何淑平, 彭靖, 等. 水杨酸和硝普钠对 NaCl 胁迫下番茄幼苗生长及生理特性的影响[J]. 西北植物学报, 2013, 33(3): 541-546.
- [14] Sun D Z, He S P, Peng J, *et al.* Effects of salicylic acid and sodium nitroprusside on tomato seedling growth and physiological characteristics under NaCl stress[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2013, 33(3): 541-546.
- [14] 孙骏威, 翁晓燕, 李岍, 等. 缺钾对水稻不同品种光合和能量耗散的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2007, 13(4): 577-584.
- Sun J W, Weng X Y, Li Q, *et al.* Effects of potassium-deficiency on photosynthesis and energy dissipation in different rice cultivars[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizer, 2007, 13(4): 577-584.

- [15] Babani F, Lichtenthaler H K. Light-induced and age-dependent development of chloroplasts in etiolated barley leaves as visualized by determination of photosynthetic pigments, CO₂ assimilation rates and different kinds of chlorophyll fluorescence ratios[J]. *Journal of Plant Physiology*, 1996, 148(5): 555–566.
- [16] Braun G, Malkin S. Regulation of the imbalance in light excitation between photosystem II and photosystem I by cations and by the energized state of the thylakoid membrane[J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1990, 1017(1): 79–90.
- [17] Demmig-Adams B, Adams III 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]. *Physiologia Plantarum*, 1996, 98: 253–264.
- [18] Kato M C, Hikosaka K, Hirotsu N, *et al.* The excess light energy that is neither utilized in photosynthesis nor dissipated by photoprotective mechanisms determines the rate of photoinactivation in photosystem II[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2003, 44(3): 318–325.
- [19] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33: 317–345.
- [20] Baker N R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59: 89–113.
- [21] Krause G H, Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1991, 42: 313–349.
- [22] 谢寅峰, 张千千, 刘伟龙, 等. 外源水杨酸对高氯酸盐胁迫下水花生叶绿素荧光特性的影响[J]. *环境科学学报*, 2010, 30(7): 1457–1465.
Xie Y F, Zhang Q Q, Liu W L, *et al.* Effects of exogenous salicylic acid on the chlorophyll fluorescence characteristics of *Alternanthera philoxeroides* under perchlorate stress[J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2010, 30(7): 1457–1465.
- [23] 张会慧, 田祺, 刘关君, 等. 转2-Cys Prx基因烟草抗氧化酶和PSII电子传递对盐和光胁迫的响应[J]. *作物学报*, 2013, 39(11): 2023–2029.
Zhang H H, Tian Q, Liu G J, *et al.* Responses of antioxidant enzyme and PSII electron transport in leaf of transgenic tobacco carrying 2-Cys Prx to salt and light stresses[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2013, 39(11): 2023–2029.
- [24] Goss R, Böhme K, Wilhelm C. The xanthophyll cycle of *Mantoniella squamata* converts violaxanthin into antheraxanthin but not to zeaxanthin: consequences for the mechanism of enhanced non-photochemical energy dissipation[J]. *Planta*, 1998, 205(4): 613–621.
- [25] Tan X X, Xu D Q, Shen Y G. Both spillover and light absorption cross-section changes are involved in the regulation of excitation energy distribution between the two photosystems during state transitions in wheat leaf[J]. *Photosynthesis Research*, 1998, 56(1): 95–102.
- [26] Tikkanen M, Aro E M. Thylakoid protein phosphorylation in dynamic regulation of photosystem II in higher plants[J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 2012, 1817(1): 232–238.
- [27] Rochaix J D. Regulation and dynamics of the light-harvesting system[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2014, 65: 287–309.
- [28] Fork D C, Satoh K. The control by state transitions of the distribution of excitation energy in photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1986, 37: 335–361.
- [29] Yokono M, Murakami A, Akimoto S. Excitation energy transfer between photosystem II and photosystem I in red algae: larger amounts of phycobilisome enhance spillover[J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 2011, 1807(7): 847–853.
- [30] Cui Z H, Wang Y P, Zhang A, *et al.* Regulation of reversible dissociation of LHClI from PSII by phosphorylation in plants[J]. *American Journal of Plant Sciences*, 2014, 5(2): 241–249.
- [31] Macpherson A N, Telfer A, Barber J, *et al.* Direct detection of singlet oxygen from isolated photosystem II reaction centres[J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1993, 1143(3): 301–309.
- [32] Nishiyama Y, Allakhverdiev S I, Murata N. Protein synthesis is the primary target of reactive oxygen species in the photoinhibition of photosystem II[J]. *Physiologia Plantarum*, 2011, 142(1): 35–46.
- [33] Shinopoulos K E, Brudvig G W. Cytochrome *b*₅₅₉ and cyclic electron transfer within photosystem II[J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 2012, 1817(1): 66–75.
- [34] Allen J F. Protein phosphorylation in regulation of photosynthesis[J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1992, 1098(3): 275–335.
- [35] Wollman F A. State transitions reveal the dynamics and flexibility of the photosynthetic apparatus[J]. *EMBO Journal*, 2001, 20(14): 3623–3630.