

钙对盐胁迫下西瓜光合特性和果实品质的影响

张振兴, 孙 锦, 郭世荣*, 童 辉

(南京农业大学园艺学院, 农业部南方蔬菜遗传改良重点开放实验室, 南京 210095)

摘 要: 采用营养液水培方式, 以小型西瓜 (*Citrullus lanatus* Mansfeld) 品种 ‘秀丽’ 为试材, 研究了营养液增补 Ca^{2+} 对盐胁迫 ($100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaCl}$) 下西瓜幼苗光合特性, 叶绿素荧光, 花粉萌发, 果实品质的影响。结果表明, 当营养液中 Ca^{2+} 浓度由 $4 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 升高到 $6 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时: ①显著提高盐胁迫植株叶片的气孔导度(G_s)、胞间二氧化碳浓度(C_i)、净光合速率(P_n)、PS II 的最大光化学量子产量(F_v/F_m)、PS II 的实际光化学效率 (Φ_{PSII})、相对电子传递速率 ($rETR$)、光化学猝灭系数 (q_p) 和非光化学猝灭系数 (q_N), 降低气孔限制值 (L_s) 和光抑制 ($1 - q_p/q_N$); ②显著提高盐胁迫果实质量及果实中抗坏血酸、可溶性固形物、可溶性总糖、可溶性蛋白质和游离氨基酸的含量, 降低有机酸的含量; 同时降低果实中 Na^+ 含量, 提高果实中 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、Fe、Cu、Mn 含量; ③明显促进盐胁迫花粉萌发和花粉管伸长。表明 Ca^{2+} 可有效降低盐胁迫对光合作用的气孔限制, 缓解盐胁迫对光合器官的伤害, 使叶片保持较高的光合性能; 促进盐胁迫下西瓜的生殖生长, 有利于果实的生长发育及矿质营养平衡, 进而改善果实品质。因此, Ca^{2+} 可通过调节光合代谢和生殖代谢来提高西瓜植株的耐盐性。

关键词: 西瓜; 盐胁迫; 钙; 光合特性; 果实; 品质

中图分类号: S 651

文献标识码: A

文章编号: 0513-353X (2011) 10-1929-10

Effects of Supplemental Calcium on the Photosynthetic Characteristics and Fruit Quality of Watermelon Under Salt Stress

ZHANG Zhen-xing, SUN Jin, GUO Shi-rong*, and TONG Hui

(College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Key Laboratory of Southern Vegetable Crop Genetic Improvement, Ministry of Agriculture, Nanjing 210095, China)

Abstract: The objective of the study was to investigate the effects of calcium concentration on photosynthesis, chlorophyll fluorescence, pollen germination and fruit quality of watermelon under salt stress. Mini-watermelon (*Citrullus lanatus* Mansfeld) cultivar ‘Xiuli’ was used to carry out the experiment by supplementing exogenous calcium to nutrient solution containing $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaCl}$. The results showed that the stomatal conductance (G_s), intercellular carbon dioxide concentration (C_i), net photosynthesis rate (P_n), PS II photochemical quantum yield (F_v/F_m), PS II actual photochemical efficiency (Φ_{PSII}), relative electron transport rate ($rETR$), photochemical quenching (q_p), non-photochemical quenching (q_N) were significantly increased when calcium concentration in salty nutrient solution increased from 4 to $6 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ and stomatal limitation (L_s), photoinhibition ($1 - q_p/q_N$) were decreased in salt-stressed

收稿日期: 2011 - 05 - 25; **修回日期:** 2011 - 09 - 20

基金项目: 国家重点基础研究发展计划项目 (2009CB119000); 国家自然科学基金项目 (30900995, 31071831); 江苏省农业三项工程项目 [SX (2010) 087]; 现代农业产业技术体系建设专项 (CARS-25-C-03)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: srguo@njau.edu.cn)

seedlings. Fruit weight and the contents of ascorbic acid, soluble solids, soluble sugar, soluble protein and free amino acid in salt-stressed fruit flesh were remarkably increased by supplemental calcium from 4 to 6 mmol · L⁻¹. However, organic acid content was decreased. The contents of Ca²⁺, Mg²⁺, Fe, Cu, and Mn were increased but Na⁺ was reduced in salt-stressed fruit flesh. Besides, supplemental calcium obviously promoted pollen germination and pollen tube elongation. These results indicated that supplemental calcium could effectively reduce the salt-induced stomatal limitation of photosynthesis and alleviate salt stress damage on photosynthetic apparatus. This was conducive to maintain photosynthetic performance and promote growth of salt-stressed watermelon. Meanwhile, the reproductive growth and mineral nutrition balance in fruit were improved. It could be concluded that supplemental calcium enhanced the tolerance of watermelon plants to salt stress by regulating photosynthetic and reproductive metabolisms of plants under salt stress.

Key words: *Citrullus lanatus* Mansfeld; salt stress; calcium; photosynthetic performance; fruit; quality

随着设施园艺的快速发展,西瓜设施栽培面积也在不断扩大,但设施土壤次生盐渍化已成为其发展的制约因素之一(朱士农和郭世荣,2009)。作物产量及品质与光合性能密切相关,且果实品质与光合性能呈正相关(王瑜等,2010),所以,较高的光合性能是高产优质的基础保障(杨阳等,2010)。但盐胁迫会对叶片 PS II 造成伤害,降低光合性能(Downton et al., 1985),导致产量和品质下降。而根际可获性 Ca²⁺的增加可缓解盐胁迫对植物的伤害作用(Tattini & Traversi, 2009),保护光合器官的稳定性,维持较高的光合作用(薛延丰和刘兆普,2006;陈全战等,2009),进而改善植株生长。此外,Ca²⁺参与调控花粉萌发的启动和花粉管生长,在花粉萌发过程中发挥重要作用(Rahtore et al., 1991),且 Ca²⁺还能够缓解盐胁迫对花粉的毒害作用(丁彬,2007),有利于受精的顺利完成,促进果实的生长发育。

Ca²⁺缓解西瓜幼苗盐胁迫伤害的研究结果已有报道(韩志平,2008),但有关 Ca²⁺对盐胁迫下西瓜光合特性和果实品质的影响研究尚未见报道。本试验中采用营养液水培方式,以小型西瓜品种‘秀丽’为试材,研究了 Ca²⁺对盐胁迫下幼苗光合性能、花粉萌发及果实品质的影响,旨在简单阐明 Ca²⁺提高西瓜耐盐性的生理机理,进一步了解 Ca²⁺在植物逆境生理代谢中的重要作用,为缓解设施西瓜盐胁迫伤害提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料处理

试验于 2010 年 3—7 月在南京农业大学玻璃温室内进行,以盐敏感型小型西瓜(*Citrullus lanatus* Mansfeld)品种‘秀丽’为试验材料。取饱满种子,经温汤浸种约 5 h 后,28 °C 下黑暗催芽,待胚芽伸长 0.5 cm 左右时播种于石英砂中。保持昼/夜温度 25 ~ 30 °C/15 ~ 20 °C,覆盖透明塑料薄膜保持基质湿润,自然光照,每天浇水保持基质湿润,待幼苗第 1 片真叶展平后开始浇灌 1/2 Hoagland & Arnon 营养液。3 叶 1 心时选择生长整齐一致的幼苗定植于栽培槽中,用 Hoagland & Arnon 营养液进行水培,用空气泵间歇(30 min · h⁻¹)通气供氧。缓苗 5 d 后开始试验处理,每 3 d 更换 1 次营养液。

设 4 个处理:对照(CK),正常营养液水培,营养液中的 Ca²⁺浓度为 4 mmol · L⁻¹;盐胁迫处理

(SC4), 在正常营养液中直接添加分析纯 NaCl 使其浓度达到 $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, 营养液中的 Ca^{2+} 浓度为 $4 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$; 钙处理 I (SC6), 在 NaCl 处理的同时, 向营养液中增施分析纯 CaCl_2 , 使 Ca^{2+} 浓度升高到 $6 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$; 钙处理 II (SC8), 在 NaCl 处理的同时, 向营养液中增施分析纯 CaCl_2 , 使 Ca^{2+} 浓度升高到 $8 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 。每处理重复 3 次, 分别在处理后 5 和 10 d 测定光合气体交换参数和叶绿素荧光参数。

1.2 叶片光合作用参数及叶绿素荧光参数的测定

光合作用参数用便携式光合测定系统 (Li-6400, USA) 于晴天上午 9:00—11:00 测定。测定时使用开放气路, 叶室温度 $(25 \pm 1)^\circ\text{C}$, 设定内置光量子通量密度 (PPFD) $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, CO_2 浓度为 $(380 \pm 10) \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 相对湿度 75%。净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、胞间 CO_2 浓度 (C_i)、蒸腾速率 (T_r) 由光合测定系统直接读出, 水分利用率 (WUE) = P_n/T_r , 气孔限制值 (L_s) = $1 - C_i/C_a$ (C_a 为空气中 CO_2 浓度)。

叶绿素荧光参数采用 PAM-2100 调制荧光仪测定。叶片经 30 min 充分暗适应后, 把测量光纤维末端安装到叶夹上, 打开叶夹遮光片后运行自动测定程序 Run 3。由 F_m 、 F_o 、 F_s 、 F_m' 、 F_o' 计算 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、 q_P 、 q_N (van Kooten & Snel, 1990), 光抑制 = $1 - q_P/q_N$ (张守仁, 1999), 相对电子传递速率 $rETR = \Phi_{PSII} \times PAR \times 0.84 \times 0.5$ (Genty et al., 1989)。

1.3 花粉萌发及果实品质的测定

植株始花期 (处理后约 30 d), 7:00—9:00 进行人工授粉, 并挂牌标记, 单蔓整枝。授粉当天采集花粉, 待花粉阴干后立即播于 0.01% 硼酸 + 10% 蔗糖 + 1% 琼脂的固体培养基上, 25°C 保温培养 2 h, 使用光学显微镜观察萌发状况。

果实在授粉后约 25 d 成熟, 采摘后立即称量单个果实鲜样质量, 然后取果实中心果肉测定各项品质指标 (李玲, 2009)。蒽酮—硫酸比色法测定可溶性总糖含量, 茚三酮比色法测定游离氨基酸含量, 2, 6-二氯酚酚滴定法测定抗坏血酸含量, G-250 考马斯亮蓝比色法测定可溶性蛋白质含量, 手持折光仪测定可溶性固形物含量, 用 NaOH 滴定可滴定酸含量, 以消耗 NaOH 的量表示有机酸的含量。用 $\text{HNO}_3\text{-H}_2\text{O}_2$ 消解样品, 完毕后用 1% HNO_3 定容过滤, 用日立 Z-2000 原子吸收分光光度计测定矿质元素含量, 参照周强等 (2007) 的比色法测定 Cl^- 含量。

1.4 数据分析

Excel 软件制作图表, SAS 软件进行数据单因素方差分析, 数据显著性差异运用 Duncan's 新复极差法进行多重比较 ($P < 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 钙对光合作用参数的影响

分析图 1 可知, 与正常对照 (CK) 相比, 盐胁迫 (SC4) 处理显著降低了西瓜叶片的气孔导度 (G_s)、蒸腾速率 (T_r)、胞间二氧化碳浓度 (C_i)、净光合速率 (P_n), 且 G_s 、 T_r 、 C_i 、 P_n 在盐胁迫 10 d 时的下降程度进一步增加。同时, 盐胁迫还使气孔限制值 (L_s) 和水分利用率 (WUE) 显著升高, 且 10 d 比 5 d 升高显著。表明盐胁迫降低了气孔开度, 导致 G_s 下降, 因此增加了 H_2O 和 CO_2 的气孔扩散阻力, 使得 T_r 和 C_i 下降, 导致光合原料 CO_2 分压的降低, 最终致使 P_n 下降, 而且盐胁迫天数越长 (10 d), P_n 受抑制的程度越大。

与盐胁迫 (SC4) 相比, 当营养液中 Ca^{2+} 浓度由 $4 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ (SC4) 升高到 $6 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ (SC6) 或 $8 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ (SC8) 时, G_s 、 T_r 、 C_i 、 P_n 均明显升高, 但 5 d 时 G_s 、 T_r 、 C_i 、 P_n 在 SC6 和 SC8 处理之间无显著性差异, 而 10 d 时均有显著性差异。WUE 在 5 d 和 10 d 时分别明显升高和显著降低, 而 L_s 均显著降低, 且 SC6 和 SC8 处理之间有显著性差异。以上数据表明, 适当增加营养液中的 Ca^{2+} 浓度可有效提高盐胁迫西瓜叶片的气孔开度, 降低 CO_2 的气孔扩散阻力, 使 C_i 升高, 促进 CO_2 的羧化, 有利于 P_n 的升高, 且 SC6 处理的缓解效果较好。

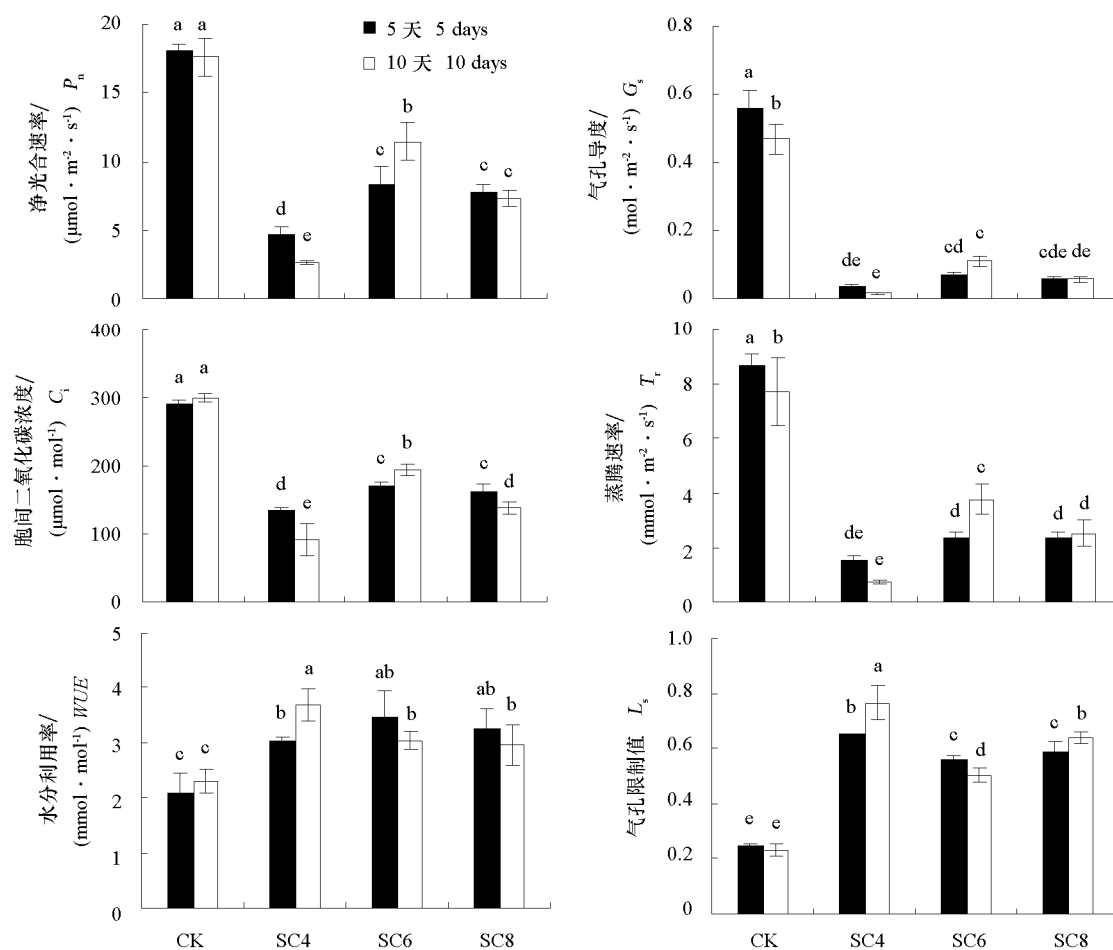


图1 增施钙素对盐胁迫下西瓜幼苗叶片光合作用参数的影响

CK: $0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaCl} + 4 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ca}^{2+}$; SC4: $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaCl} + 4 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ca}^{2+}$; SC6: $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaCl} + 6 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ca}^{2+}$; SC8: $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaCl} + 8 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ca}^{2+}$; 不同字母表示在 $P < 0.05$ 水平上有显著性差异。

Fig. 1 Effect of supplemental calcium on photosynthetic parameters of the leaf of watermelon seedling under salt stress

The values with the different letters have significant differences at $P < 0.05$ level.

2.2 钙对叶绿素荧光参数的影响

分析图2可知, 与正常对照 (CK) 相比, 盐胁迫 (SC4) 使初始荧光 (F_0) 显著升高, 且盐胁迫 10 d 时升高更为显著, 最大荧光 (F_m) 与 F_0 的变化趋势相同。PS II 的最大光化学量子产量 (F_v/F_m)、PS II 的实际量子效率 (Φ_{PSII})、光合相对电子传递速率 ($rETR$)、光化学猝灭 (q_p) 在盐胁迫时均显著降低, 且 Φ_{PSII} 、 $rETR$ 、 q_p 在盐胁迫 10 d 时继续显著下降。同时, 盐胁迫还使非光化学猝灭 (q_N)、

光抑制 ($1 - q_p/q_N$) 显著升高, 且 $1 - q_p/q_N$ 在盐胁迫 10 d 时继续显著升高。这表明盐胁迫在一定程度上对 PS II 的复合体组分造成了伤害, PS II 的电子传递受阻, 抑制了 PS II 的光化反应, 导致 PS II 的光化学量子转化效率降低, 致使叶片光合性能下降。

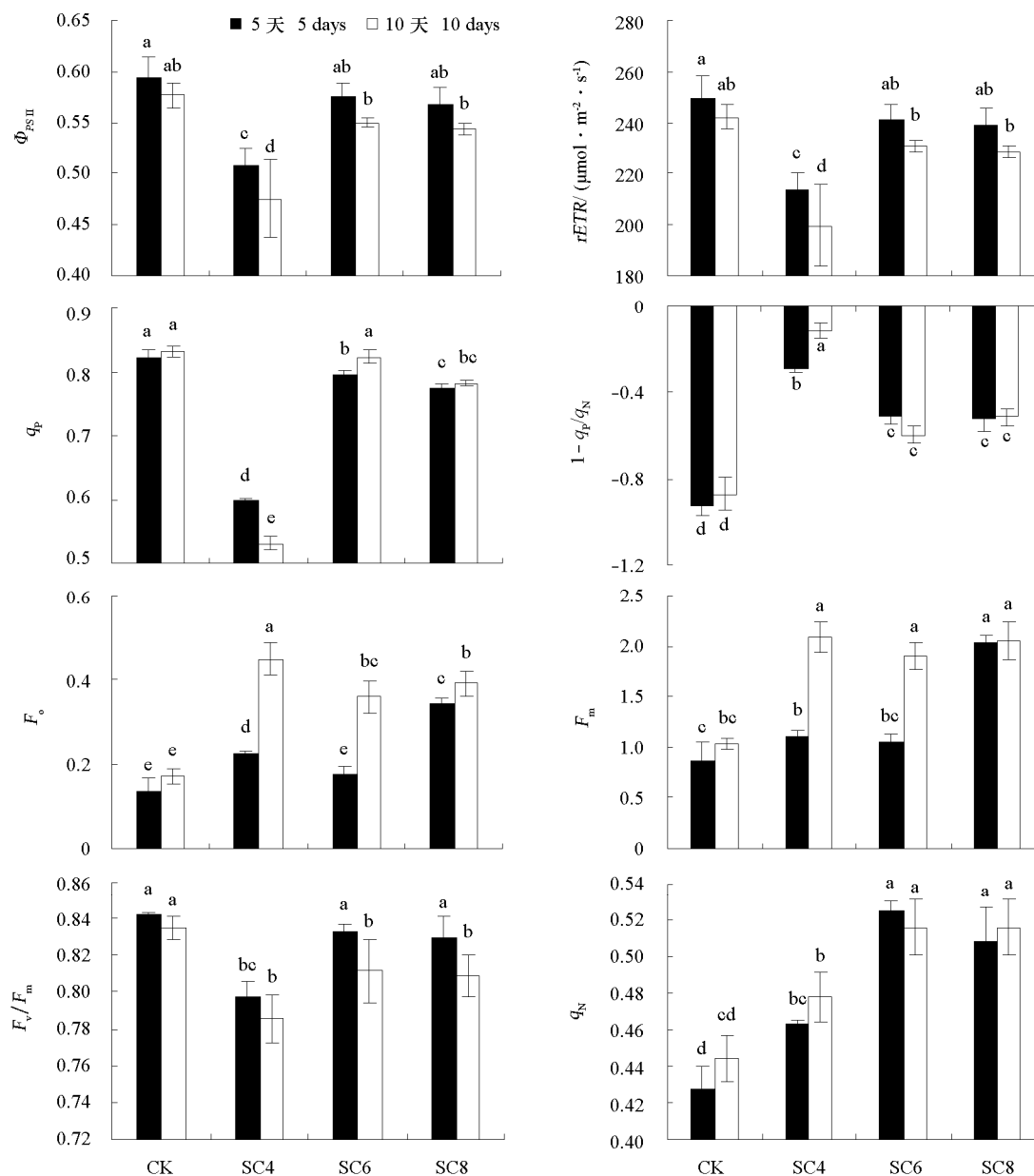


图2 增施钙素对盐胁迫下西瓜幼苗叶片叶绿素荧光参数的影响

CK: $0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaCl} + 4 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ca}^{2+}$; SC4: $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaCl} + 4 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ca}^{2+}$; SC6: $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaCl} + 6 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ca}^{2+}$; SC8: $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaCl} + 8 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ca}^{2+}$; 不同字母表示在 $P < 0.05$ 水平上有显著性差异。

Fig. 2 Effects of supplemental calcium on chlorophyll fluorescence parameters of the leaf of watermelon seedling under salt stress

The values with the different letters have significant differences at $P < 0.05$ level.

与盐胁迫 (SC4) 相比, 当营养液中 Ca^{2+} 浓度由 $4 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ (SC4) 升高到 $6 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ (SC6) 或 $8 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ (SC8) 时, F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、 $rETR$ 、 q_p 、 q_N 均明显升高, 但升高程度因处理天数不同而有差别, 且 q_p 在 SC6 和 SC8 处理之间有显著性差异。同时, $1 - q_p/q_N$ 显著下降, 但 SC6 和 SC8

处理之间无显著性差异,表明营养液中 Ca^{2+} 浓度的升高可有效缓解盐胁迫对 PS II 复合体组分的伤害,保护光合机构的功能完整性,同时还可以提高叶片的热耗散能力(q_N),防止或降低光抑制发生,进而使叶片保持较高的光合性能,提高叶片对光能的转化利用效率。

2.3 钙对果实品质的影响

分析表 1 可知,与正常对照(CK)相比,盐胁迫(SC4)使果实质量、可溶性总糖、游离氨基酸、抗坏血酸、可溶性蛋白、可溶性固形物含量显著下降,下降程度依次为:果实质量、游离氨基酸、抗坏血酸、可溶性固形物、可溶性蛋白质、可溶性总糖。同时,盐胁迫使果实可滴定酸含量显著升高。表明盐胁迫抑制了西瓜果实的正常生长发育,营养物质的合成受到阻碍,糖酸比降低,最终导致果实质量下降及品质劣变。

与盐胁迫(SC4)相比,当营养液中 Ca^{2+} 浓度由 $4\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ (SC4)升高到 $6\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ (SC6)或 $8\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ (SC8)时,果实质量、可溶性总糖、游离氨基酸、抗坏血酸、可溶性蛋白、可溶性固形物含量显著升高,升高程度依次为:抗坏血酸、可溶性固形物、可溶性总糖、可溶性蛋白质、果实质量、游离氨基酸,且抗坏血酸和可溶性固形物含量在 SC6 和 SC8 处理之间有显著性差异。同时,可滴定酸含量显著下降。数据表明,营养液中 Ca^{2+} 浓度的升高可降低盐胁迫对果实生长发育的抑制作用,促进果实的正常生长发育,有利于营养物的合成或积累,最终可达到改善果实品质的效果。

表 1 增施钙素对盐胁迫下西瓜果实品质的影响
Table 1 Effects of supplemental calcium on fruit quality of watermelon under salt stress

处理 Treatment	果实单果质量/g Fruit weight	可溶性总糖/ ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$) Soluble sugar	游离氨基酸/ ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$) Free aminoacids	抗坏血酸/ ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$) Ascorbic acid	可溶性蛋白/ ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$) Soluble protein	可溶性固形物/ (Brix) Soluble solids	可滴定酸/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$) Titratable acid
CK	$1\ 070.14\pm 63.84\text{ a}$	$77.84\pm 4.41\text{ a}$	$295.1\pm 19.6\text{ a}$	$49.03\pm 4.11\text{ a}$	$561.8\pm 55.7\text{ a}$	$11.46\pm 0.40\text{ a}$	$8.8\pm 2.0\text{ c}$
SC4	$514.50\pm 38.16\text{ c}$	$63.77\pm 1.74\text{ c}$	$163.1\pm 7.1\text{ c}$	$32.23\pm 0.75\text{ c}$	$397.7\pm 10.8\text{ c}$	$7.60\pm 0.35\text{ d}$	$19.0\pm 1.9\text{ a}$
SC6	$873.08\pm 87.87\text{ b}$	$70.38\pm 3.73\text{ b}$	$236.2\pm 11.8\text{ b}$	$50.29\pm 6.15\text{ a}$	$471.7\pm 3.09\text{ b}$	$10.54\pm 0.04\text{ b}$	$13.5\pm 1.1\text{ b}$
SC8	$836.60\pm 38.71\text{ b}$	$68.88\pm 1.25\text{ bc}$	$253.4\pm 35.8\text{ b}$	$39.76\pm 1.52\text{ b}$	$465.6\pm 13.3\text{ b}$	$9.76\pm 0.29\text{ c}$	$14.5\pm 0.5\text{ b}$

注:表中数值为平均数±标准偏差,不同字母表示在 $P<0.05$ 水平上有显著性差异。
Note: Values are means±SD, The values with the different letters have significant differences at $P<0.05$ level.

分析表 2 可知,与正常对照(CK)相比,盐胁迫(SC4)使果实中的 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、Mn 含量显著降低,使 Na^{+} 、 Cl^{-} 、Zn、Cu 含量显著升高,而对 K^{+} 含量没有影响。这表明果实发育过程中矿质元素的吸收或积累过程受到了盐胁迫的不利影响,导致果实 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、Mn 缺乏,不利于果肉细胞的膨大发育,造成果实发育迟缓及果实质量下降。

与盐胁迫(SC4)相比,当营养液中 Ca^{2+} 浓度由 $4\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ (SC4)升高到 $6\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ (SC6)时,果实中 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、Fe 含量显著升高, Na^{+} 含量显著下降,其它元素变化不显著。表明营养液中 $6\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 Ca^{2+} 浓度可以弥补果实中 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 含量的缺乏,同时降低 Na^{+} 毒害;当营养液中 Ca^{2+} 浓度高到 $8\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ (SC8)时,果实中的 Ca^{2+} 、Fe、Mn 含量则显著下降,均低于对照含量,而 Na^{+} 和 Cu 含量反而升高。

表明营养液中 Ca^{2+} 浓度的适当升高可以改变盐胁迫植株对矿质元素的吸收或积累,且矿质元素含量的变化与元素种类及 Ca^{2+} 浓度有关,机理可能比较复杂。

表 2 增施钙素对盐胁迫下西瓜果实矿质元素含量的影响

Table 2 Effects of supplemental calcium on content of mineral elements in watermelon fruit under salt stress

处理 Treatment	大量元素/ ($\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ FW) Majorelement					微量元素/ ($\text{ng} \cdot \text{g}^{-1}$ FW) Microelement			
	Ca^{2+}	Mg^{2+}	K^{+}	Na^{+}	Cl^{-}	Zn	Fe	Cu	Mn
CK	$259 \pm 6 \text{ b}$	$108 \pm 13 \text{ a}$	$1\,241 \pm 77 \text{ a}$	$82 \pm 11 \text{ c}$	$70 \pm 3 \text{ b}$	$636 \pm 70 \text{ b}$	$1\,092 \pm 95 \text{ b}$	$670 \pm 53 \text{ c}$	$316 \pm 28 \text{ a}$
SC4	$199 \pm 10 \text{ c}$	$89 \pm 10 \text{ b}$	$1\,248 \pm 63 \text{ a}$	$3\,435 \pm 601 \text{ a}$	$437 \pm 6 \text{ a}$	$863 \pm 47 \text{ a}$	$1\,128 \pm 77 \text{ b}$	$803 \pm 22 \text{ b}$	$78 \pm 8 \text{ bc}$
SC6	$344 \pm 19 \text{ a}$	$114 \pm 6 \text{ a}$	$1\,417 \pm 63 \text{ a}$	$1\,777 \pm 582 \text{ b}$	$436 \pm 7 \text{ a}$	$818 \pm 97 \text{ a}$	$2\,066 \pm 120 \text{ a}$	$871 \pm 41 \text{ ab}$	$98 \pm 5 \text{ b}$
SC8	$219 \pm 33 \text{ c}$	$103 \pm 4 \text{ ab}$	$1\,363 \pm 147 \text{ a}$	$3\,741 \pm 150 \text{ a}$	$443 \pm 8 \text{ a}$	$820 \pm 16 \text{ a}$	$859 \pm 86 \text{ c}$	$915 \pm 40 \text{ a}$	$60 \pm 8 \text{ c}$

注：表中数值为平均值 \pm 标准偏差，不同字母表示在 $P < 0.05$ 水平上有显著性差异。

Note: Values are means \pm SD, The values with the different letters have significant differences at $P < 0.05$ level.

2.4 钙对花粉萌发的影响

如图 3 所示，花粉萌发和花粉管长度在不同处理之间明显不同，对照处理（CK）的花粉管长度较长，末端出现破裂现象，可能伸长时的膨大速度快，表明花粉活力较高。盐胁迫（SC4）明显抑制了花粉萌发，花粉管长度在 4 个处理中最短。SC6 和 SC8 处理的花粉管长度均大于 SC4 处理的花粉管长度，但 SC6 处理的效果较好。这表明营养液中 Ca^{2+} 浓度的升高可有效缓解盐胁迫对花粉萌发及花粉管伸长的抑制作用，使花粉保持较高的活力，提高柱头的授粉受精效果，有利于种子的形成和发育，促进果实的发育和膨大，达到改善果实品质的效果。

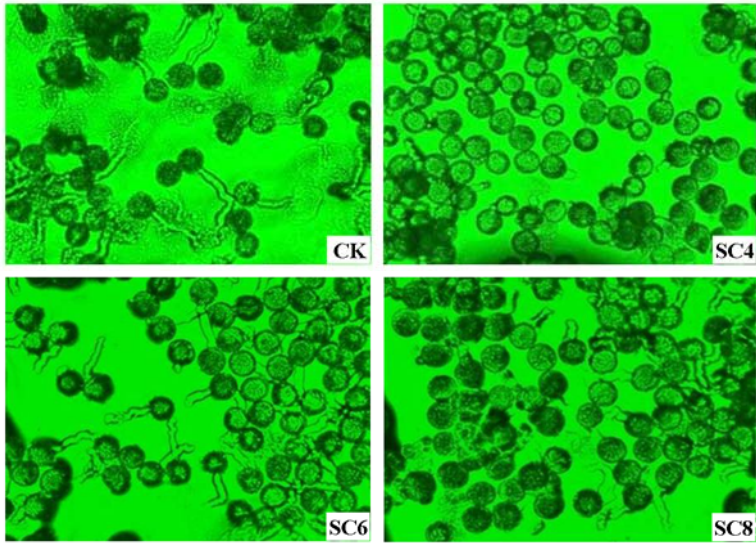


图 3 增施钙素对盐胁迫下西瓜花粉管萌发及生长的影响

CK: $0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaCl} + 4 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ca}^{2+}$; SC4: $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaCl} + 4 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ca}^{2+}$; SC6: $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaCl} + 6 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ca}^{2+}$; SC8: $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaCl} + 8 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ca}^{2+}$ 。目镜和物镜的放大倍数均为 10 倍。

Fig. 3 Effects of supplemental calcium on pollen germination and growth of watermelon under salt stress
The amplification of eyepiece and objective lens is 10 times.

3 讨论

光合作用下降的主要因素包括气孔限制和非气孔限制两种因素，综合分析 P_n 、 G_s 和 C_i 的变化才能评判气孔限制和非气孔限制（许大全，2002）。本试验中，SC4 处理使 P_n 、 G_s 、 C_i 同时下降（图 1），表明盐胁迫导致的 P_n 下降源于气孔限制。SC6 和 SC8 处理使 G_s 、 C_i 、 P_n 同时升高，说明 Ca^{2+} 可降

低盐胁迫引发的非气孔限制。 Ca^{2+} 参与了气孔开闭的生理过程 (Schwartz et al., 1988), 但关于 Ca^{2+} 在整体器官水平上对盐胁迫植株气孔开张和气孔导度的影响作用还有争议 (Tattini & Traversi, 2009), 本试验中 SC6 和 SC8 处理对 G_s 的影响作用不同, 这可能与 Ca^{2+} 浓度水平有关。若 P_n 降低的两种限制因素同时发生, 则 C_i 的变化趋势依赖于占优势的因素 (许大全, 2002), 叶绿素荧光动力学技术是研究植物光合性能的快速、无损伤探针 (Omasa et al., 1987)。本试验中, SC4 处理使 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、 $rETR$ 、 q_P 叶绿素荧光参数值降低 (图 2), 表明光合器官在一定程度上受到了盐胁迫的伤害, 但这些参数的降低幅度远远小于光合气体交换参数的下降幅度 (图 1, 图 2), 表明盐胁迫对光合性能的抑制作用主要以气孔限制为主, 营养液增补 Ca^{2+} 主要是通过改善气孔开张程度来降低气孔限制, 起到提高光合性能的作用。对植物增施一定浓度的 Ca^{2+} 能增加气孔对盐胁迫的反应灵敏性和调节能力, 提高植物叶片的含水量, 使叶绿体膜结构保持稳定性, 增强 Rubisco 酶和 PEP 羧化酶的活性 (Assche & Clijsters, 1990), 从而提高 CO_2 羧化效率, 改善盐胁迫植物的光合性能, 本试验中盐胁迫植株光合作用的升高还可能与 Ca^{2+} 参与的这些过程有关。

西瓜果实含水量高达 90% 以上, 所以果实中水分的吸收和储藏对果实鲜样质量极为重要。盐胁迫抑制植株吸水并降低水分向果实的运输, 导致果实质量下降 (Sato et al., 2006), 但本试验中果实含水量没有变化 (数据未给出), 说明有机物积累的减少是果实质量下降的主要原因。营养液中 Ca^{2+} 浓度的升高有效提高了叶片的光合性能, 有利于光合有机物的合成积累, 对果实质量的增加意义重大, 这与在草莓上的研究结果相同 (Keutgen & Pawelzik, 2008)。此外, 果实的生长发育与种子关系密切, 发育良好的种子可以分泌多种激素 (耿玉韬, 1988), 促进子房发育, 利于果实的膨大和质量的增加。果实质量和可溶性固形物含量经常用来评价果实品质, 而盐胁迫降低果实质量和可溶性固形物含量 (Perez-Alfocea et al., 1996), 使果实品质下降, 而营养液中 Ca^{2+} 浓度的升高可在一定程度上恢复其减少量 (Kaya et al., 2002), 改善盐胁迫果实品质。盐胁迫还会引起含氮化合物合成的变化, 特别是蛋白质和游离氨基酸, 而氨基酸的含量与果肉风味相关联 (Keutgen & Pawelzik, 2008), 而 Ca^{2+} 可以提高果实中氨基酸和蛋白质的含量, 表明 Ca^{2+} 参与了蛋白质或氨基酸的合成代谢过程。糖酸比可作为一项指标来衡量果实风味, 果肉中的有机酸可调节细胞液的 pH 值, 有利于花青苷素的稳定性, 促进果肉的着色 (Keutgen & Pawelzik, 2008), 但过量的有机酸不仅影响果肉风味, 可能还会影响其它化合物的代谢过程, 使果实整体品质降低。营养液中 Ca^{2+} 浓度的升高显著降低了盐胁迫果实中可滴定酸含量, 可能有利于其它营养物质的合成或稳定, 这也可能是 Ca^{2+} 改善果实品质的部分原因。盐胁迫一般会导致氧化胁迫的发生, 而抗坏血酸是活性氧清除系统中的重要组成部分, Ca^{2+} 提高了果实中的抗坏血酸的含量, 可降低果实细胞的氧化胁迫, 促进果实的顺利发育。果实游离氨基酸、抗坏血酸、可溶性蛋白质和可溶性总糖在盐胁迫时不同程度的下降 (表 1), 且 Ca^{2+} 对它们的恢复程度也不同, 表明盐胁迫降低果实品质和 Ca^{2+} 提高果实品质的机理不是两个简单的相反过程, 具体还需深入研究。

根际较高浓度的 Na^+ 和 Cl^- 使植株体内 Na^+ 和 Cl^- 含量升高 (Ebert et al., 2002), 且 Na^+ 还抑制根系对 Ca^{2+} 、 K^+ 和 Mg^{2+} 的吸收或运输 (Hasegawa et al., 2000; Pardo & Quintero, 2002), 造成离子毒害及营养缺乏, 破坏植株体内原有离子平衡, 这是导致盐胁迫果实中 Na^+ 和 Cl^- 含量升高及 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 降低的主要原因 (表 2)。正在伸长的花粉管中从顶端到基部存在着由高到低的 Ca^{2+} 浓度梯度 (Rahtore et al., 1991), 盐胁迫可能破坏了 Ca^{2+} 浓度梯度, 使细胞的极性消失, 这可能是花粉萌发及花粉管伸长受抑制的部分原因。但果实中 K^+ 含量没有变化, 这可能与 K^+ 的可重复利用性有关。而根际较高浓度的 Ca^{2+} 可提高盐胁迫下根系细胞质膜 H^+ -ATP 酶、液泡膜 H^+ -ATP 酶和 H^+ -PP 酶的活性 (章文华和刘友良, 1993), 这些酶可以为 Na^+ 在根细胞液泡中的积累及 Ca^{2+} 、 K^+ 、 Mg^{2+} 的选择性吸收和运输提供动力, Ca^{2+} 参与的这些代谢过程不仅减少了 Na^+ 向植株地上部的运输, 还可弥

补盐胁迫引起的 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 的亏缺, 使花粉管中重新建立正常的 Ca^{2+} 浓度梯度。营养液中较高的 Ca^{2+} 浓度会产生渗透胁迫, SC8 处理使果实中的 Na^+ 含量升高, 这很可能是根系局部较高的渗透胁迫与盐胁迫叠加造成。此外, 盐胁迫对微量元素的影响经常不确定 (Keutgen & Pawelzik, 2008), SC4 处理使果实中的 Zn 和 Cu 含量显著升高, 而 Mn 含量则显著降低, 而营养液中 Ca^{2+} 浓度的升高对微量元素的含量影响比较复杂, 与元素种类及 Ca^{2+} 浓度有关, 表明 Ca^{2+} 对微量元素的吸收或转运过程的调控机理较复杂。

综上所述, 营养液中 Ca^{2+} 浓度的适当升高, 可保持叶片较高的气孔开度, 同时降低盐胁迫对叶片光合器官的伤害, 维持较高的叶片光合性能, 促进光合产物的合成和积累, 为果实生长提供物质和能量基础; 此外, 还降低了果实中的 Na^+ 毒害, 缓解 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 的营养亏缺, 促进花粉萌发和花粉管伸长, 有利于果实的生长发育, 进而改善盐胁迫西瓜果实品质。

References

- Assche F V, Clijsters H. 1990. Effects of metals on enzyme activity in plants. *Plant Cell and Environment*, 13 (3): 195 - 206.
- Chen Quan-zhan, Zhang Bian-jiang, Zhou Feng, Zhou Quan-cheng, Hua Chun. 2009. Effects of supplemental calcium on photosynthetic characteristics of oil sunflower seedlings. *Acta Agriculturae Boreali-sinica*, 24 (2): 149 - 152. (in Chinese)
- 陈全战, 张边江, 周峰, 周泉澄, 华春. 2009. 钙对盐胁迫下油用向日葵幼苗光合生理特性的影响. *华北农学报*, 24 (2): 149 - 152.
- Ding Bin. 2007. Effects of exogenous Ca^{2+} on *in vitro* pollen germination under salt stress [M. D. Dissertation]. Ji'nan: Shandong Normal University. (in Chinese)
- 丁彬. 2007. 外源钙在 NaCl 抑制花粉萌发中的作用 [硕士论文]. 济南: 山东师范大学.
- Downton W J, Grant W J, Robinson S P. 1985. Photosynthetic and stomatal responses of spinach leaves to salt stress. *Plant Physiology*, 78: 85 - 88.
- Ebert G, Eberle J, Ali-Dinar H, Lüdders P. 2002. Ameliorating effects of $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ on growth, mineral uptake and photosynthesis of NaCl-stressed guava seedlings (*Psidium guajava* L.). *Scientia Horticulturae*, 93 (2): 125 - 135.
- Geng Yu-tao. 1988. The relationship between seed and fruit development. *Bulletin of Biology*, 12: 4 - 5. (in Chinese)
- 耿玉韬. 1988. 种子与果实发育的关系. *生物学通报*, 12: 4 - 5.
- Genty B, Briantais J M, Baker N R. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim Biophys Acta*, 990: 87 - 92.
- Han Zhi-ping. 2008. Effect of salinity on the growth and physiological metabolism of mini-watermelon and alleviating function of exogenous calcium and putrescine [Ph. D. Dissertation]. Nanjing: Nanjing Agricultural University. (in Chinese)
- 韩志平. 2008. 盐胁迫对小型西瓜生长、生理代谢的影响及外源钙和腐胺的缓解效应研究 [博士论文]. 南京: 南京农业大学.
- Hasegawa P M, Bressan R A, Zhu J K, Bohnert H J. 2000. Plant cellular and molecular responses to salinity. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 51: 463 - 499.
- Kaya C, Kirnak H, Higgs D, Saltali K. 2002. Supplementary calcium enhances plant growth and fruit yield in strawberry cultivars grown at high (NaCl) salinity. *Scientia Horticulturae*, 93 (1): 65 - 74.
- Keutgen A J, Pawelzik E. 2008. Quality and nutritional value of strawberry fruit under long term salt stress. *Food Chemistry*, 107 (4): 1413 - 1420.
- Li Ling. 2009. The instruction of plant physiological experimental modules. Beijing: Science Press. 50 - 60. (in Chinese)
- 李玲. 2009. 植物生理学模块试验指导. 北京: 科学出版社: 50 - 60.
- Omasa K, Shimazaki K, Aiga I, Larcher W, Onoe M. 1987. Image analysis of chlorophyll fluorescence transients for diagnosing the photosynthetic system of attached leaves. *Plant Physiology*, 84: 748 - 752.
- Pardo M J, Quintero F J. 2002. Plants and sodium ions: Keeping company with the energy. *Genome Biology*, 3 (6): 1017.1 - 1017.4
- Perez-Alfocea F, Balibrea M E, Santa C A, Estan M T. 1996. Agronomical and physiological characterization of salinity tolerance in a commercial

- tomato hybrid. *Plant Soil*, 180: 251 – 257.
- Rahtore K S, Cork R J, Robinson K R. 1991. A cytoplasmic gradient of Ca^{2+} is correlated with the growth of lily pollen tubes. *Developmental Biology*, 148 (2): 612 – 619.
- Sato S, Sakaguchi, Furukawa H, Ikeda H. 2006. Effects of NaCl application to hydroponic nutrient solution on fruit characteristic of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) . *Scientific Horticulture*, 109: 248 – 253.
- Schwartz A, Ilan N, Grantz D A. 1988. Calcium effects on stomatal movements in commelina communis. *Plant Physiology*, 87: 583 – 587.
- Tattini M, Traversi M L. 2009. On the mechanism of salt tolerance in olive (*Olea europaea* L.) under low or high- Ca^{2+} supply. *Environmental and Experimental Botany*, 65 (1): 72 – 81.
- van Kooten O, Snel J F. 1990. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research*, 25: 147 – 150.
- Wang Yu, Xiang Qing-yun, Wu Ya-wei, Qiao Guang, Cai Yong-qiang, Wen Xiao-peng. 2010. The photosynthetic characteristics of apple and their effects on fruit yield and quality in middle Guizhou Province. *Acta Horticulturae Sinica*, 37 (6): 984 – 990. (in Chinese)
- 王 瑜, 向青云, 吴亚维, 乔 光, 蔡永强, 文晓鹏. 2010. 贵州中部地区苹果的光合特性及其对产量和品质的影响. *园艺学报*, 37 (6): 984 – 990.
- Xu Da-quan. 2002. Photosynthetic efficiency. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press: 86 – 96. (in Chinese)
- 许大全. 2002. 光合作用效率. 上海: 上海科学技术出版社: 86 – 96.
- Xue Yan-feng, Liu Zhao-pu. 2006. Effects of calcium ion on growth, physiological responses and photosynthetic ability in salt-stressed Jerusalem Artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) seedlings. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 22 (9): 44 – 47. (in Chinese)
- 薛延丰, 刘兆普. 2006. 钙离子对盐胁迫下菊芋幼苗的生长、生理反应和光合能力的影响理论. *农业工程学报*, 22 (9): 44 – 47.
- Yang Yang, Xu Fu-li, Chen Zhi-jie. 2010. Effects of potassium fertilization on photosynthetic characteristics and yield of cucumber in solar greenhouse. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 16 (5): 1232 – 1237. (in Chinese)
- 杨 阳, 徐福利, 陈志杰. 2010. 施用钾肥对温室黄瓜光合特性及产量的影响. *植物营养与肥料学报*, 16 (5): 1232 – 1237.
- Zhang Shou-ren. 1999. A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance. *Chinese Bulletin of Botany*, 16 (4): 444 – 448. (in Chinese)
- 张守仁. 1999. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论. *植物学通报*, 16 (4): 444 – 448.
- Zhang Wen-hua, Liu You-liang. 1993. Effects of calcium on absorption and distribution of ions and H^+ -ATPase activity in barley and wheat under salt stress. *Journal of Integrative Plant Biology*, 35 (6): 435 – 440. (in Chinese)
- 章文华, 刘友良. 1993. 盐胁迫下钙对大麦和小麦离子吸收分配及 H^+ -ATP 酶活性的影响. *植物学报*, 35 (6): 435 – 440.
- Zhou Qiang, Li Ping, Cao Jin-hua, Yu Bing-jun. 2007. Comparison on titration and spectrophotometric methods for determination of chloride content in plants. *Plant Physiology Communications*, 43 (6): 1163 – 1166. (in Chinese)
- 周 强, 李 萍, 曹金花, 於丙军. 2007. 测定植物体内氯离子含量的滴定法和分光光度法比较. *植物生理学通讯*, 43 (6): 1163 – 1166.
- Zhu Shi-nong, Guo Shi-rong. 2009. Effects of grafting on K^+ , Na^+ contents and distribution of watermelon seedlings under NaCl stress. *Acta Horticulturae Sinica*, 36 (6): 814 – 820. (in Chinese)
- 朱士农, 郭世荣. 2009. 嫁接对盐胁迫下西瓜植株体内 Na^+ 和 K^+ 含量及其分布的影响. *园艺学报*, 36 (6): 814 – 820.