

## 低温弱光对温室番茄生理特性的影响

任华中\* 黄伟 张福墀

(中国农业大学园艺学院, 北京 100094)

**摘要** 研究了番茄初花期低温弱光逆境对叶片膜保护酶(SOD)活性、膜脂过氧化产物MDA含量、叶绿素a荧光诱导动力学参数 $F_v/F_m$ 值和内源激素水平的影响。结果表明,叶片中内源激素水平对低温弱光的反应随品种和处理强度不同而有较大差异。低温弱光处理后,SOD活性显著下降,MDA含量明显增加;荧光参数 $F_v/F_m$ 值增加,碳同化活性降低,影响程度取决于品种和低温弱光强度。毛粉802比Skala耐低温,而Skala则比毛粉802更耐弱光。

**关键词** 番茄; 低温弱光; 膜保护酶(SOD)活性; 内源激素; 荧光参数

**中图分类号** S641.2; S601; S626

## Effects of Low Temperature and Poor Light on Some Physiological Parameters of Tomato

Ren Huazhong Huang Wei Zhang Fuman

(College of Horticultural Sciences, China Agricultural University, Beijing 100094, China)

**Abstract** Influences of low temperature and poor light on some physiological parameters of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) seedling were studied in illuminating incubator. The content of membrane-lipid peroxidation (MDA), activities of membrane-protecting enzyme (SOD), fluorescence parameter  $F_v/F_m$  of chlorophyll induction kinetic curves and endogenous hormones level were measured under low temperature and poor light stress after 7 days of treatment. Results showed that membrane-lipid peroxidation (MDA) increased and activity of membrane-protecting enzyme (SOD) decreased after low temperature and poor light stress. The fluorescence parameter  $F_v/F_m$  increased and  $CO_2$  assimilation efficiency decreased in a stress intensity-dependence manner. The endogenous hormones level, including IAA, ABA,  $GA_3$ , ZR, changed differently with stress treatments. These data indicated the difference between the varieties of tolerance to low temperature and poor light stress.

**Key words** tomato; low temperature and poor light; activities of membrane-protecting enzyme (SOD); endogenous hormones; fluorescence parameter

番茄(*Lycopersicon esculentum* Mill.)在日光温室冬季生产中经常遇到低温寡照逆境,使其光合生产力的发挥受到了限制,并导致产量降低,商品性差,给生产造成严重损失。因此,了

收稿日期: 2001-06-06

国家自然科学基金重点资助项目(39830230)

\*任华中,副教授,研究方向为蔬菜栽培生理、无公害蔬菜和设施园艺。

解番茄低温弱光逆境生理及其机制,对番茄高产栽培及耐低温弱光品种选育鉴定方法等是十分必要的。尽管有关番茄低温或弱光逆境生理研究报道较多,但前人大都是以低温或弱光作为单一因素进行研究的。而番茄设施栽培,尤其是日光温室栽培过程中,低温与弱光条件往往相伴出现,而有关低温与弱光逆境对于番茄生长发育和生理机制综合影响的研究报道却很少。本试验以毛粉 802 和 Skala 为材料在人工控制条件下,研究了番茄初花期耐低温弱光特性和生理生化指标,以便为番茄设施高产栽培、品种选育和耐逆性鉴定方法提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

试验选用毛粉 802(F<sub>1</sub>)和 Skala(F<sub>1</sub>)为试材,对其在低温弱光条件下的生理反应进行了研究和分析。毛粉 802 是我国目前设施栽培面积较大的品种之一,由西安市农业科学研究所提供;Skala 是由荷兰引进的温室栽培专用番茄品种。

### 1.2 处理方法

试材于 2000-02 在中国农业大学试验温室内播种育苗,育苗基质为体积各占 1/3 的园土、蛭石和草炭混合物,育苗期间按常规管理。当番茄第一花序初花时,将植株放入 LRH-150-G 型的光照培养箱内进行不同的光温组合处理。试验所采用的光温组合处理方法见表 1。

表 1 试验材料光温组合处理方法

处理	光照强度		温度/℃	
	$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	相当于 CK	白天	夜间
对照(CK)	136*		26~28	14~15
处理 1	64	1/2	21~23	8~10
处理 2	64	1/2	15~20	5~6
处理 3	44	1/3	21~23	8~10
处理 4	44	1/3	15~20	5~6

\* 光照培养箱所能达到的最大光强。

试验处理时间为 7 d,每天照光时间为 8:00—16:00。每处理中各参试材料分别为 5 株,重复 3 次。

### 1.3 测定内容

丙二醛(MDA)含量测定 参照朱广廉<sup>[1]</sup>的方法。

SOD 活性测定 参照邹琦<sup>[2]</sup>的方法,一个酶活性单位(U)以抑制硝基氮蓝四唑(NBT)光化还原的 50%来表示。

内源激素含量测定 采用酶联免疫吸附分析法(ELISA)分别测定脱落酸(ABA)、赤霉素(GA<sub>3</sub>)、吲哚乙酸(IAA)、玉米素核苷(ZR)等内源激素。

叶绿素 a 荧光诱导动力学曲线 利用美国 CID 公司生产的 OS5-FL 荧光仪测定。

## 2 结果与分析

### 2.1 膜脂过氧化作用

陈贵等研究认为,膜脂过氧化作用可以产生丙二醛(MDA),而 MDA 含量的高低可代表细胞膜损伤程度的大小<sup>[3]</sup>。本试验各处理中,膜脂过氧化产物 MDA 的含量都比对照增加,且随着温度的降低和光强的减弱,MDA 含量逐渐升高。比较各处理间结果还可以看出,2 份参试

材料的 MDA 含量在处理 1 和处理 3 中无显著差异, 而处理 2 和处理 4 中则显著增加, 且差异极显著, 表明低温对于 MDA 含量的影响比弱光更明显, 或低温对于细胞膜伤害的影响作用比弱光更大(表 2)。

参试品种间 MDA 含量对于低温弱光逆境的反应有所不同。毛粉 802 中处理 1、处理 3 的 MDA 含量比对照极显著增加, 而 Skala 中则与对照差异不明显, 表明在亚适宜温度下, 进一步降低光强, 毛粉 802 叶片细胞膜受损程度大于 Skala(表 2)。

表 2 低温弱光对番茄叶片膜脂过氧化作用(MDA)的影响

处理	MDA,/(nmol·g <sup>-1</sup> ),FW							
	毛粉 802		处理间差异平准		Skala		处理间差异平准	
	含量	比 CK±%	0.05	0.01	含量	比 CK±%	0.05	0.01
CK	17.63	—	d	D	18.84	—	b	B
处理 1	20.12	14.12	c	C	19.31	2.49	b	B
处理 2	24.39	38.34	b	B	27.15P	44.11	a	A
处理 3	21.52	22.06	c	C	20.49	8.76	b	B
处理 4	27.19	54.22	a	A	29.00	53.93	a	A

注: 邓肯氏新复极差测验。处理间: 毛粉 802  $F=47.223\ 9$ , Skala  $F=22.728\ 3$ 。处理间  $F_{0.05}=3.478\ 1$ ,  $F_{0.01}=5.994\ 4$  (下同)。

## 2.2 膜保护酶 SOD 活性的变化

植物体内生物自由基的产生可对植物造成各种伤害作用, 其中包括膜脂过氧化作用; 同时植物体内也形成了一套防御生物自由基伤害的膜保护酶(SOD)体系, 它们能够使植物在一定程度上忍耐、减缓或抵抗逆境胁迫<sup>[4]</sup>。

番茄经低温弱光处理后, SOD 活性均极显著下降, 且随着温度和光强的逐步降低, SOD 活性下降幅度逐渐增大。此外, 毛粉 802 和 Skala 在处理 1、处理 3 中 SOD 活性降低幅度均小于处理 2、处理 4, 以处理 1 降幅最小, 处理 4 降幅最大, 表明低温对于 SOD 活性的影响作用比弱光更大(表 3)。

品种间 SOD 活性降低幅度在不同处理间又有所差异。Skala 在处理 1、处理 3 中的 SOD 活性降幅明显小于毛粉 802, 而处理 2、处理 4 中的降幅则又略大于毛粉 802(表 3)。

表 3 低温弱光对番茄叶片膜保护酶(SOD)活性的影响

处 理	SOD,/(U·g <sup>-1</sup> ),FW							
	毛粉 802		处理间差异平准		Skala		处理间差异平准	
	活性	比 CK±%	0.05	0.01	活性	比 CK±%	0.05	0.01
CK	589.96	—	a	A	548.82	—	a	A
处理 1	420.00	-28.81	b	B	440.36	-19.76	b	B
处理 2	145.16	-75.39	d	D	113.81	-79.26	d	D
处理 3	203.98	-65.42	c	C	249.17	-54.60	c	C
处理 4	116.07	-80.33	d	D	100.36	-81.71	d	D

注: 处理间: 毛粉 802  $F=329.604\ 1$ , Skala  $F=581.359\ 6$ 。

从试验结果还可看出, SOD 活性的降低与膜脂过氧化产物 MDA 含量增加之间, 具有显

著的相关性,相关系数分别为-0.816 0(毛粉 802)和-0.819 4(Skala),表明 SOD 活性与 MDA 含量之间存在显著的负相关,且两品种对低温弱光的适应程度差异明显。

### 2.3 功能叶片叶绿素 a 荧光动力学分析

植物体内叶绿素 a 荧光与光合过程中各种反应密切相关,包括低温、弱光在内的多种逆境因子对植物光合作用的影响,可以通过对叶绿素 a 荧光诱导动力学曲线以及由其导出的参数的测定来反映<sup>[5]</sup>。叶绿素 a 荧光具有 2 个显著特点:一是将植物发出的荧光区分为性质上完全不同的 2 个部分——固定荧光( $F_o$ )和可变荧光( $F_v$ ),固定荧光代表不参与 PS II 光化学反应的光能辐射部分;可变荧光代表可参与 PS II 光化学反应的光能辐射部分;根据可变荧光( $F_v$ )在最大荧光( $F_m = F_v + F_o$ )中所占的比例( $F_v/F_m$ ),可以反映植物 PS II 光化学反应中心的活性和原初光能转化效率;另一个特点是,荧光动力学是测定植物从暗转到光下,其光合作用的功能从休止钝化状态转为局部活化状态,直到全部正常运转状态过程中的荧光动态变化。

经低温弱光处理后,参试 2 品种的  $F_v/F_m$  值,均有不同程度的增加(表 4),表明低温弱光没有使番茄的 PS II 光化学活性受到抑制,2 个品种对低温弱光逆境都有一定的适应能力。

由表 4 还可看出,2 个品种对低温、弱光逆境的适应能力又有所差异。除处理 2 外,其他处理中毛粉 802 的

表 4 低温弱光对番茄叶片荧光动力学参数  $F_v/F_m$  值的影响

处理	毛粉 802		Skala	
	$F_v/F_m$	比 CK $\pm$ %	$F_v/F_m$	比 CK $\pm$ %
CK	0.869 0		0.861 5	
处理 1	0.901 0	3.68	0.895 8	3.98
处理 2	0.900 3	3.60	0.886 6	2.91
处理 3	0.884 4	1.77	0.908 0	5.39
处理 4	0.877 7	1.01	0.897 1	4.13

$F_v/F_m$  增加幅度均小于 Skala,且在处理 3、处理 4(光强为  $44 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )中,2 品种差异明显,表明 Skala 在低温弱光下的 PS II 光化学活性和光合电子传递效率比毛粉 802 高。

外界环境条件对番茄叶片光合机构的影响,也可以通过叶绿素 a 荧光诱导动力学曲线的变化来反映。曲线中第二波峰(M 峰)与  $\text{CO}_2$  同化作用有关,M 峰的明显程度代表着光合作用中碳同化活性的高低<sup>[5]</sup>。图 1 表明,Skala 各处理的叶绿素 a 荧光诱导动力学曲线中 M 峰与其对照相比,变化不明显;而毛粉 802 各处理中 M 峰与其对照相比,处理 1、处理 2 变化不明显,处理 3、处理 4 中则明显,尤其在处理 4 中 M 峰几乎消失。从处理间 M 峰相比较来看,处理 1、处理 2 中 2 品种的 M 峰明显程度相差不大,处理 3、处理 4 中 Skala 的 M 峰比毛粉 802 更明显,表明 Skala 在低温弱光下具有较高的碳同化活性,对低温弱光尤其是弱光的适应性强于毛粉 802。

### 2.4 番茄叶片内源激素水平的变化

Irving 等研究表明,低温条件下,植物组织中内源 ABA 含量增加,抗寒性提高。同时,抗寒性强的植物中  $\text{GA}_3$  含量一般低于抗寒性弱的植物<sup>[6]</sup>,且在短日照和白天  $20^\circ\text{C}$ /夜间  $5^\circ\text{C}$  时,抗寒锻炼效果最为显著<sup>[7]</sup>;也有研究表明,逆境条件下,植物组织中 IAA 含量降低<sup>[8]</sup>,CTK 含量下降<sup>[9,10]</sup>等。

本试验中番茄初花期经过低温弱光处理后,叶片中内源激素水平也发生了明显的变化。

ABA 含量:与对照相比,毛粉 802 各处理均比对照增加,其中以处理 2、处理 4 增幅较大,处理 1、处理 3 中则增幅较小;而 Skala 各处理也明显高于对照,其中处理 1、处理 3 增幅较大,但处理 2、处理 4 增幅较小。而且毛粉 802 处理 2、处理 4 的增加幅度要大于 Skala,但处理 1、处理 3 的增幅却小于 Skala(图 2)。

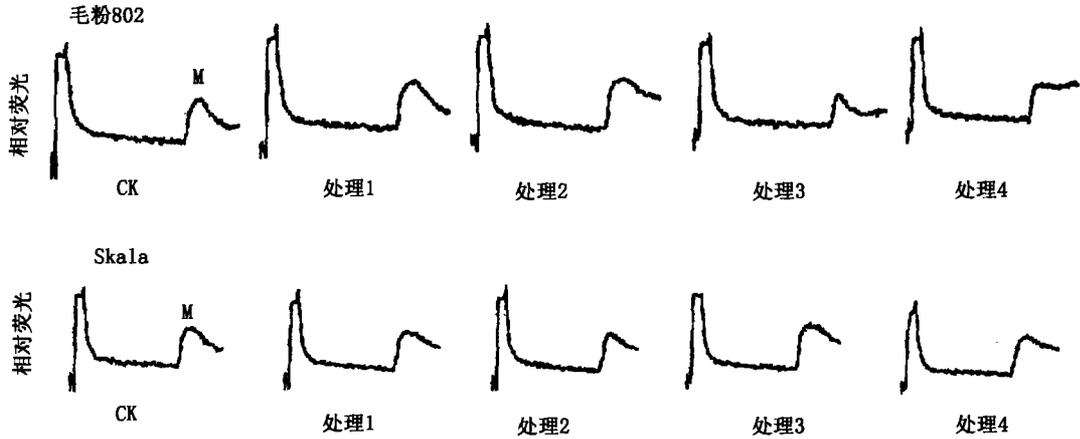


图 1 低温弱光对番茄叶片叶绿素 a 荧光诱导动力学曲线的影响

GA<sub>3</sub> 含量: 2 品种各处理均比对照降低。其中毛粉 802 处理 2、处理 4 的降低幅度大于 Skala, 处理 1、处理 3 则与之相反(图 2)。

IAA 含量: 图 2 表明, 尽管各处理中 IAA 含量有所差异, 但从总体上看, 低温弱光处理可以降低番茄叶片中 IAA 含量。其中, Skala 在处理 2 中降幅最大, 处理 3 降幅最小; 毛粉 802 在处理 2 降幅最小, 处理 3 降幅最大。

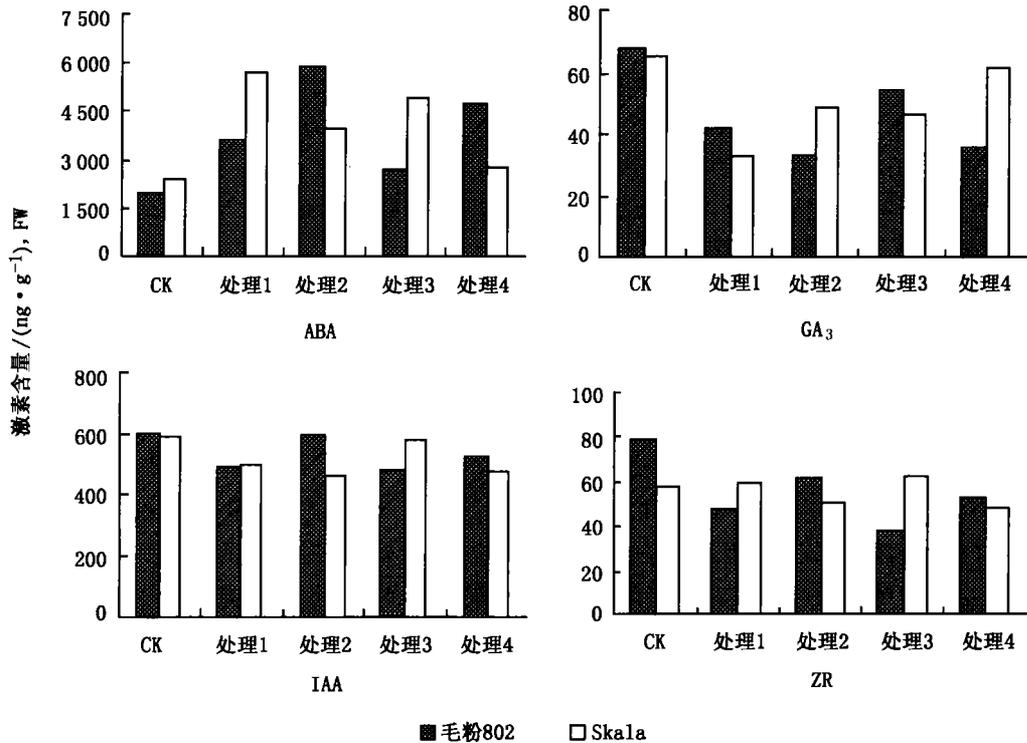


图 2 低温弱光对番茄叶片内源激素水平的影响

ZR 含量:毛粉 802 的各处理都低于对照,以处理 2 降幅最小;Skala 处理 1、处理 3 高于对照,处理 2、处理 4 低于对照(图 2)。

综合低温弱光处理对 ABA、GA<sub>3</sub>、IAA 含量的影响还可看出,品种间对低温弱光逆境的适应程度有所不同,毛粉 802 较 Skala 更耐低温,而 Skala 则更耐弱光。

### 3 讨 论

1) 低温弱光与膜保护酶活性和膜脂过氧化作用 表 2 和表 3 结果表明:低温弱光条件可导致番茄叶片 SOD 活性的降低,使细胞内清除氧自由基的能力下降,导致植物细胞氧自由基的产生和清除之间的不平衡,加速了膜脂过氧化作用,造成 MDA 含量的增加。同时,不同番茄品种对于低温与弱光条件的适应性又有所差异,毛粉 802 对光强分别为 64 和 44  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、温度均为白天 15~20℃/夜间 5~6℃的处理 2、处理 4 的适应性强,Skala 则对光强分别为 64 和 44  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、温度均为白天 21~23℃/夜间 8~10℃的处理 1、处理 3 的适应性好,表明毛粉 802 对低温的适应性比 Skala 强,而 Skala 对弱光适应性则强于毛粉 802。

2) 低温弱光与光合机构 低温弱光处理后,番茄荧光动力学参数  $F_v/F_m$  值增加。而这一结果与胡文海等<sup>[11]</sup>的研究结果不一致。胡文海等将番茄幼苗放在光强为 60  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、温度分别为 5/5℃、10/10℃的气候箱内处理 8 d(每天照光 12 h),结果发现 10℃处理对番茄 PS II 的光化学效率  $F_v/F_m$  并无显著影响,5℃处理下, $F_v/F_m$  随处理时间的延长而降低。从他们的试验结果与我们的试验结果对比可以看出,不同的逆境胁迫条件及胁迫程度对植物叶片光合机构的影响是不同的。本试验结果表明低温弱光对番茄的 PS II 光化学活性和原初光能转化效率的抑制程度不明显。但参试品种  $F_v/F_m$  值增加幅度表现出了明显差异,Skala 在处理 3、处理 4 中明显高于毛粉 802,在处理 1、处理 2 中,与毛粉 802 差异不明显。另外,Skala 的碳同化活性(M 峰的明显程度)优于毛粉 802,说明 Skala 在低温弱光下具有较高的光合活性,这与本试验中 Skala 在低温弱光下叶绿素含量变化幅度小以及净光合速率较高有关,也进一步表明 Skala 具有更好的弱光耐受性。

3) 低温弱光与内源激素 植物组织中激素含量对环境条件十分敏感。本试验结果表明,2 个番茄品种 4 种内源激素对低温弱光的反应各有差异。从 ABA、GA<sub>3</sub> 和 IAA 的含量变化可以看出,毛粉 802 比 Skala 对低温有更好的适应性,Skala 则对弱光的适应性更强。但从 2 品种 ZR 含量的变化看,却与上面结论有些不同,这可能与 2 品种在低温弱光下体内其他激素代谢进程有关,也可能是因 ZR 的代谢发生紊乱所致。另外,由于各种激素并不是彼此孤立的,而是相互作用以达到某一平衡来调节植物的生长发育,例如,ABA、GA<sub>3</sub> 和 IAA 可调节乙烯的合成,GA<sub>3</sub> 与 IAA 具有协同作用,ABA 对抗 IAA 等<sup>[12]</sup>。此外,激素水平的高低除与环境因子有关外,还受品种遗传特性的影响。因此,低温弱光逆境对番茄内源激素水平影响的机理和植物内源激素调控抗逆力的分子机理还有待进一步探讨。

4) 综合上述各项生理指标分析结果可以看出,低温弱光逆境对于番茄体内的多项生理指标的影响是基本一致的,但不同生态型品种之间对于低温与弱光逆境的适应性又有所差异。本研究表明,毛粉 802 耐低温性较强,而 Skala 则具更好的弱光耐受性。表明番茄不同品种对于低温和弱光的耐受性受不同基因调控。

## 参 考 文 献

- 1 朱广廉. 植物生理学实验. 北京: 北京大学出版社, 1990. 247~248
- 2 邹琦. 植物生理生化实验指导. 北京: 中国农业出版社, 1998. 97~99
- 3 陈贵, 胡文玉. 提取植物体内 MDA 的溶剂及 MDA 作为衰老指标的探讨. 植物生理学通讯, 1991, 27(1): 44~46
- 4 曹锡清. 膜脂过氧化对细胞有机体的作用. 生物化学与生物物理学进展, 1988, 86(2): 17~32
- 5 Krause G, Weis E. Chlorophyll fluorescence as a tool in plant physiology. *Photosynthesis Res*, 1984, 5: 139~157
- 6 罗正荣. 植物激素与抗寒力的关系. 植物生理学通讯, 1989, 25(3): 1~5
- 7 Irving R M. Characterization and role of an endogenous inhibitor in the induction of cold hardiness in *Acer negundo*. *Plant Physiol*, 1969, 44: 801~805
- 8 Reglnald J, et al. Increase indoleacetic Acid Oxydase Activity of Winter Wheat by Cold Treatment and Gibberellic Acid. *Plant Physiol*, 1970, 45: 416~461
- 9 Alvim R, et al. Seasonal variation in the hormone content of willow 1. Changes in abscisic acid content and cytokinin activity in the xylem sap. *Plant Physiol*, 1976, 57: 474~476
- 10 Jeromef F, et al. The effect of potassium on cotyledon expansion induced by cytokinin physic. *Plant*, 1978, 43: 213~218
- 11 胡文海, 喻景权. 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, 2001, 28(1): 41~46
- 12 黄维玉. 植物器官脱落的激素调控. 植物生理学通讯, 1989, 25(3): 6~10