

不同光强下 DA-6 对草莓光合作用及抗氧化酶活性的影响

梁艳萍¹ 牟红梅¹ 王晶晶¹ 刘国杰^{1*} 赛买提·玉素甫²

(1. 中国农业大学 农学与生物技术学院, 北京 100193;

2. 新疆阿克苏地区库车县林业局, 新疆 阿克苏 842000)

摘要 为了弄清 DA-6 对不同光强下草莓光合作用提高的效果, 以‘甜查理’草莓为试材, 通过遮荫处理, 研究了 100%、70% 和 50% 自然光条件下喷施 20 mg/L DA-6 处理对草莓叶片气体交换参数、光合酶活性及抗氧化酶活性的影响。结果表明: 遮荫条件下, 草莓叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)、核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶(Rubisco)、果糖-1,6-二磷酸酯酶(FDPase)活性均明显降低, 而胞间 CO_2 浓度(C_i)升高。表明遮荫条件下, 草莓叶片光合速率下降的主要原因是非气孔限制, 而且与光合相关酶类活性下降密切相关。DA-6 处理可以不同程度提高各光强条件下草莓叶片的 P_n 、 G_s 、 T_r 及 Rubisco、FDPase 的活性, 同时降低超氧阴离子(O_2^-)产生速率, 提高 SOD、CAT 和 APX 等保护酶的活性, 从而提草莓叶片的光合作用。在相对较弱的光强条件下(50% 自然光), DA-6 的作用更为显著。

关键词 草莓; 光强; DA-6; 光合作用; 抗氧化酶

中图分类号 S 668.4

文章编号 1007-4333(2011)05-0071-06

文献标志码 A

Effects of DA-6 on leaf photosynthesis and antioxidant enzyme activities of strawberry under different light intensities

LIANG Yan-ping¹, MU Hong-mei¹, WANG Jing-jing¹, LIU Guo-jie^{1*}, Saimaiti · yusufu²

(1. College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100094, China;

2. Kuche Forestry Bureau of Aksu Prefecture, Akesu 842000, China)

Abstract In order to elucidate the regulation effects of DA-6 on the photosynthesis of strawberry under different light intensities, DA-6 of 20 mg/L, was sprayed on the leaves of the seedlings of ‘Sweet Charlie’ strawberry under 100%, 70% and 50% sunlight. The leaf gas exchange parameters, activities of Rubisco and FDPase, antioxidant enzyme activities were measured. The results showed that under shade condition, the leaf photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), transpiration rate (T_r), Rubisco and FDPase activities decreased, but the intercellular CO_2 concentration (C_i) increased. It is thus clear that the decrease of P_n under low light intensity is mainly due to the non stomatal limitation and closely related to the decrease of Rubisco and FDPase. However, foliar spraying of DA-6 increased the leaf P_n , G_s , T_r and activities of Rubisco, FDPase, SOD, CAT and APX, but reduced the O_2^- -production rate. The improvement of photosynthesis was much more significant under 50% sunlight.

Key words strawberry; light intensities; DA-6; photosynthesis; antioxidant enzyme activities

设施栽培可延长果实的上市时间, 提高果农的生产效益, 在果树生产中应用广泛。但由于受温室覆盖物, 骨架以及阴雨天气的影响, 设施里的光照强

度往往比露地要低, 特别是在日光温室里。在这种相对弱光条件下, 果树的生长及发育常常受到影响, 特别是影响果树的光合作用强度, 从而进一步造成

收稿日期: 2011-03-09

基金项目: 公益性行业(农业)科研专项(3-37)

第一作者: 梁艳萍, 硕士研究生, E-mail: liangyanping_2008@126.com

通讯作者: 刘国杰, 教授, 主要从事设施园艺和光合作用机理研究, E-mail: lgj@cau.edu.cn

果实品质欠佳,风味变淡等等。因此,提高设施栽培条件下果树的光合作用对改善果实品质有着重要的意义。

二烷基氨基乙醇羧酸酯(N,N-diethylaminoethyl hexanoate, DA-6),是一种新型的叔胺类植物生长调节剂,有促进植物生长,延缓衰老,提高产量和品质的作用^[1]。有研究表明它能促进水稻幼苗的生长^[2],延缓秋季草莓叶片的衰老^[3]。它还可以提高玉米^[4]和花生^[5]的产量。采前 15 mg/kg 的 DA-6 处理对冬枣果实的品质发育有一定促进作用^[6]。DA-6 可提高菠菜^[7]、草莓和大豆的净光合速率。20 mg/L DA-6 处理使草莓叶片净光合速率提高了 16.4%,同时还提高了叶绿素含量和叶绿体 Hill 反应、光合磷酸化活性和 Mg^{2+} -ATPase 和 Rubisco 活性。而浓度为 40 mg/L 时则起抑制的作用^[8]。DA-6 处理的大豆叶片 PS II 最大光化学效率(Fv/Fm)、PS II 有效电子产量(Φ PS II)和光化学淬灭(qP)提高,非光化学淬灭系数(qN)降低,适宜的浓度为 10 mg/L^[9]。DA-6 处理还可以提高花生的抗旱性^[10]和番茄的抗冷性。冷胁迫下,20~40 mg/L DA-6 处理的番茄植株自由水束缚水比值降幅较大,叶片中叶绿素含量、SOD、POD 和 APX 活性也明显增大,MDA 积累下降,可溶性糖和可溶性蛋白质含量提高,表现出一定的抗冷性^[11]。但是,DA-6 在不同光强下的作用效果未见报道。本试验主要研究 DA-6 对不同光强条件下草莓光合作用及抗氧化酶活性的影响,为解决设施栽培中由于光照不足带来的产量及品质下降问题提供依据,同时也为进一步研究 DA-6 的作用机理打下一定的基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料及处理

试验于 2009 年 6 月在中国农业大学上庄实验站进行,供试草莓品种为‘甜查理’,于 2008 年 10 月定植。第 2 年春天揭去保温覆盖物后常规管理,5 月 29 日选择生长一致的植株进行遮荫预处理,同时对植株幼叶进行标记。采用透光率分别为 50%和 70%的遮阳网进行人工遮荫,不遮为 100%光强。采用拱形遮荫,拱高 1 m。遮阳网底部与地面有 10 cm 距离,以利于通风透气,在进行测定的时候,晴天

中午遮荫网内部的温度和湿度无明显差异(数据未列出)。各处理晴天中午 12 点光强分别为 760~780、980~1 005 和 1 400~1 500 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,遮荫预处理 2 d 后,用浓度为 20 mg/L 的 DA-6 进行叶面喷施,以喷等量清水为对照。试验共 6 个处理,采用随机区组,每个小区 8 m^2 ,20 株草莓,重复 3 次。

1.2 测定项目及方法

光合速率的测定:DA-6 处理后每隔 6 d 于晴天上午 9:00—11:30 采用 Li-6400 型便携式光合仪测定标记叶片的净光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)、胞间 CO_2 浓度(Ci)和蒸腾速率(Tr)等。每个处理测定标记叶片的中心小叶,共测 9 个叶片。测定后进行取样并用液氮速冻,保存在 -40 $^{\circ}\text{C}$ 冰箱中,用于测定各种生理指标。

Rubisco 和 FDPase 活性采用分光光度法测定^[12-13],超氧阴离子 O_2^- 产生速率^[14-15],SOD 和 CAT^[16],APX^[17]按文献方法进行测定。

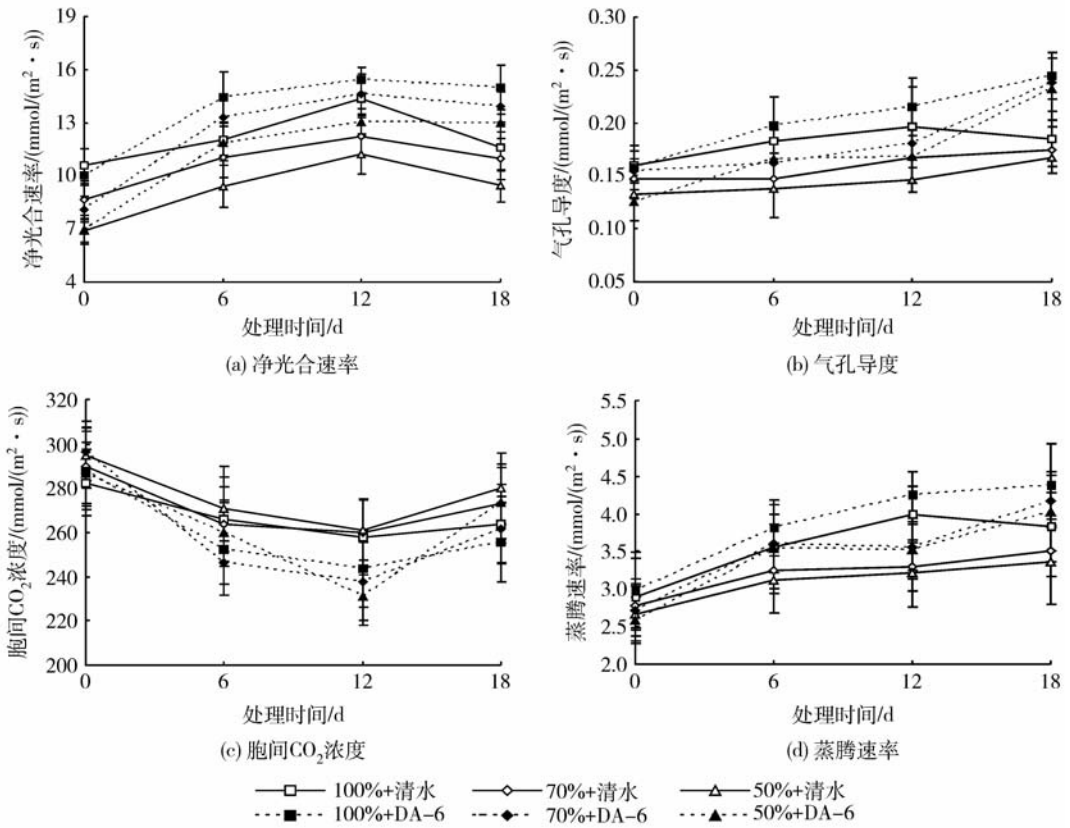
试验数据采用 SAS 软件进行统计分析并用 Origin 8.0 进行作图。

2 结果与分析

2.1 不同光强条件下 DA-6 处理对草莓叶片光合作用的影响

从图 1(a)中可知,遮荫使草莓叶片净光合速率下降。遮荫后第 12 天,未经 DA-6 处理的 50%和 70%相对光强下的草莓叶片净光合速率值比 100%光强下分别下降了 22.2%和 15.2%。不同光强下 DA-6 处理的草莓叶片的净光合速率均有所提高,且到处理后期仍维持在较高水平。处理第 18 天,随着光强的减弱,DA-6 处理的草莓叶片净光合速率分别高于对照组 30.1%、26.8%和 36.8%,且 70%光强下经过 DA-6 处理其净光合速率值高于 100%光强下未处理的值。

遮荫条件下,草莓叶片气孔导度(Gs)下降而胞间 CO_2 浓度(Ci)升高,表明导致净光合速率值下降的原因为非气孔限制。DA-6 处理可以在不同光强条件下使草莓叶片的 Gs 升高 Ci 降低,来维持叶片较高的光合活性,从而提高叶片的光合作用(图 1(b)和(c))。同时,各光强条件下 DA-6 处理的草莓叶片的蒸腾速率也有不同程度提高(图 1(d))。



100%、70%和50%分别代表100%、70%和50%自然光强,下图同。

图 1 不同光强条件下 DA-6 处理对草莓叶片光合作用的影响

Fig. 1 Effects of DA-6 on leaf photosynthetic of strawberry under different light intensity

2.2 不同光强条件下 DA-6 处理对草莓叶片光合关键酶的影响

Rubisco 是光合碳同化的关键酶,其活性直接影响植物的光合同化速率。FDPase 是植物体内的调节酶,对光合环的运转和光合产物转化及输出起

重要的调控作用,其活性的强弱直接影响到碳水化合物的累积和光合环的效率^[18-19]。图 2(a)中示,随着光强的减弱,草莓叶片 Rubisco 活性明显降低。处理后第 6 天,50%和 70%相对光强条件下的 Rubisco 活性比正常光强下分别下降了 23.0%和

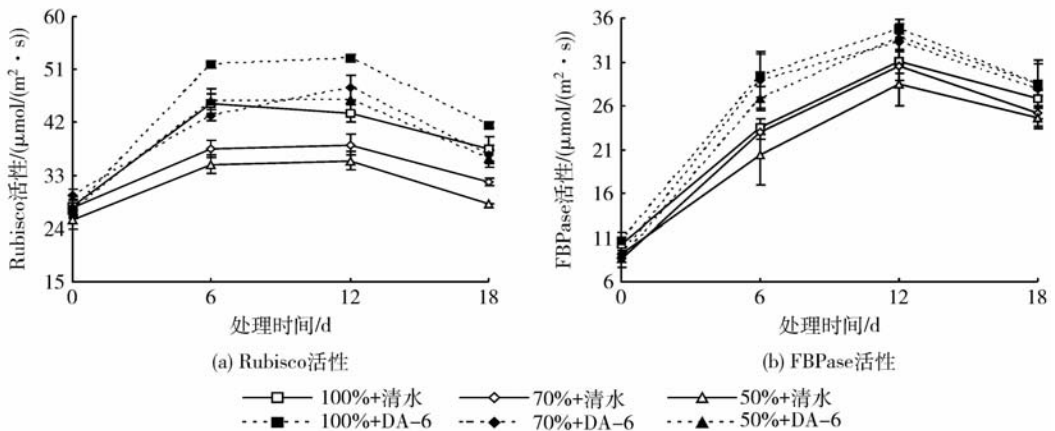


图 2 不同光照条件下 DA-6 处理对草莓叶片光合关键酶活性的影响

Fig. 2 Effects of DA-6 on photosynthetic enzymes of strawberry under different light intensity

17.1%。清水对照中,遮荫条件下 FDPase 活性有所下降,50%自然光时下降较为明显(图 2(b))。DA-6 处理后各光强下叶片的 Rubisco 和 FDPase 活性均显著提高,且有随着光强减弱提高幅度增加的趋势。100%、70%和 50%光强条件下,DA-6 处理对 Rubisco 活性最高提高 20.8%、25.4%(处理后 12 d)和 30.8%(处理后 6 d)。处理后第 18 天,50%光强下增幅仍为 27.4%。而 FDPase 活性增幅在处理第 6 天达最高值,100%、70%和 50%光强

条件下分别为 25.0%、25.6%和 31.6%。

2.3 不同光照条件下 DA-6 处理对草莓叶片抗氧化系统的影响

植物在衰老和受到逆境胁迫时都会大量产生活性氧,而活性氧的积累会导致膜脂过氧化,从而影响细胞的正常功能。从图 3(a)中可知,处理前期,50%自然光条件下清水对照的 O_2^- 产生速率高于其他 2 个光强,表明叶片受到了一定的弱光胁迫。处理 12 d 后,100%和 70%光强下清水对照的 O_2^- 产

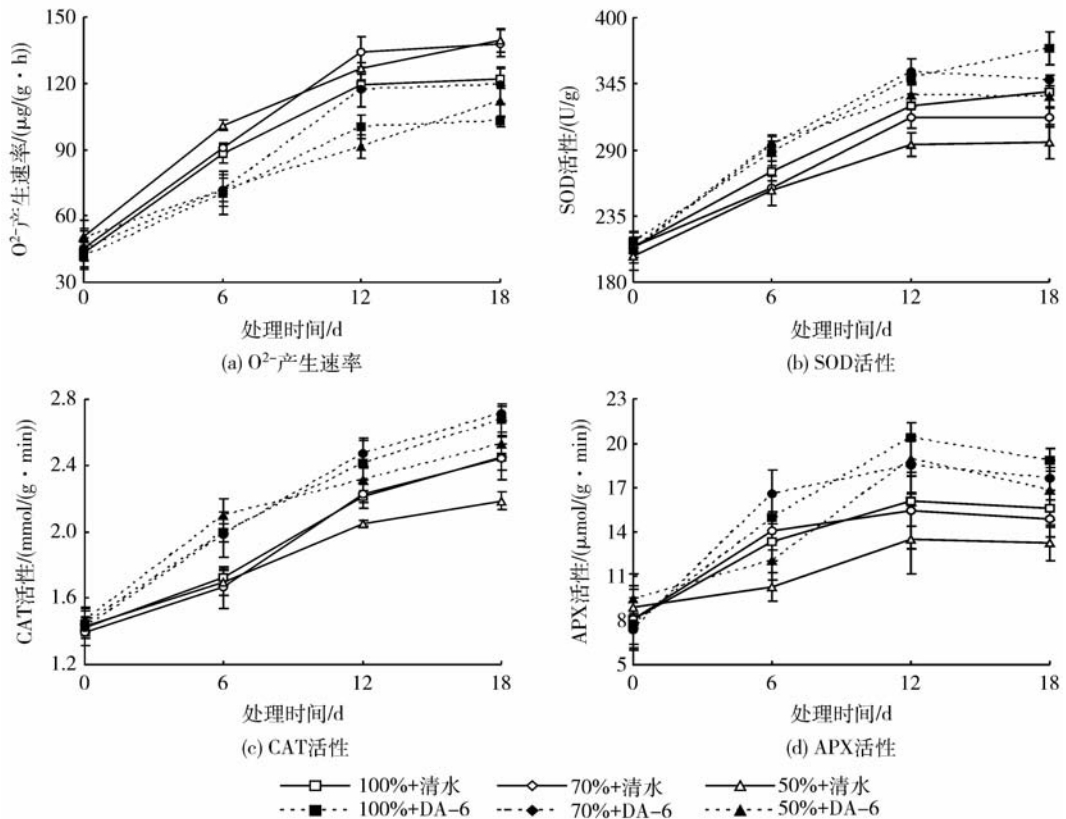


图 3 不同光强下 DA-6 处理对草莓叶片抗氧化系统的影响

Fig. 3 Effects of DA-6 on antioxidant system of strawberry under different light intensity

生速率达到一个稳定水平,而 50%光强下仍有升高的趋势。DA-6 使各光强条件下的 O_2^- 产生速率显著降低,处理后第 6 天 100%、70%和 50%光强条件下, O_2^- 产生速率分别下降 20.3%、21.0%和 29.6%。

SOD、CAT 和 APX 是植物体内活性氧清除系统的重要保护酶。其中 SOD 的主要功能是清除并产 O_2^- 生 H_2O_2 ,生成的 H_2O_2 再被 CAT 和 APX 酶促分解。从图 3(b)中可知,清水对照组中,随着光强的减弱 SOD 活性明显下降,尤其是 50%光强下

后期活性显著低于其他 2 个光强。DA-6 处理后第 6 天,100%、70%和 50%光强条件下,SOD 活性分别比对照提高了 5.5%、13.4%和 15.4%。在整个处理期间,各处理的 CAT 活性变化趋势相似,均呈上升趋势(图 3(c))。且在 3 个光强下 DA-6 对 CAT 活性的增幅均在处理第 6 天达到最高值,其值随光强减弱分别为 15.6%、19.3%和 23.6%。与 SOD 和 CAT 活性变化不同,50%光强下清水对照的 APX 活性一直显著低于其他 2 个光强,说明弱光对 APX 活性的影响较大。而 DA-6 处理使 50%光

强下叶片的 APX 活性显著提高, 在处理第 12 天最高提高 40.7%, 而 70% 和 100% 光强下只有 20.1% 和 25.2% (图 3(d))。

从上述分析可知, DA-6 处理可显著提高各光强下 SOD、CAT 和 APX 活性, 说明 DA-6 在不同光强条件下对草莓叶片内超氧阴离子自由基(O_2^-)及 H_2O_2 的清除发挥一定的作用。

3 结论与讨论

本研究结果表明: DA-6 处理可提高不同光强下草莓叶片的净光合速率、光合关键酶 Rubisco 及 FBPase 的活性, 使遮荫条件下草莓叶片光合作用显著提高。同时它还提高了遮荫条件下叶片抗氧化酶 SOD、APX 和 CAT 的活性, 降低 O_2^- 产生速率, 防止 O_2^- 积累对细胞结构与功能的破坏, 有利于光合作用等生理过程正常进行。而且 DA-6 对净光合速率、光合关键酶活性及抗氧化酶活性的作用有随着光强减弱而增加的趋势。

植物光合作用下降既有气孔限制因素也有非气孔限制因素。Farquha 等^[21]认为, 当 G_s 与 C_i 同时下降时, P_n 下降主要是由气孔限制因素引起的; 如果 P_n 的降低伴随着 C_i 的升高, 则光合作用的主要限制因素是非气孔因素。本试验结果表明, 与正常光强条件(100% 光强)相比, 遮荫条件下(70% 和 50% 光强)草莓叶片的 P_n 和 G_s 降, 而 C_i 升高, 说明遮荫条件下 P_n 下降的主要限制因素为非气孔因素(图 1), 可能是遮荫下碳同化过程的关键酶活性或含量下降和光化学反应下降引起的。而本试验中 70% 和 50% 光强条件下草莓叶片的 Rubisco 活性均明显低于 100% 光强, P_n 也明显降低, 进一步证明了, 遮荫条件下净光合速率下降的主要原因可能是 Rubisco 活性的下降。而光化学反应对净光合速率影响等方面的研究还有待进一步加深。

植物在正常生理条件下, 体内活性氧产生和清除处于动态平衡。这种平衡主要由植物体抗氧化酶系统(SOD、POD 和 CAT 等)和抗氧化物质(AsA 和 GSH 等)调控。逆境胁迫使植物活性氧代谢平衡遭到破坏, 导致活性氧大量积累, 引起膜质过氧化, 膜透性增大, 膜结构完整性遭到破坏^[22-23]。本试验中, 遮荫使叶片 SOD、APX 和 CAT 活性下降, 50% 光强下活性下降较为明显。而 50% 光强下 O_2^- 产生速率高于其他 2 个光强, 可能是一方面 50% 的相对弱光降低了碳同化酶类的活性, 如 Rubisco, 使

PSI 受体一侧的还原力积累, 氧被还原成 O_2^- 的可能性增加; 另一方面弱光条件使活性氧清除系统的酶类活性下降, 打破活性氧产生与清除的动态平衡而导致超氧阴离子产生速率增加。而 DA-6 处理提高了不同光强下 SOD、CAT 和 APX 等保护酶活性, 尤其是在 50% 光强下, 降低了 O_2^- 产生速率, 防止活性氧对细胞膜系统和叶绿结构的破坏, 缓解弱光对光合作用的不利影响。

DA-6 属于细胞分裂素类生长调节剂^[24]。梁广坚等^[25]研究表明, DA-6 在光通量较小时, 对光合速率的增幅反而较大, 高达 25% ~ 232%。Alex Boonman 等^[26]用 6-BA 分别处理正常光强及弱光下的烟草叶片, 结果表明 6-BA 对弱光条件下叶片的净光合速率的增幅大于正常光强。在试验中, DA-6 处理在 50% 自然光强下对 Rubisco 和净光合速率的提高作用大于正常光照条件, 和前人的研究结果一致。Alex Boonman 等^[26]的研究中, 在较弱的光强条件下, 叶片气孔导度下降, 蒸腾速率降低, 根部输送的细胞分裂素减少, 叶片内细胞分裂素含量低于正常光强。作为细胞分裂素的植物生长调节剂, DA-6 可能一部分行使了内源细胞分裂素的功能, 也可能会促进植株根部细胞分裂素的合成, 提高蒸腾速率使细胞分裂素往叶片输送, 从而改善叶片的生理功能。但本试验中还没有涉及叶片内源激素的变化, 需要往后进一步研究。

参 考 文 献

- [1] 段留生, 田晓莉. 作物化学控制原理与技术[M]. 北京: 中国农业出版社, 2005
- [2] 张子龙, 梁颖. DA-6 对水稻种子萌发和幼苗生长的影响[J]. 西南农业大学学报, 2001, 23(3): 219-221
- [3] 苗鹏飞, 刘国杰, 李绍华, 等. DA-6 对秋季草莓叶片光合速率和植株生长的影响[J]. 应用生态学报, 2007, 18(12): 2722-2726
- [4] 李占录, 翟世宏, 李爱军, 等. 玉米抽雄期叶面喷洒 DA-6 增产效果的研究[J]. 玉米科学, 2006, 14(增刊): 84-85
- [5] 张明才, 何钟佩, 田晓莉, 等. 植物生长调节剂 DTA-6 对花生产量、品质及其根系生理调控研究[J]. 农药学学报, 2003, 5(4): 47-52
- [6] 谭晓红, 王贵禧, 陈金印, 等. 采前 DA-6 和 DCPTA 处理对冬枣果实品质发育的影响[J]. 林业科学研究, 2007, 20(4): 485-489
- [7] 梁广坚, 李芸瑛, 邵玲, 等. DA-6 和 BR+GA3 对菠菜生长和光合速率的影响[J]. 园艺学报, 1998, 25(4): 356-360
- [8] 单守明, 刘国杰, 李绍华, 等. DA-6 对草莓叶绿体光化学反应

- 和 Rubisco 活性的影响[J]. 中国农业大学学报, 2008, 13(2): 7-10
- [9] 顾万荣, 李召虎, 翟志席, 等. DCPTA 和 DTA-6 对大豆叶片光合及叶绿素荧光特性的调控[J]. 大豆科学, 2008, 27(5): 777-782
- [10] 于俊红, 彭智平, 黄继川, 等. DA-6 对花生花期干旱胁迫下的生理效应[J]. 热带作物学报, 2008, 29(4): 465-467
- [11] 邵玲, 梁广坚, 蔡惠丽, 等. 喷施己酸二乙氨基乙醇醋对几种与番茄幼苗抗冷性相关生理指标的影响[J]. 植物生理学通讯, 2007, 43(6): 1105-1108
- [12] Du Y C, Kawamitsu Y, Nose A, et al. Effects of water stress on carbon exchange rate and activities of photosynthetic enzymes in leaves of sugarcane[J]. Australian Journal of Plant Physiology, 1996, 23(6): 719-726
- [13] Cheng lai-liang, Fuchigami L H. Rubisco activation state decreases with increasing nitrogen content in apple leaves[J]. Journal of Experimental Botany, 2000, 51(351): 1687-1694
- [14] 王爱国, 罗广华. 植物的超氧化物自由基与羟胺反应的定量关系[J]. 植物生理学通讯, 1990(6): 55-57
- [15] 李忠光, 龚明. 植物中超氧阴离子自由基测定方法的改进[J]. 云南植物研究, 2005, 27(2): 211-216
- [16] 邹琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000
- [17] Ma Feng-wang, Cheng Lai-liang. The sun-exposed peel of apple fruit has higher xanthophyll cycle-dependent thermal dissipation and antioxidants of the ascorbate-glutathione pathway than the shaded peel[J]. Plant Science, 2003, 165: 819-827
- [18] Kelly Grahame J, Latzko Erwin. Regulatory aspects of photosynthetic carbon metabolism[J]. Ann Rev Plant Physiol, 1976, 27: 185-191
- [19] 吴相钰, 李锡涇. 光合作用研究进展(II)[M]. 北京: 科学出版社, 1980
- [20] 单守明, 刘国杰, 李绍华, 等. DA-6 对温室桃树光合作用和叶绿体活性的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2008, 14(6): 1237-1241
- [21] Farquhar Graham D, Sharkey Thomas D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33: 317-345
- [22] Adams B Demming, Adams W W. Photoprotection and other responses of plants to high light stress[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1992, 43: 619-626
- [23] 徐向东, 孙艳, 孙波, 等. 高温胁迫下外源褪黑素对黄瓜幼苗活性氧代谢的影响[J]. 应用生态学报, 2010, 21(5): 1295-1300
- [24] 顾万荣, 李召虎, 张明才, 等. 叔胺类物质 DCPTA 和 DTA-6 的生理功能及在农业中的应用[J]. 安徽农业科学, 2008, 36(28): 12105-12107, 12111
- [25] 梁广坚, 李芸瑛, 邵玲. DA-6 和 BR+GA₃ 对菠菜生长和光合速率的影响[J]. 园艺学报, 1998, 25(4): 356-360
- [26] Boonman Alex, Prinsen Els, Gilmer Frank, et al. Cytokinin import rate as a signal for photosynthetic acclimation to canopy light gradients[J]. Plant Physiol, 2007, 143: 1841-1852

(责任编辑: 王燕华)