

## ALA 对西瓜叶片叶绿素荧光光响应曲线的影响

康琅, 汪良驹\*

(南京农业大学园艺学院, 江苏 南京 210095)

**摘要:** 用 PAM-2100 便携式荧光仪测定 50~200 mg·L<sup>-1</sup> ALA 处理的西瓜幼苗叶片, 观察到 ALA 处理可以提高西瓜幼苗暗适应叶片最大荧光 ( $F_m$ )、可变荧光 ( $F_v$ )、PS II 最大光化学效率 ( $F_v/F_m$ )、PS II 潜在光化学效率 ( $F_v/F_0$ ) 以及叶片获取光能能力 ( $1/F_0 - 1/F_m$ ) 的效应。对叶绿素荧光光响应曲线的研究表明, 叶片 PS II 有效光化学效率 ( $F_v'/F_m'$ )、PS II 实际光化学效率 ( $\Phi_{PSII}$ )、荧光猝灭系数 ( $qP$ ) 和光化学能量耗散 ( $P$ ) 均随着光化光照强度的增加呈下降趋势; 而非光化学荧光猝灭系数 ( $NPQ$ )、电子传递速率 ( $ETR$ )、光化学速率 ( $PCR$ )、天线热耗散 ( $D$ ) 以及 PS II 反应中心非光化学能量耗散 ( $E$ ) 则随着光化光照强度增加呈上升趋势。在作用光照强度为 40  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时,  $F_v'/F_m'$ 、 $\Phi_{PSII}$ 、 $qP$ 、 $P$ 、 $E$ 、 $D$  和  $NPQ$  等光响应曲线出现 1 个明显的转折点; 当光化光照强度低于 40  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时, 随光照强度增加, 曲线呈相反趋势。外源 ALA 处理明显提高西瓜叶片  $F_v'/F_m'$ 、 $\Phi_{PSII}$ 、 $P$ 、 $PCR$  和  $ETR$ 。当光化光照强度高于 1 500  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时, ALA 处理叶片  $NPQ$  明显高于对照, 表现出更强的能量耗散能力。从 PS II 反应中心能量分配比率上看, ALA 处理叶片  $D$  下降,  $E$  上升, 同时保持较高  $P$ , 说明 ALA 处理有利于能量进入 PS II 反应中心, 促进光化学效率提高。

**关键词:** 5-氨基乙酞丙酸; 叶绿素荧光; 光响应曲线; 西瓜

中图分类号: Q945.78 文献标识码: A 文章编号: 1000-2030 (2008) 01-0031-06

## Effects of ALA treatments on light response curves of chlorophyll fluorescence of watermelon leaves

KANG Lang, WANG Liang-ju\*

(College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

**Abstract:** To elucidate the chlorophyll fluorescence dynamics of 5-aminolevulinic acid (ALA) promotion on photosynthesis of plants, 50-200 mg·L<sup>-1</sup> ALA solutions were supplied to watermelon (*Citrullus lanatus* Thunb. Mansfeld) seedlings, and after a dozen days, the light response curves of chlorophyll fluorescence were measured by PAM-2100 chlorophyll fluorometer. The results showed that ALA treatment enhanced the maximum fluorescence ( $F_m$ ), the variable fluorescence ( $F_v$ ), PS II maximal photochemical efficiency ( $F_v/F_m$ ), potential PS II photochemical efficiency ( $F_v/F_0$ ) and the ability of PS II reaction center to trap energy from antenna pigment ( $1/F_0 - 1/F_m$ ) in the dark-adapted leaves of watermelon. The measurements of light response curves showed that PS II photochemical efficiency ( $F_v'/F_m'$ ), PS II actual photochemical efficiency ( $\Phi_{PSII}$ ), photochemical quench ( $qP$ ) and photochemistry ( $P$ ) of the light-adapted leaves tended to, as a whole, decreased as the actinic light intensity increased; however, non-photochemical quench ( $NPQ$ ), electronic transfer rate ( $ETR$ ), photochemistry rate ( $PCR$ ), antenna heat dissipation ( $D$ ) and non-photochemistry in PS II reaction centre ( $E$ ) increased as the actinic light intensity increased. At the actinic light intensity of about 40  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , an inflexion was found in the light response curves of chlorophyll fluorescence parameters including  $F_v'/F_m'$ ,  $\Phi_{PSII}$ ,  $qP$ ,  $NPQ$ ,  $P$ ,  $D$  and  $E$ , which was possibly related with the light compensation point of photosynthesis. Additionally, exogenous ALA treatments significantly promoted  $F_v'/F_m'$ ,  $\Phi_{PSII}$ ,  $P$ ,  $PCR$  and  $ETR$ . When the actinic light intensity was higher than about 1 500  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,  $NPQ$  was higher in ALA treated leaves than that of the control, suggesting that photoinhibition induced by ALA treatment was beneficial for energy dissipation to protect leaf photosynthesis. Analysis of the energy distribution of PS II reaction center showed that ALA treatment led to lower levels of  $D$ , and higher levels of  $E$  and  $P$ , suggesting that ALA enhanced energy harvested by antenna pigments into PS II reaction center, where part of the energy dissipated non-photochemically, which was important for maintaining higher level of photochemistry of PS II.

**Key words:** 5-aminolevulinic acid; chlorophyll fluorescence; light response curves; watermelon

5-氨基乙酰丙酸 (ALA) 是所有生物体内卟啉类化合物生物合成的第一个关键前体。近年研究表明, 高浓度 ALA 可以作为农田除草剂<sup>[1]</sup> 和杀虫剂<sup>[2]</sup>, 低浓度 ALA 可以提高作物产量<sup>[3]</sup>, 促进苹果着色<sup>[4]</sup>, 提高叶片光合效率<sup>[5-8]</sup>, 并增强作物耐低温弱光能力<sup>[6]</sup> 和耐盐性<sup>[9]</sup>。因而, ALA 在农业生产上有着广泛的应用前景<sup>[10]</sup>。对西瓜的研究表明, 外源 ALA 处理明显提高低温弱光条件下叶片光合速率, 促进碳水化合物和干物质积累, 而且这种促进效应与其维持较高的 SOD 等抗氧化酶活性有关<sup>[11]</sup>。ALA 促进 PS II 光化学速率的提高与作用光照强度有关<sup>[12]</sup>。但是, 迄今尚未见到西瓜叶片叶绿素荧光光响应变化动态的报道。本研究以西瓜幼苗为材料, 测定了秋冬季塑料大棚中叶片叶绿素荧光光响应曲线, 并且分析了 ALA 处理效应, 以便为 ALA 在设施西瓜生产上应用提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 植物材料与生长条件

供试材料为西瓜 (*Citrullus lanatus* Thunb. Mansfeld) 品种新京欣一号。将西瓜种子放于培养皿中, 在 30 °C 恒温箱中催芽 2 d, 播种于直径 14 cm 的钵中, 用园土 (约含 7.5% (质量分数) 腐熟牛粪) 做基质, 于 2005 年 10 月 10 日置于单层膜覆盖的塑料大棚中培养。幼苗培养期间, 大棚内晴天最大光照强度约为  $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 最高温度 26 °C, 最低温度 5 °C。视天气情况每隔 1~2 d 浇水 1 次。待第 1 片真叶完全展开后 (11 月 5 日), 选择生长一致的幼苗, 进行 ALA 处理。

### 1.2 ALA 处理

ALA 处理设 50、100 和 200  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  3 个浓度, 以蒸馏水为对照, 傍晚进行处理, 每株用 5 mL ALA 溶液 (添加 0.01% Triton 作展着剂), 先用毛笔涂抹叶片正反面, 剩余溶液做根部灌溉, 重复 5 次, 随机排列。第 12 天时测定叶片叶绿素荧光参数。

### 1.3 叶绿素荧光光响应曲线测定

叶绿素荧光测定用 PAM-2100 便携式荧光仪 (德国 Walz 公司)。叶片暗适应 20 min 后, 先用小于  $0.05 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  的测量光照射叶片, 测初始荧光 ( $F_0$ ), 随后施加饱和和脉冲光  $9000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  照射 0.8 s, 测得最大荧光 ( $F_m$ ) 和可变荧光 ( $F_v$ ), 并计算暗适应叶片 PS II 最大潜在光化学效率 ( $F_v/F_m$ )。然后进行光响应曲线的测定。先打开光化光 (共设 11 个梯度, 分别为 20、40、60、100、150、250、400、700、1000、1500 和 3000  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), 第 180 秒时打开饱和和脉冲进行猝灭分析, 第 185 秒将光化光升高 1 个梯度, 进行下一轮荧光猝灭分析, 直到光化光照强度达到 3000  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 关闭测量光, 调出报告文件, 显示测得荧光参数, 包括光适应叶片最大荧光 ( $F_m'$ )、最小荧光 ( $F_0'$ )、可变荧光  $F_v'$ 、PS II 实际光化学效率 ( $\Phi_{\text{PS II}}$ )、电子传递速率 ( $ETR$ )、光化学荧光猝灭 ( $qP$ ) 和非光化学荧光猝灭 ( $NPQ$ )。部分荧光参数计算公式<sup>[13]</sup> 如下: PS II 有效光化学效率  $F_v'/F_m' = (F_m' - F_0') / F_m'$ ; 光化学速率  $PCR = F_v'/F_m' \times qP \times PAR$ 。PS II 吸收光能分配百分率计算公式<sup>[14]</sup> 如下: 天线热耗散  $D = 1 - F_v'/F_m'$ ; 光化学反应  $P = qP \times (F_v'/F_m')$ ; PS II 反应中心非光化学耗散  $E = (1 - qP) \times (F_v'/F_m')$ 。这里,  $D + P + E = 1$ 。以上测定均重复 4 次, 进行方差分析和 Duncan 氏测验。

## 2 结果与分析

### 2.1 ALA 处理对暗适应西瓜叶片叶绿素荧光参数的影响

由表 1 可知, 50~200  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  ALA 处理对暗适应西瓜叶片  $F_0$  无显著影响, 但能提高  $F_m$ 、 $F_v$ 、 $F_v/F_m$ 、PS II 潜在光化学效率 ( $F_v/F_0$ ) 以及暗适应下叶片可获取光能的能力 ( $1/F_0 - 1/F_m$ ), 其中 200  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  ALA 处理差异达到显著水平 ( $P < 0.05$ )。

表 1 ALA 处理对西瓜幼苗暗适应叶片叶绿素荧光参数的影响

Table 1 Effect of ALA treatments on chlorophyll fluorescence of the dark-adapted leaves of watermelon

$\rho$ (ALA) / $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$	$F_0$	$F_m$	$F_v$	$F_v/F_m$	$F_v/F_0$	$1/F_0 - 1/F_m$
0	0.371 6 <sup>a</sup>	1.004 4 <sup>a</sup>	0.632 8 <sup>a</sup>	0.621 2 <sup>a</sup>	1.695 4 <sup>a</sup>	1.618 2 <sup>a</sup>
50	0.388 5 <sup>a</sup>	1.136 7 <sup>ab</sup>	0.748 2 <sup>ab</sup>	0.654 6 <sup>ab</sup>	1.694 1 <sup>ab</sup>	1.689 6 <sup>ab</sup>
100	0.377 9 <sup>a</sup>	1.129 5 <sup>ab</sup>	0.751 6 <sup>ab</sup>	0.664 9 <sup>ab</sup>	1.760 8 <sup>ab</sup>	1.794 2 <sup>ab</sup>
200	0.380 0 <sup>a</sup>	1.230 8 <sup>b</sup>	0.850 8 <sup>b</sup>	0.690 2 <sup>b</sup>	1.819 0 <sup>b</sup>	1.858 6 <sup>b</sup>

注: 同列不同字母表示在 0.05 水平上差异显著。The different small letters in a column represent significant difference at 0.05 level.

### 2.2 ALA 处理对西瓜叶片 PS II 有效光化学效率 ( $F_v'/F_m'$ ) 和 PS II 实际光化学效率 ( $\Phi_{PSII}$ ) 的影响

图 1 显示, 西瓜叶片  $F_v'/F_m'$  和  $\Phi_{PSII}$  的光响应曲线整体上均随作用光照强度的增加而下降, 但是, 在作用光照强度为  $40 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时,  $F_v'/F_m'$  和  $\Phi_{PSII}$  变化出现 1 个明显的转折点, 低于  $40 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时, 随着光照强度增加曲线呈上升趋势。

ALA 处理不改变西瓜叶片  $F_v'/F_m'$  和  $\Phi_{PSII}$  的变化趋势, 但明显提高两种光化学效率测定值。ALA 促进  $\Phi_{PSII}$  上升的幅度大于  $F_v'/F_m'$ ; ALA 质量浓度越高, 处理效应越明显。就作用光照强度而言, 除了  $3\ 000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  以外, 其余所有 ALA 处理的测定值均高于对照, 其中  $200 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$  ALA 处理效应达到差异显著水平。在低于  $1\ 500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  的光照条件下,  $50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$  ALA 处理西瓜叶片的  $F_v'/F_m'$  提高  $11\% \sim 16\%$ ,  $\Phi_{PSII}$  提高  $14\% \sim 23\%$ ;  $200 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$  ALA 处理,  $F_v'/F_m'$  提高  $18\% \sim 27\%$ ,  $\Phi_{PSII}$  提高  $23\% \sim 46\%$ , 达到差异显著水平。

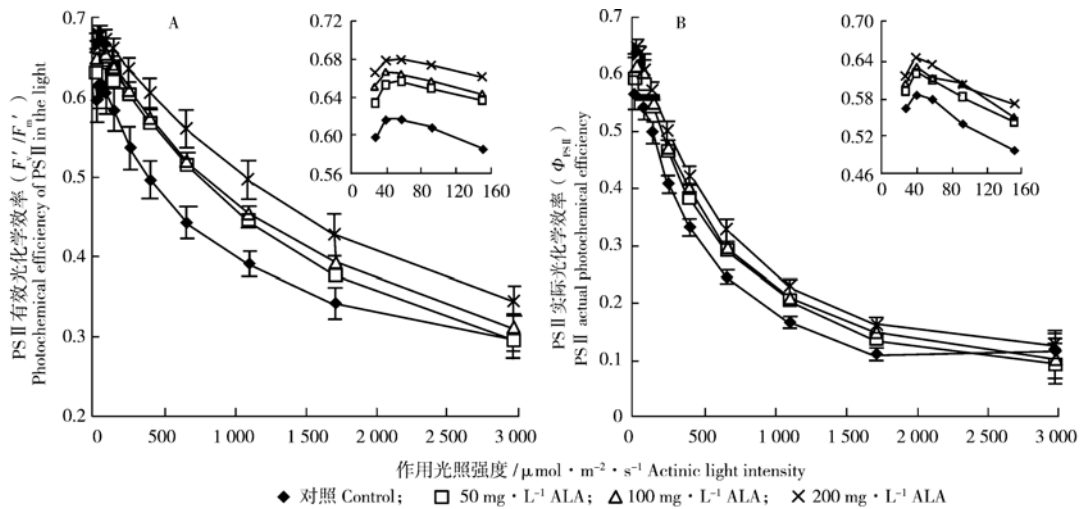


图 1 ALA 处理对西瓜叶片 PS II 有效光化学效率 (A) 和 PS II 实际光化学效率 (B) 光响应曲线的影响

Fig. 1 Effect of ALA with different concentrations on the light responsive curves of photochemical efficiency of PS II (A) and the actual photochemical efficiency (B) in the light of watermelon leaves

图中插图显示作用光照强度为  $0 \sim 160 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  的光响应曲线。The inserts in the figures show the light responsive at actinic light intensity of  $0 \sim 160 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . The same as follows.

### 2.3 ALA 处理对西瓜叶片光化学荧光猝灭系数 ( $qP$ ) 和非光化学荧光猝灭系数 ( $NPQ$ ) 的影响

图 2 显示, 西瓜叶片  $qP$  随作用光照强度上升而下降, 但是,  $NPQ$  正好相反。在作用光照强度为  $40 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时,  $qP$  和  $NPQ$  变化曲线均出现 1 个转折点, 这与  $F_v'/F_m'$  和  $\Phi_{PSII}$  相似。从 ALA 处理效应上看, 作用光照强度小于  $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 效应不明显。作用光照强度为  $1\ 500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  和  $3\ 000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,  $qP$  和  $NPQ$  的差异均达到显著水平 ( $P < 0.05$ )。

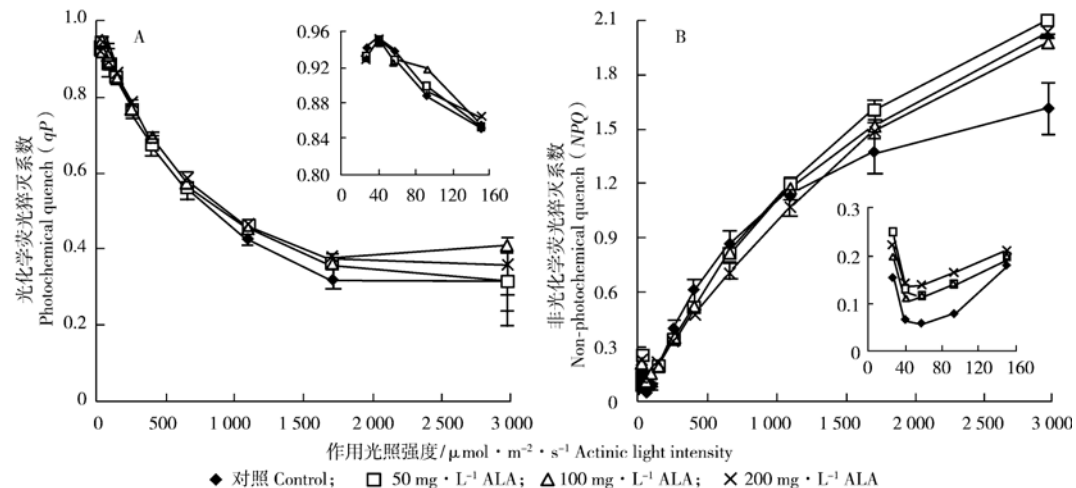


图 2 ALA 处理对西瓜叶片光化学荧光猝灭系数 (A) 和非光化学荧光猝灭系数 (B) 光响应曲线的影响

Fig. 2 Effect of ALA with different concentrations on the light responsive curves of  $qP$  (A) and  $NPQ$  (B) of watermelon leaves

2.4 ALA 对西瓜叶片光化学速率 (PCR) 和电子传递速率 (ETR) 的影响

由图3可知,随着作用光照强度的增加,西瓜叶片 PCR 和 ETR 的光响应曲线呈上升趋势,不存在低光照强度下的转折点。从整个图形看,PCR 和 ETR 似乎均由2段直线构成,其转折点在  $400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  左右。以此为界线,用直线法回归,可以看出(表2),对照叶片 PCR 2条直线斜率分别为 0.324 9 和 0.024 2,表明低于  $400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  PCR 随作用光照强度上升而迅速上升;超过此作用光照强度,上升速率只有原先的7%。ETR 变化趋势与此相似。

ALA 处理明显提高西瓜叶片 PCR 和 ETR (图3,表2)。这种效应与处理浓度有关,也与作用光照强度有关。当作用光照强度低于  $400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时,50、100 和  $200 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$  ALA 处理叶片 PCR 回归方程的斜率分别比对照高 15%、19% 和 26%;当作用光照强度高于  $400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时,则比对照高出 54%、88% 和 170%,表明在低光照强度下,ALA 促进西瓜叶片光化学速率提高,而在高光强下,促进作用更大。

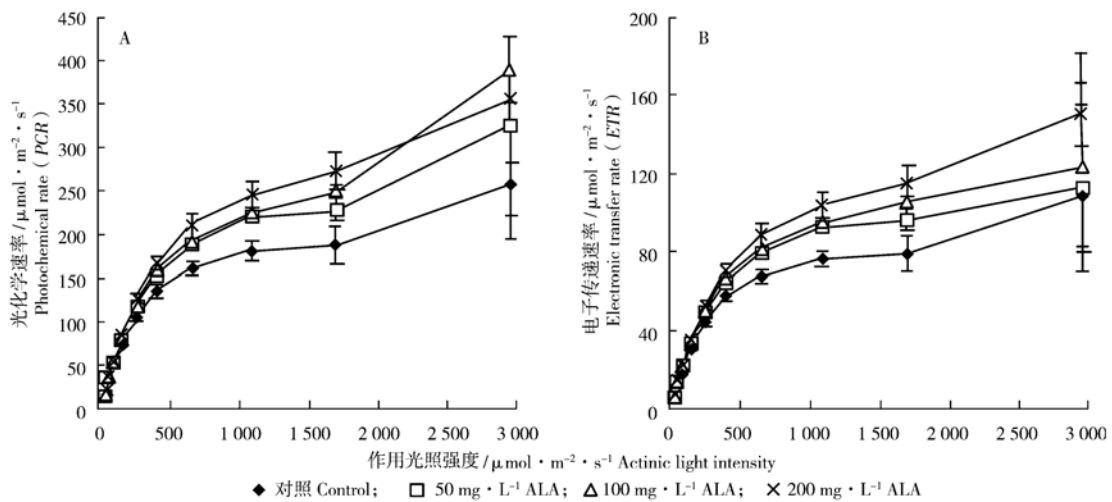


图3 ALA 处理对西瓜叶片光化学速率 (A) 和电子传递速率 (B) 光响应曲线的影响

Fig.3 Effect of ALA with different concentrations on the light responsive curves of PCR (A) and ETR (B) of watermelon leaves

表2 ALA 处理对西瓜叶片光化学速率和电子传递速率光响应曲线的直线回归分析

Table 2 Linearization of the light responsive curves of PCR and ETR of watermelon leaves treated by exogenous ALA with different concentrations

处理 Treatment	光化学速率 PCR		电子传递速率 ETR	
	作用光照强度/ $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ Actinic light intensity			
	0 ~ 400	400 ~ 3 000	0 ~ 400	400 ~ 3 000
对照 Control	$y = 0.3249x + 16.124$ $r = 0.9778^{**}$	$y = 0.0242x + 143.93$ $r = 0.9016^*$	$y = 0.1402x + 5.164$ $r = 0.9793^{**}$	$y = 0.0178x + 53.075$ $r = 0.9803^{**}$
$50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ALA	$y = 0.3723x + 14.874$ $r = 0.9871^{**}$	$y = 0.0373x + 162.78$ $r = 0.9152^*$	$y = 0.1594x + 4.773$ $r = 0.9852^{**}$	$y = 0.0161x + 66.612$ $r = 0.9342^*$
$100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ALA	$y = 0.3872x + 14.421$ $r = 0.9901^{**}$	$y = 0.0454x + 165.03$ $r = 0.9395^*$	$y = 0.1651x + 4.654$ $r = 0.9877^{**}$	$y = 0.0197x + 67.006$ $r = 0.9606^{**}$
$200 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ALA	$y = 0.4097x + 14.223$ $r = 0.9900^{**}$	$y = 0.0653x + 165.56$ $r = 0.9744^{**}$	$y = 0.1745x + 4.576$ $r = 0.9886^{**}$	$y = 0.0281x + 66.652$ $r = 0.9843^{**}$

注: \*\* 和 \* 分别表示相关性达到 1% 和 5% 的显著水平。

Note: \*\* and \* represent significant correlation at 1% and 5% levels, respectively.

2.5 ALA 处理对天线热耗散 (D)、光化学耗散 (P) 和 PSII 反应中心非光化学能量耗散 (E) 的影响

图4显示,在作用光照强度低于  $40 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时, D 和 E 均随着光照强度增加而下降, P 则随着光照强度增加而上升;当光照强度超过  $40 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , D 和 E 随着光照强度增加而迅速上升, P 则迅速下降;当作用光照强度超过  $1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , D 仍然上升, P 不再下降,但 E 开始下降。

ALA 使西瓜叶片 D 明显下降, P 和 E 提高。只有作用光照强度达  $3000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时, ALA 对 P 的促进效应消失, E 明显下降, D 接近对照水平。

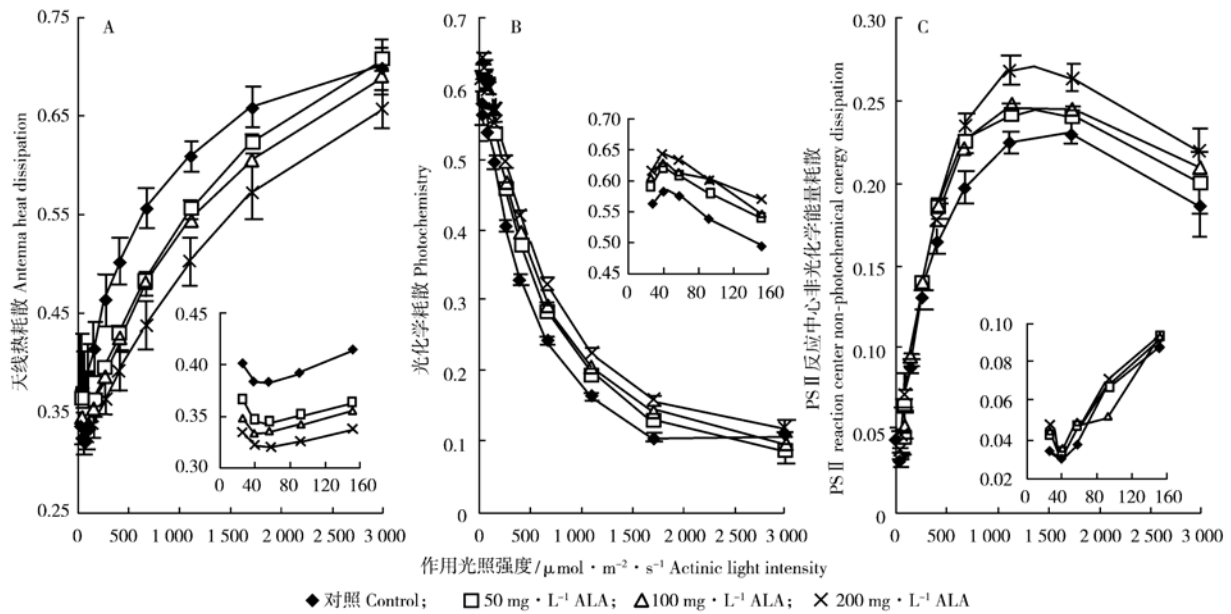


图 4 ALA 处理对西瓜叶片天线热耗散 (A)、光化学能量耗散 (B) 和 PS II 反应中心非光化学能量耗散 (C) 光响应曲线的影响

Fig. 4 Effect of ALA with different concentrations on the antenna heat dissipation (A), photochemistry (B) and non-photochemical energy dissipation in PS II reaction center (C) of watermelon leaves

### 3 讨论

西瓜属于喜温光类瓜果, 设施栽培往往遇到低温弱光胁迫的影响。外源 ALA 处理可以提高低温弱光下西瓜幼苗叶片光合速率, 在大棚西瓜生产中可能具有潜在的应用价值<sup>[11-12]</sup>。本研究表明, 在秋冬大棚中, 暗适应西瓜叶片最大光化学效率  $F_v/F_m$  明显低于正常条件下生长叶片的  $F_v/F_m$  (0.86 左右)<sup>[15]</sup>, 说明环境胁迫已经影响西瓜叶片光合机构的功能 (表 1)。ALA 处理可以缓解环境胁迫效应, 促进  $F_m$ 、 $F_v$ 、 $F_v/F_0$ 、 $F_v/F_m$ 、 $1/F_0 - 1/F_m$  提高, 其中  $200 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$  ALA 处理效应达到显著水平, 说明 ALA 提高了秋冬大棚中西瓜叶片 PS II 原初光能转化效率, 减轻了低温对 PS II 反应中心的破坏程度, 有利于叶片 PS II 获取光能以及光化学效率的提高。

光照条件下植物叶片叶绿素荧光参数对作用光照强度有强烈的依赖性<sup>[8,12]</sup>。本文结果显示, 西瓜叶片叶绿素荧光参数随着作用光照强度增加呈现两种规律性变化。第一种是光化学速率 (PCR) 和电子传递速率 (ETR) 随着光照强度增加而上升。这与光合光响应曲线相似<sup>[5-6]</sup>。按照其 PCR 和 ETR 上升快慢, 可以在作用光照强度  $400 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  处将曲线分为两个阶段, 即快速响应阶段和慢速响应阶段 (表 2)。由于西瓜幼苗培养期间中午最高光照强度约为  $600 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 因而快、慢响应光照强度分界点可能反映了叶片的光适应特性。对小白菜<sup>[5]</sup>和甜瓜<sup>[6]</sup>的研究发现, 弱光下生长的幼苗叶片光饱和点在  $400 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  左右。本研究 ETR 和 PCR 光响应曲线拐点也在  $400 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  左右, 推测可能与光饱和点有关。另外, 外源 ALA 处理明显提高西瓜叶片 PCR 和 ETR 对光照强度的响应能力, 因而, 在同样作用光照强度下, ALA 处理植株能积累更多光合产物, 因为 ETR 与总光合速率间存在着高度正相关关系<sup>[16]</sup>。第二种变化规律表现在  $F_v'/F_m'$ 、 $\Phi_{\text{PSII}}$  (图 1)、 $qP$ 、 $NPQ$  (图 2) 以及 PS II 能量耗散的 3 种方式  $D$ 、 $P$  和  $E$  (图 4) 等荧光参数上。这些荧光参数的光响应变化可以分成 3 个部分, 即在作用光照强度  $40 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  处存在明显的转折点, 以后随着光照强度增加而迅速上升 (或下降); 当光照强度达到光抑制程度时, 参数变化逐渐式微。

西瓜叶片的光补偿点 (LCP) 在  $40 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  附近 (资料未列出)。当作用光照强度低于 LCP 时, 与光化学能量转化有关的荧光参数 ( $F_v'/F_m'$ 、 $\Phi_{\text{PSII}}$ 、 $qP$  和  $P$ ) 随着光照强度增加而上升, 与非光化学能量耗散有关的荧光参数 ( $NPQ$ 、 $D$  和  $E$ ) 则呈下降趋势, 说明在 LCP 处可能存在着光化学转化的“阻力”。需要有足够的光照强度, 才能实现光化学转化效率最大化。因而, 从叶绿素荧光动力学角度看, LCP 是光化学能量转化的最适宜作用光照强度, 也是非光化学荧光猝灭最低的光照强度。目

前还不了解弱光下 PSII 光化学能量转化存在“阻力”的原因,但可以推测,它不是来自于暗反应反馈抑制,甚至与电子传递链的下游无关,而是存在于 PSII 反应中心本身。由于  $P$  没有最大化,进而导致  $D$  和  $E$  上升。ALA 处理没有改变荧光参数在 LCP 附近的变化趋势。故而推测,ALA 对 LCP 附近“转折”现象没有直接效应。ALA 引起的叶绿素荧光参数升高或降低可能与 PSII 反应中心以外的其他机制有关。

ALA 处理促进草莓叶片光化学速率提高,这与 SOD 等抗氧化酶活性有关<sup>[8]</sup>。植物叶绿体内 SOD 负责清除 PS I 附近 Mehler 反应产生的超氧阴离子  $O_2^-$ , 然后通过  $H_2O-H_2O$  循环清除活性氧自由基,产生 NPQ, 从而对光合机构起到保护作用<sup>[17]</sup>。本研究结果显示,当作用光照强度超过  $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时,ALA 处理叶片  $E$  显著高于对照,说明 ALA 对 PS II 非光化学能量耗散的促进效应与光化学耗散 ( $P$ ) 提高有关。 $E$  与 PS II 反应中心 Cytb-559 循环电子传递链有关<sup>[16]</sup>。这是一种重要的光抑制保护机制<sup>[18]</sup>。本研究结果中  $E$  值上升是否与 Cytb-559 有关还有待研究。据报道,ALA 促进盐胁迫小白菜种子萌发与其转化为亚铁血红素有关<sup>[9]</sup>,而亚铁血红素是多种氧化还原酶(如 POX、APX)的辅基,也是 Cytb-559 的组成部分<sup>[18]</sup>。因此,本试验中 ALA 处理对西瓜叶片叶绿素荧光动力学的促进可能与 PS II 反应中心的 Cytb-559 有关,也可能与抗氧化酶系统活性有关<sup>[11]</sup>。另外,比较高光照强度下 ALA 处理对 NPQ 的促进作用与  $E$  的变化趋势,可以看出,当光照强度超过  $1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时 ALA 处理叶片 NPQ 继续上升,而  $E$  却迅速下降,说明在光抑制光照强度下,PS II 反应中心非光化学能量耗散处于饱和状态,天线热耗散是此时植株光抑制保护的一种重要机制。

#### 参考文献:

- [1] Rebeiz C A, Amindari S, Reddy K N, et al. 5-Aminolevulinic acid based herbicides and tetrapyrrole biosynthesis modulators [C] // Duke S O, Rebeiz C A. Porphyrin Pesticides: Chemistry, Toxicology, and Pharmaceutical Applications ACS Symposium Series. 1994, 559: 48-64
- [2] Rebeiz C A, Juvik J A, Rebeiz C C. Porphyrin insecticides 1: concept and phenomenology [J]. Pesticide Biochem Physiol, 1988, 30 (1): 11-27
- [3] Hotta Y, Tanaka T, Takaoka H, et al. Promotive effect of 5-aminolevulinic acid on the yield of several crops [J]. Plant Growth Regulation, 1997, 22(2): 109-114
- [4] 汪良驹,王中华,李志强,等. 5-氨基乙酰丙酸促进苹果果实着色的效应 [J]. 果树学报, 2004, 21(6): 512-515
- [5] 汪良驹,石伟,刘晖,等. 外源 5-氨基乙酰丙酸处理对小白菜叶片的光合作用效应 [J]. 南京农业大学学报, 2004, 27(2): 34-38
- [6] 汪良驹,姜卫兵,黄保健. 5-氨基乙酰丙酸对弱光下甜瓜幼苗光合作用和抗冷性的促进效应 [J]. 园艺学报, 2004, 31(3): 321-326
- [7] 汪良驹,刘卫琴,孙国荣,等. ALA 对萝卜不同叶位叶片光合作用与叶绿素荧光特性的影响 [J]. 西北植物学报, 2005, 25 (3): 488-496
- [8] 刘卫琴,康琅,汪良驹. ALA 对草莓光合作用的影响及其与抗氧化酶的关系 [J]. 西北植物学报, 2006, 26(1): 57-62
- [9] Wang L J, Jiang W B, Liu H, et al. Promotion by 5-aminolevulinic acid of germination of pakchoi (*Brassica campestris* ssp. *chinensis* var. *communis* Tsen et Lee) seeds under salt stress [J]. J Integr Plant Biol, 2005, 47(9): 1084-1091
- [10] 汪良驹,姜卫兵,章镇,等. 5-氨基乙酰丙酸的生物合成和生理活性及其在农业中的潜在应用 [J]. 植物生理学通讯, 2003, 39(3): 185-192
- [11] 康琅,程云,汪良驹. 5-氨基乙酰丙酸对秋冬季大棚西瓜叶片光合作用及抗氧化酶活性的影响 [J]. 西北植物学报, 2006, 26 (11): 2297-2301
- [12] 孙永平,汪良驹. ALA 对遮荫条件下西瓜幼苗叶绿素连续荧光动力学的影响 [J]. 园艺学报, 2007, 34(4): 901-908
- [13] Demmig-Adams B, Adams III W W. Photoprotection and other responses of plant to high light stress [J]. Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1992, 43: 599-626
- [14] Johnson G N, Scholes J D, Horton P, et al. Relationships between carotenoid composition and growth habitat in British plant species [J]. Plant Cell Environ, 1993, 16: 673-679
- [15] 彭金光,孙玉宏,师瑞红,等. 西瓜幼苗 10 °C 和 15 °C 低温处理下相关生理指标的比较分析 [J]. 武汉植物学研究, 2006, 24 (5): 441-445
- [16] 周艳虹,黄黎锋,喻景权. 持续低温弱光对黄瓜叶片气体交换、叶绿素荧光猝灭和吸收光能分配的影响 [J]. 植物生理与分子生物学报, 2004, 30(2): 153-160
- [17] Makino A, Miyake C, Yokota A. Physiological functions of the water-water cycle (Mehler reaction) and the cyclic electron flow around PS I in rice leaves [J]. Plant Cell Physiol, 2002, 43(9): 1017-1026
- [18] 匡廷云. 光合作用原初光能转化过程的原理与调控 [M]. 南京: 江苏科学技术出版社, 2003: 190-218