

ALA处理对遮荫下西瓜幼苗叶绿素荧光参数的影响

孙永平, 汪良驹*

(南京农业大学园艺学院, 南京 210095)

摘要: 用 100 mg/L 5-氨基乙酰丙酸 (5-aminolevulinic acid, ALA) 处理遮荫条件下的西瓜幼苗叶片 10 d后, 用 PAM-2100型便携式叶绿素荧光仪连续测定其叶绿素荧光特性。结果表明, 遮荫显著降低叶片光化学效率, 而 ALA处理提高弱光下幼苗叶片 PS 实际光化学效率 (PS)、表观光合电子传递速率 (ETR)、光化学猝灭系数 (qP) 以及光化学反应能量分配率 (Pc)。SOD活性抑制剂二乙基二硫代氨基甲酸钠 (DDC) 处理降低 PS、ETR、qP和 Pc值等荧光参数, 而 ALA处理可以消除 DDC的抑制效应, 说明 ALA对 PS 光化学反应的促进效应与细胞抗氧化酶活性有关。遮荫处理提高叶片初始荧光 (Fo), 降低 PS 最大光化学效率 (Fv/Fm), 而遮荫下 ALA和 (或) DDC处理对这些荧光参数变化没有明显效应。据此推测, ALA处理 10 d时对西瓜叶片 PS 本身没有直接影响, 它对光化学效率的促进效应可能是通过增强 PS 附近 SOD等抗氧化酶活性, 促进活性氧代谢来实现的。

关键词: 西瓜; 5-氨基乙酰丙酸; 叶绿素荧光; 遮荫; 二乙基二硫代氨基甲酸钠

中图分类号: S 651 **文献标识码:** A **文章编号:** 0513-353X (2007) 04-0901-08

Effects of 5-Aminolevulinic Acid (ALA) on Chlorophyll Fluorescence Dynamics of Watermelon Seedlings under Shade Condition

SUN Yongping and WANG Liangju*

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

Abstract: The influences of the foliar application with 5-aminolevulinic acid (ALA) on dynamics of chlorophyll fluorescence in watermelon (*Citnullus lanatus* Thunb Mansfeld) seedlings under shade condition were studied with PAM-2100 Chlorophyll Fluorometer in the work. The results showed that shading significantly depressed chlorophyll fluorescence parameters, whereas ALA improved the actual photochemical efficiency of photosystem (PS), the electronic transfer rate (ETR), the photochemical quenching (qP) and the energy distribution in photochemistry (Pc) absorbed by PS reaction center. The treatment with 1% diethyldithiocarbamate (DDC), a chelator of Cu²⁺, which inhibits the activity of Cu-Zn-SOD, decreased all the parameters above, whereas ALA could inverse the inhibition of DDC, suggesting that promotion of ALA on photochemical efficiency of PS might be related with the activities of antioxidant enzymes. The initial fluorescence (Fo) of watermelon leaves was increased by the shade treatment, and companied with a lower level of the maximum photochemical efficiency (Fv/Fm), suggesting that watermelon is a considerably light-loving crop and low light intensity tends to cause hypogenesis of photosynthetic apparatus. But ALA and /or DDC did not show any effect on the fluorescence parameters which suggested the promotion of ALA on photochemical efficiency of PS did not directly relate with the PS reaction centers in watermelon leaves, but related with acceleration of active oxygen metabolism nearby PS reaction centers by increasing the activities of antioxidant enzymes, such as SOD.

Key words: Watermelon; 5-aminolevulinic acid (ALA); Chlorophyll fluorescence; Shade; Diethyldithiocarbamate (DDC)

收稿日期: 2007 - 04 - 02; 修回日期: 2007 - 07 - 09

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30471181)

* 通讯作者 Author for correspondence (E-mail: wlj@njau.edu.cn)

5-氨基乙酰丙酸 (ALA) 是生物体内卟啉化合物生物合成的关键前体 (Castelfranco & Beale, 1983)。近年来发现, 它在高浓度下可以作为农田除莠剂, 低浓度时能够调节植物生长发育, 促进作物增产, 提高抗逆性。研究表明, 外源 ALA 处理可以提高弱光下甜瓜幼苗叶片光合速率, 增强植株抗冷性 (汪良驹等, 2004a); 促进盐胁迫中白菜种子萌发和幼苗生长 (Wang et al, 2005), 提高叶片光合效率, 并促进同化产物向根系分配 (汪良驹等, 2004b)。叶绿素荧光分析表明, ALA 提高萝卜叶片光化学效率可能与其降低叶绿素荧光产量, 提高 NPQ 和天线热耗散, 诱导光抑制保护有关 (汪良驹等, 2005)。但是在草莓上, ALA 处理提高了叶绿素荧光产量, 同时也提高了 qP 和 NPQ (刘卫琴等, 2006), 说明荧光产量不是 ALA 作用的关键因素。进一步分析表明, ALA 提高植株叶片光化学效率与其诱导 SOD 等抗氧化酶活性有关 (Nishihara et al, 2003; 刘卫琴等, 2006)。

西瓜是喜光植物, 在设施栽培中往往遭遇弱光逆境。作者以西瓜幼苗为材料, 利用 PAM-2100 型便携式叶绿素荧光仪连续测定叶片叶绿素荧光变化动态, 研究外源 ALA 对遮荫条件下西瓜幼苗叶片光化学效率的影响并且探讨可能存在的生理机制。

1 材料与方 法

试验于 2005 年 9 月初开始, 西瓜 (*Citullus lanatus* Thunb Mansfeld) 品种为 ‘硬皮京欣’。播种前, 先将种子在 55 温水中消毒 30 min, 25 温水浸种 10 h, 然后平铺于垫有两层滤纸的培养皿中。待种子露白后播种于直径为 20 cm 的盆钵中, 每盆 3 粒。以含有 7.5% 腐熟牛粪的园土为基质, 每盆约 8 kg, 置于塑料大棚中。其中部分幼苗置于全光照下 (正午光强 $1\ 060 \sim 1\ 620 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 另一部分用黑色遮阳网覆盖 (正午光强 $240 \sim 360 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。待幼苗 4~5 片真叶展开时进行处理。

参照汪良驹等 (2004a) 的方法, 先用毛笔将 $100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ALA 溶液 (每株 10 mL) 均匀涂抹于叶面正反面, 湿润为止, 剩余洒于植株根部。次日早晨用 1% 二乙基二硫代氨基甲酸钠 (DDC) 叶面涂抹。设未遮荫清水对照、遮荫清水对照、遮荫 ALA 处理、遮荫 DDC 处理、遮荫 ALA + DDC 处理, 重复 3 次。对照及处理溶液中均含有 0.1% 吐温 - 20 作展着剂。

ALA 处理后 10 d, 用德国 Walz 公司生产的 PAM-2100 型便携式叶绿素荧光仪测定暗适应叶片初始荧光 (F_0)、最大荧光 (F_m) 和光下叶片初始荧光 (F_0)、最大荧光 (F_m) 等参数。测定 F_m 和 F_0 时, 叶片先暗适应 30 min。测定光下叶片叶绿素荧光参数动态变化曲线 (Demmig-Adams et al, 1995; Demmig-Adams & Adams, 1996) 时, 首先用小于 $0.05 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的测量光照射叶片, 测定 F_0 值, 用饱和脉冲光 $9\ 000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 照射 0.8 s, 测定 F_m 。然后打开测量光合作用光 (本试验中设 200、600 和 $1\ 000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 3 种不同的作用光), 每隔 20 s 照射一次饱和脉冲光, 测量 F_m ; 关闭作用光, 同时打开远红光照射 3 s, 测量 F_0 。远红光结束后, 重新打开作用光, 开始新的一个循环测量。每个循环测量 5 min。

暗适应叶片 PS 最大光化学效率 (F_v/F_m)、PS 实际光化学效率 (PS)、表观光合电子传递速率 (ETR) 和光化学猝灭系数 (qP) 等叶绿素荧光参数参照 Genty 等 (1989) 方法计算: $F_v/F_m = (F_m - F_0) / F_m$, $PS = (F_m - F) / F_m$, $ETR = [(F_m - F) / F_m] \times \text{PHD} \times 0.83$, $qP = (F_m - F) / (F_m - F_0)$ 。PS 吸收光能分配百分率参照周艳虹等 (2004) 报道的方法计算: 天线热耗散百分率 $H_d = 1 - F_v / F_m$, 光化学反应百分率 $P_c = qP \times F_v / F_m$, PS 反应中心非光化学耗散百分率 $E_x = (1 - qP) \times F_v / F_m$ 。所有测定重复 3 次, 取平均值, 并经邓肯氏测验。

2 结果与分析

2.1 ALA 处理对西瓜暗适应叶片叶绿素荧光特性的影响

表 1 表明, 遮荫显著提高 F_0 值, 显示西瓜是一种不耐荫植物。但是遮荫不影响叶片 F_m 或 F_v 。

表 1 ALA 处理对西瓜暗适应叶片叶绿素荧光特性的影响
Table 1 Effect of ALA treatment on chlorophyll fluorescence characteristics of the dark-adapted leaves of watermelon

处理 Treatment	Fo	Fm	Fv	Fv /Fm
未遮荫对照 Unshaded control	0.3126B	1.6187a	1.3061a	0.8068A
遮荫对照 Shaded control	0.3689A	1.7271a	1.3582a	0.7859BC
遮荫 ALA Shaded +ALA	0.3634A	1.6789a	1.3155a	0.7831B
遮荫 DDC Shaded +DDC	0.3846A	1.6314a	1.2468a	0.7776B
遮荫 ALA +DDC Shaded +ALA +DDC	0.3615A	1.6237a	1.2622a	0.7798B

注: 表中不同小写字母表示在 $P < 0.05$ 水平上达到差异显著, 不同大写字母表示在 $P < 0.01$ 水平上达到差异显著。

Note: The different small letters represent the significant difference at $P < 0.05$. The different capitals represent the significant difference at $P < 0.01$.

另一方面, 遮荫显著降低西瓜叶片 PS 最大光化学效率 (F_v/F_m)。遮荫条件下, ALA 和 (或) DDC 等处理对西瓜暗适应叶片叶绿素荧光参数没有明显效应 (表 1)。

2.2 ALA 处理对西瓜叶片 PS 实际光化学效率 (PS) 的影响

西瓜叶片 PS 随着照光时间的延长而迅速上升, 随着作用光强的增加而逐渐下降 (图 1)。

在作用光强 200、600、1 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 范围内, 遮荫降低了西瓜叶片 PS 实际光化学效率。

外源 ALA 处理提高遮荫条件下西瓜叶片 PS。

SOD 活性抑制剂 DDC 处理显著降低遮荫条件下西瓜叶片 PS, 而预先用 ALA 处理可以清除 DDC 的抑制效应, 说明 ALA 提高叶片 PS 可能与其维持 SOD 活性有关。

2.3 ALA 处理对西瓜叶片表观光合电子传递速率 (ETR) 动态的影响

西瓜叶片 ETR 随着光照时间的延长而迅速上升, 增幅亦随着作用光强的增加而迅速上升 (图 2)。

在测试的作用光强内, 遮荫处理降低西瓜叶片 ETR。

外源 ALA 处理提高遮荫条件下西瓜叶片 ETR。

SOD 活性抑制剂 DDC 处理显著降低遮荫条件下西瓜叶片 ETR, 而预先用 ALA 处理可以消除 DDC 对 ETR 的抑制效应。

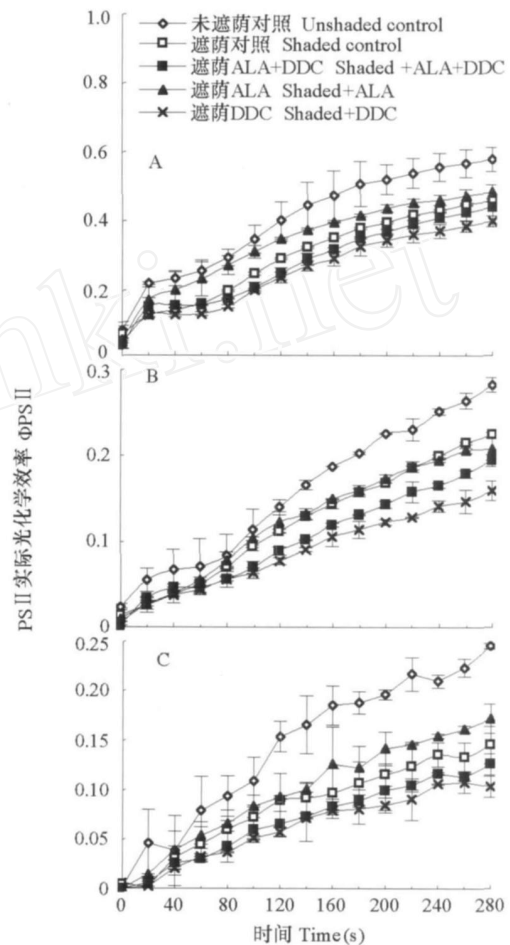


图 1 不同处理西瓜叶片在 3 种作用光强下 PS 实际光化学效率 (PS) 的变化动态
A, B 和 C 分别表示作用光强 200、600 和 1 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

Fig 1 Dynamics of the actual photochemical efficiency of PS (Φ_{PSII}) measured at different actinic light intensities of watermelon leaves treated by 100 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ALA and (or) 1% DDC under shade condition
A, B and C represent the actinic light intensity 200, 600 and 1 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, respectively

2.4 ALA处理对西瓜叶片叶绿素荧光光化学猝灭 (qP) 变化的影响

西瓜叶片 qP随着光照时间的延长而迅速上升,但是上升幅度却随着作用光强增加而下降 (图 3)。

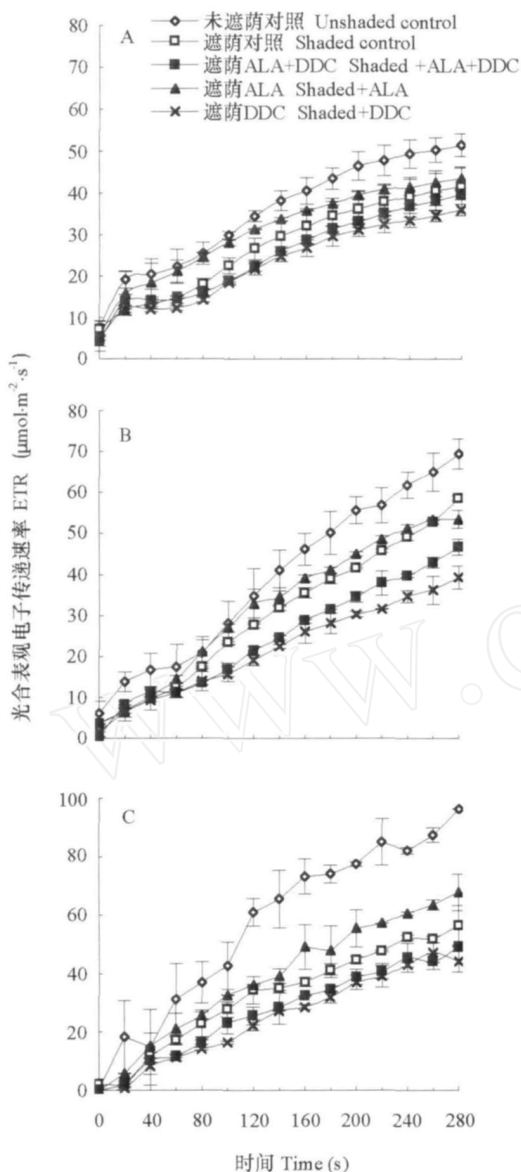


图 2 不同处理西瓜叶片在 3种作用光强下的表观光合电子传递速率 (ETR) 变化动态
A, B和 C分别表示作用光强 200、600和 1 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

Fig 2 Dynamics of electronic transfer rate (ETR) measured at different actinic light intensities of watermelon leaves treated with $100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ALA and (or) 1% DDC under shade condition

A, B and C represent the actinic light intensity 200, 600 and $1\,000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, respectively

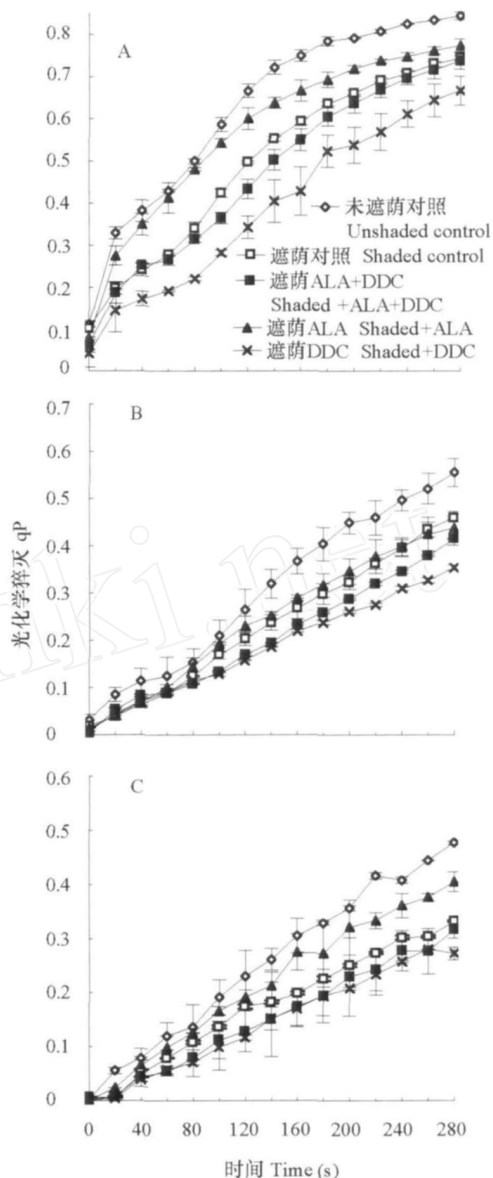


图 3 不同处理西瓜叶片在 3种作用光强下光化学荧光猝灭 (qP) 变化动态
A, B和 C分别表示作用光强 200、600和 1 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

Fig 3 Dynamics of the photochemical quenching (qP) measured at different actinic light intensities of watermelon leaves treated by $100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ALA and (or) 1% DDC under shade condition

A, B and C represent the actinic light intensity 200, 600 and $1\,000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, respectively

在作用光强 200、600、1 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 范围内, 遮荫处理降低了西瓜叶片 qP 。

外源 ALA 处理提高遮荫条件下西瓜叶片 qP 。SOD 活性抑制剂 DDC 处理显著降低遮荫条件下西瓜叶片 qP , 而预先用 ALA 处理可以消除 DDC 对 qP 的抑制效应。

2.5 ALA 处理对西瓜叶片叶绿素荧光能量分配的影响

随着光照时间的延长, PS 吸收光能用于天线热耗散的百分率 (H_d) 呈现先上升后下降的变化趋势或者基本平稳的变化态势 (图 4)。但是, 与 P_c 或 Ex 相比, H_d 值比较稳定。遮荫有提高叶片 H_d 的趋势, 其中 DDC 处理显著提高西瓜叶片 H_d 值 ($P < 0.05$), ALA 预处理可以消除 DDC 处理效应。

与此不同的是, PS 用于光化学反应的能量百分率 (P_c) 随着光照时间延长迅速增加, 而 PS 反应中心非光化学能量耗散百分率 (Ex) 则呈逐渐减少的趋势。遮荫处理显著降低叶片 P_c 值, ALA 处理有利于遮荫条件下 P_c 的提高。DDC 处理显著降低遮荫叶片 P_c , 而 ALA 预处理可以缓解 DDC 的抑制效应 ($P < 0.05$)。

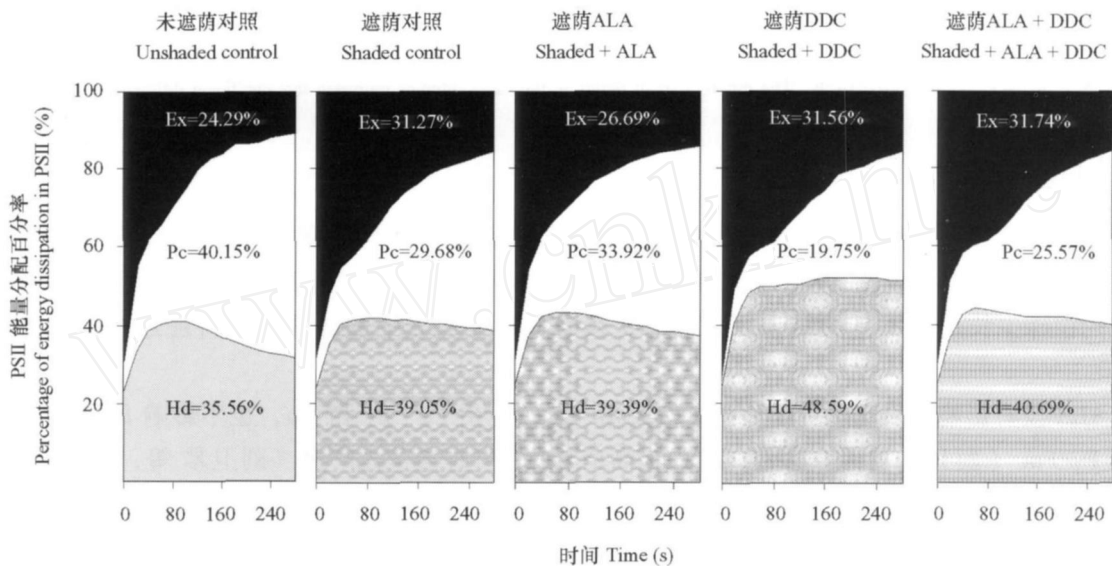


图 4 暗适应西瓜叶片转入 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 作用光强下光能分配变化动态

H_d 、 P_c 和 Ex 分别表示天线热耗散、光化学反应以及 PS 反应中心非光化学反应能量耗散的百分率, 其数值为光照期间每隔 20 s 测定 1 次所得到的总平均值。

Fig. 4 The dynamics of energy distribution of dark-adapted watermelon leaves exposed to 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ actinic light intensity for 5 min

H_d , P_c and Ex represent the percentages of the antenna heat dissipation, photochemistry and the energy dissipation by non-photochemistry in PS reaction center, respectively, whose data are the average of the determinates measured at every 20 seconds during the exposure

表 2 表明随着作用光强的增加, H_d 值和 Ex 值逐渐增加, P_c 值减少。

在 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 低光强条件下, 有 60% 的光能被 PS 反应中心光化学转化, 而在 1 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 作用光强下, 只有 25% 左右的光能被转化, 绝大多数能量以非光化学反应的形式耗散。

遮荫处理显著降低 P_c 值, ALA 处理则有提高 P_c 值的趋势。DDC 显著降低遮荫下西瓜叶片 P_c

值, 而 ALA 预处理可以缓解 DDC 的抑制效应。DDC 处理提高西瓜叶片 Hd 值, 表明 SOD 活性受抑制时, 进入 PS 反应中心的能量减少, 通过天线热耗散的能量增多。

表 2 暗适应西瓜叶片转入不同作用光强下 5 min 后 PS 光能分配率比较

Table 2 Comparison of the PS energy distribution of dark-adapted watermelon leaves after exposure to different actinic light intensity for 5 min

处理 Treatment	作用光强 Actinic light intensity ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)								
	200			600			1 000		
	Hd (%)	Pc (%)	Ex (%)	Hd (%)	Pc (%)	Ex (%)	Hd (%)	Pc (%)	Ex (%)
未遮荫对照 Unshaded control	31.63b	57.78a	10.59b	49.33a	28.13a	22.54a	50.96a	24.50a	24.54a
遮荫对照 Shaded control	38.51b	45.83b	15.66a	51.45a	22.30b	26.25a	56.26a	14.51c	29.23a
遮荫 ALA Shaded +ALA	37.63b	48.34ab	14.03ab	52.66a	20.71b	26.63a	57.84a	17.18b	24.98a
遮荫 DDC Shaded +DDC	51.56a	32.97c	15.47a	55.73a	15.81c	28.46a	58.21a	11.89c	29.90a
遮荫 ALA +DDC Shaded +ALA +DDC	40.21ab	44.07b	15.72a	53.14a	19.38bc	27.48a	56.29a	13.42c	30.29a

注: Hd、Pc 和 Ex 分别表示天线热耗散、光化学反应以及 PS 反应中心非光化学反应耗散能量的百分率; 表中不同小写字母表示同一栏中数据存在显著性差异 ($P < 0.05$)。

Note: Hd, Pc and Ex represent the percentages of the antenna heat dissipation, photochemistry and the energy dissipation by non-photochemistry in PS reaction center, respectively. The different small letters in the same columns represent the significant difference ($P < 0.05$).

3 讨论

弱光胁迫导致番茄叶片 Fv/Fm 下降 (胡文海和喻景权, 2001)。在有些植物中, Fv/Fm 的下降可能是一种光抑制保护机理 (Krause, 1991), 但是在本研究中, 遮荫西瓜叶片 Fv/Fm 下降更象是弱光导致的植株生长发育不良的结果。这可能是喜光作物在弱光下的叶片光合特征之一 (贺洪军等, 1994)。

ALA 没有影响西瓜暗适应叶片叶绿素荧光产量, 包括 F₀、F_v 和 F_m, 也不影响 PS 最大光化学效率 Fv/Fm (表 1)。曾经观察到, ALA 提高草莓叶片叶绿素荧光产量 (刘卫琴等, 2006), 降低萝卜叶绿素荧光产量 (汪良驹等, 2005), 表明 ALA 对叶绿素荧光产量的效应因物种而异。相反, 在业已检测的几种植物上, ALA 对 Fv/Fm 均没有明显影响, 表明 Fv/Fm 是一个相对稳定的指标, ALA 处理不影响 PS 原初光化学效率。

然而, ALA 处理提高光下西瓜叶片实际光化学效率, 表现在 ALA 处理后叶片 PS、ETR 和 qP 等连续荧光动力学参数明显升高。这印证了对萝卜 (汪良驹等, 2005) 和草莓 (刘卫琴等, 2006) 观察结果。Nishihara 等 (2003) 提出, ALA 促进 SOD 等抗氧化酶活性上升; 刘卫琴等 (2006) 用 SOD 活性抑制剂 DDC 确认外源 ALA 的生理效应与其促进抗氧化酶活性上升及消除超氧阴离子的关系。由于叶绿体 O₂⁻ 主要产生于 PS 还原侧 (Mehler, 1951), 而 SOD 等抗氧化酶也位于或接近 PS 反应中心 (Ogawa et al, 1995), 因而, SOD 可以防止 PS 光抑制 (Hwang et al, 2004)。如果低温弱光下叶片 O₂⁻ 不能及时清除, 可能通过 Fenton 反应形成 ·OH, 引起 PS 伤害, 并引发 PS 光抑制 (Terashima et al, 1998)。

本试验中, DDC 对西瓜叶片叶绿素荧光动力学的抑制效应表明, PS 反应中心积累 O₂⁻ 将抑制西瓜叶片光合电子传递, 而 ALA 与 DDC 的拮抗效应则说明 PS 反应中心附近 SOD 活性提高及其清除 O₂⁻ 等活性氧可以提高整个光合机构的电子传递速率 (图 2), 增加 PS 实际光化学效率 (图 1) 和光化学荧光猝灭系数 (图 3)。因而, 无论是喜光植物 (如西瓜) 还是耐荫植物 (刘卫琴等, 2006), O₂⁻ 的产生与清除过程有利于叶绿体吸收光能的转化和耗散, 并因此减轻过量光能引起的光抑制损伤。外源 ALA 处理诱导 SOD 等酶活性上升 (Nishihara et al, 2003; 刘卫琴等, 2006), 可以

清除 O_2^- 等活性氧, 减轻 PS 光抑制, 导致 PS 实际光化学效率提高。

本研究结果显示, 遮荫增加西瓜叶片 PS 天线热耗散 Hd 和反应中心非光化学能量耗散 Ex, 导致光化学反应能量转化百分率 Pc 下降 (图 4, 表 2)。这与低温弱光对黄瓜叶片 PS 能量分配的效应相似 (周艳虹等, 2004)。遮荫提高 Hd 的效应可能与叶黄素循环有关 (Lin et al, 2002), 也可能与光合单位中叶绿素分子数目增加有关 (Malkin & Fork, 1981)。遮荫后许多植物叶片叶绿素 a/b 下降, 天线色素比例上升, 捕光色素吸收的能量传递到 PS 反应中心的距离增大, “线耗”增加。除了以上两种可能性外, 本试验结果表明, Hd 值增加还可能与遮荫后 PS 光化学效率 (Pc) 下降有关, 因为 DDC 导致 Pc 下降将引起 Hd 值上升, 而添加 ALA 后 Pc 上升则导致 Hd 值下降。因而, PS 光化学能量转化能力也影响到天线热耗散 Hd。

至于遮荫导致 Ex 值上升, 其确切原因尚不清楚, 但有 3 个特点: 随着作用光强增加, Ex 值增大; 在低作用光强 ($200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 下, 遮荫效应达到显著水平 ($P < 0.05$), 而在 $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以上作用光强下, 遮荫效应仍然存在, 但是差异已经不再显著; DDC 或 ALA 处理有一定的调节作用, 但均未达到显著水平 (表 2)。由此推测, 这是遮荫导致的 PS 反应中心出现的某种适应性机制, 用以耗散 PS 反应中心内部因光化学效率 (Pc) 下降而增多能量。它在低光强下效果明显, 且不受 SOD 活性或 ALA 处理的直接影响。

本研究观察到的西瓜叶片 Hd 和 Ex 值随着作用光强增加而增加以及 Pc 值逐渐下降, 这是植物对入射光强增加的适应性反应, 同时对光合器官起到保护作用 (Demmig-Adams & Adams, 1992)。在一定范围内, Pc 下降并不意味着净光合速率下降; 相反, 随着光强增加, ETR 提高 (图 2), 与之相偶联的光合磷酸化受促, ATP 和 NADPH 生成增加, 可以为暗反应提供更多还原力 (张其德等, 1998)。在 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 作用光强下测得的 ALA 处理叶片 Pc 值明显高于遮荫对照, 而在 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 作用光强下测得的 Pc 值存在着 ALA 与 DDC 拮抗效应, 说明 ALA 处理在较低和较高光强下均能提高西瓜叶片光化学效率, 其中在低光下的效应可能与 SOD 等酶活性有关, 而在高光下的机制尚待进一步阐明。

References

- Castelfranco P A, Beale S T. 1983. Chlorophyll biosynthesis: recent advances and areas of current interest. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 34: 241 - 278.
- Demmig-Adams B, Adams W W. 1992. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 43: 599 - 626.
- Demmig-Adams B, Adams W W, Logan B A. 1995. Xanthophyll cycle-dependent energy dissipation and flexible PS efficiency in plants acclimated to light stress. *Aust J Plant Physiol*, 22: 249 - 260.
- Demmig-Adams B, Adams W W. 1996. Xanthophyll cycle and light stress in nature: uniform response to excess direct sunlight among higher plant species. *Planta*, 198: 460 - 470.
- Genty B, Brianais J M, Baker N R. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim Biophys Acta*, 900: 87 - 92.
- He Hong-jun, Dai Ze-sheng, Xiao Ai-jun, Zheng Shi-jie. 1994. Research on photosynthesis of watermelon. *Chinese Watermelon and Muskmelon*, (1): 18 - 20. (in Chinese)
- 贺洪军, 逮泽生, 肖爱军, 郑世杰. 1994. 西瓜光合特性的研究. *中国西瓜甜瓜*, (1): 18 - 20.
- Hu Wen-hai, Yu Jing-quan. 2001. Effects of chilling under low light on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristic in tomato leaves. *Acta Horticulturae Sinica*, 28 (1): 41 - 46. (in Chinese)
- 胡文海, 喻景权. 2001. 低温弱光对番茄叶片光合作用和叶绿素荧光参数的影响. *园艺学报*, 28 (1): 41 - 46.
- Hwang H J, Kim J H, Eu Y J, Moon B Y, Cho S H, Lee C H. 2004. Photoinhibition of photosystem I is accelerated by dimethylthiocarbamate, an inhibitor of superoxide dismutase, during light-chilling of spinach leaves. *J Photochem Photobiol B Biol*, 73: 79 - 85.
- Krause G H. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 43: 313 - 349.

- Lin R C, Xu C C, Li L B. 2002. Xanthophyll cycle and its molecular mechanism in photoprotection. *Acta Bot Sin*, 44: 379 - 383.
- Liu Wei-qin, Kang Lang, Wang Liang-ju. 2006. Effect of 5-aminolevulinic acid (ALA) on photosynthesis and its relationship with antioxidant enzymes of strawberry leaves. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 26: 57 - 62. (in Chinese)
- 刘卫琴, 康 琅, 汪良驹. 2006. ALA对草莓光合作用的影响及其与抗氧化酶的关系. *西北植物学报*, 26: 57 - 62.
- Malkin S, Fork D C. 1981. Photosynthetic unit of sun and shade plants. *Plant Physiol*, 67: 580 - 583.
- Mehler A H. 1951. Studies on reactions of illuminated chloroplasts. Mechanism of the reduction of oxygen and other Hill reagents. *Arch Biochem Biophys*, 33 (1): 65 - 77.
- Nishihara E, Kondo K, Parvez M M, Takahashi K, Watanabe K, Tanaka K. 2003. Role of 5-aminolevulinic acid (ALA) on active oxygen-scavenging system in NaCl-treated spinach (*Spinacia oleracea*). *J. Plant Physiol*, 160: 1085 - 1091.
- Ogawa K, Kanematsu S, Takabe K. 1995. Attachment of Cu-Zn superoxide dismutase to thylakoid membranes at the site of superoxide generation (PS₂) in spinach chloroplasts: detection by immuno-gold labelling after rapid freezing and substitution method. *Plant Cell Physiol*, 36: 565 - 573.
- Terashima I, Noguchi K, Itoh-Nemoto T. 1998. The cause of PS₂ photoinhibition at low temperatures in leaves of *Cucumis sativus*, a chilling-sensitive plant. *Physiol Plant*, 103: 295 - 303.
- Wang Liang-ju, Jiang Wei-bing, Huang Bao-jian. 2004a. Promotion of photosynthesis by 5-aminolevulinic acid (ALA) during and after chilling stress in melon seedlings growing under low light condition. *Acta Horticulturae Sinica*, 31 (3): 321 - 326. (in Chinese)
- 汪良驹, 姜卫兵, 黄保健. 2004a. 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. *园艺学报*, 31 (3): 321 - 326.
- Wang Liang-ju, Shi Wei, Liu Hui, Liu Wei-qin, Jiang Wei-bing, Hou Xi-lin. 2004b. Effects of exogenous 5-aminolevulinic acid treatment on leaf photosynthesis of pak-choi. *J. Nanjing Agri Univ*, 27 (2): 34 - 38. (in Chinese)
- 汪良驹, 石 伟, 刘 晖, 刘卫琴, 姜卫兵, 侯喜林. 2004b. 外源 5-氨基乙酰丙酸处理对小白菜叶片光合作用效应. *南京农业大学学报*, 27 (2): 34 - 38.
- Wang L J, Jiang W B, Liu H. 2005. Promotion of 5-aminolevulinic acid (ALA) on germination of pakchoi (*B. ramosis chinensis*) seeds under salt stress. *J. Integrative Plant Biol*, 47: 1084 - 1091.
- Wang Liang-ju, Liu Wei-qin, Sun Guo-rong, Wang Jian-bo, Jiang Wei-bing, Liu Hui, Li Zhi-qiang, Zhuang Meng. 2005. Effect of 5-aminolevulinic acid on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of radish seedlings. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 25: 488 - 496. (in Chinese)
- 汪良驹, 刘卫琴, 孙国荣, 王建波, 姜卫兵, 刘 晖, 李志强, 庄 猛. 2005. ALA对萝卜不同叶位光合作用与叶绿素荧光特性的影响. *西北植物学报*, 25: 488 - 496.
- Zhang Qi-de, Zhu Xin-guang, Lu Cong-ming, Feng Li-jie, Kuang Ting-yun, Zhang Jian-hua. 1998. Effects of doubled CO₂ concentration on light absorption and excitation energy distribution between PS₂ and PS₁ in chloroplasts of winter wheat under salt stress. *Acta Biophysica Sinica*, 14: 537 - 542. (in Chinese)
- 张其德, 朱新广, 卢从明, 冯丽洁, 匡廷云, 张建华. 1998. 盐胁迫下 CO₂浓度倍增对冬小麦叶绿体光能吸收和激发能分配的影响. *生物物理学报*, 14: 537 - 542.
- Zhou Yan-hong, Huang Li-feng, Yu Jing-quan. 2004. Effects of sustained chilling and low light on gas exchange, chlorophyll fluorescence quenching and absorbed light allocation in cucumber leaves. *J. Plant Physiol Mol Biol*, 30: 153 - 160. (in Chinese)
- 周艳虹, 黄黎峰, 喻景权. 2004. 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. *植物生理与分子生物学报*, 30: 153 - 160.