

庞椿朋, 叶 亮, 马 健, 等. 海藻糖对高温下番茄幼苗叶片光合作用的调控作用[J]. 江苏农业科学, 2017, 45(21): 143–146.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2017.21.039

海藻糖对高温下番茄幼苗叶片光合作用的调控作用

庞椿朋, 叶 亮, 马 健, 路 涛, 杨宗艺, 齐明芳

(沈阳农业大学园艺学院/环渤海湾地区设施蔬菜优质高效生产协同创新中心/
沈阳农业大学设施园艺省部共建教育部重点实验室, 辽宁沈阳 110866)

摘要:高温逆境是影响设施番茄产量与质量的重要因素, 以番茄 (*Lycopersicon esculentum* Mill. ‘Ailsa Craig’) 6 叶幼苗为试验材料, 于 40 ℃ 高温处理下, 在番茄叶片上喷施 0.5% ($T_{0.5}$)、1.0% ($T_{1.0}$)、1.5% ($T_{1.5}$) 3 种浓度的海藻糖溶液, 以喷施清水作为对照 (CK), 9 d 后测定海藻糖对高温下番茄叶片光合作用的调控作用。结果表明, $T_{1.0}$ 海藻糖处理显著提高了高温逆境胁迫中叶片的叶绿素 a 含量 ($P < 0.05$), 极显著提高了总叶绿素含量 ($P < 0.01$); 显著提高了叶片的净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (T_r) ($P < 0.05$), 极显著提高了胞间 CO_2 浓度 ($P < 0.01$); 显著或极显著提高了 PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m) 及量子产量 [$Y(I)$]、光合电子传递速率 [ETR (II)], 显著或极显著降低了 PS II 调节性能量耗散的量子产量 [$Y(NPQ)$]、非调节性能量耗散的量子产量 [$Y(NO)$]、非光化学淬灭 (q_N); 极显著降低了由于供体侧限制引起的 PS I 处非光化学能量耗散的量子产量 [$Y(ND)$] ($P < 0.01$), 极显著升高了由受体侧限制引起的 PS I 处非光化学能量耗散的量子产量 [$Y(NA)$]; 极显著降低了叶片丙二醛 (MDA) 含量 ($P < 0.01$)。以上结果表明, 海藻糖对高温逆境下番茄叶片的光合作用具有重要的促进作用, 且 1.0% 海藻糖是较适宜的海藻糖处理浓度。

关键词:海藻糖; 番茄; 光合作用; 高温胁迫; 光合作用; 调控作用

中图分类号: S641.201 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2017)21-0143-04

番茄 (*Lycopersicon esculentum* Mill.) 是世界上栽培最为普遍的蔬菜作物之一。联合国粮农组织公布的数据显示, 2012 年全球番茄产量达 1.6 亿 t, 产值 591 亿美元, 产量与产值均居园艺作物的第 1 位, 其中, 我国番茄产量达 0.5 亿 t, 产值 184.78 亿美元, 我国为番茄生产第一大国。我国番茄栽培主要以设施栽培为主, 在夏秋季节中午前后常常受到高温逆境的胁迫而导致叶片光合物质生产受到抑制, 进而影响番茄产量与品质^[1]。因此, 研究高温对番茄叶片光合作用的影响及调控机制, 具有重要的理论与实践意义。

大量的研究表明, 植物的光合作用是对高温响应最敏感的生理过程, 其中光系统 II (PS II) 活性降低、光合碳同化过程中酶的失活以及类囊体膜完整性损伤是引起叶片光合降低的主要原因^[2-4]。糖类物质作为植物光合作用的产物, 参与了碳素积累及能量供应等基础的生理与生化过程, 同时, 也作为一种重要的信号分子, 对植物的生长发育及逆境抗性起到了重要的调控作用。海藻糖是一种广泛存在于生物体中的非还原性二糖, 直接参与了植物的代谢, 也参与了一些信号调节过程^[5-6]。研究表明, 海藻糖具有提高植物的抗盐性^[7-9]、抗旱性^[10-12]、抗寒性^[13-14]等作用。而关于海藻糖对植物高温下光合作用的调控作用研究较少, 尤其是海藻糖对 2 个光系统调控作用的研究尚未见报道。本试验以番茄

(*Lycopersicon esculentum* Mill. ‘Ailsa Craig’) 6 叶幼苗为试验材料, 于 40 ℃ 高温处理下, 在番茄叶片上喷施不同浓度的海藻糖溶液, 探讨海藻糖对高温下番茄叶片光合作用及 2 个光系统活性的调控作用。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验于 2015 年 7 月在沈阳农业大学园艺学院蔬菜基地的日光温室内进行。供试番茄品种为 Ailsa Craig, 穴盘育苗, 当幼苗长至 6 张真叶时, 移入日光型人工气候室中, 进行 2 d 缓苗处理 (昼、夜温度分别为 25、15 ℃), 选取长势一致且健壮的幼苗进行高温处理。

高温处理的温度设置: 06:00—09:00 为 35 ℃, 09:00—15:00 为 40 ℃, 15:00—18:00 为 35 ℃, 18:00 至次日 06:00 为 15 ℃, 相对湿度为 65%。在高温处理的前 1 d 傍晚进行海藻糖喷施处理, 处理浓度分别为 0 (CK)、0.5% ($T_{0.5}$)、1.0% ($T_{1.0}$)、1.5% ($T_{1.5}$)。每个处理 3 次重复, 在处理的第 9 天测量番茄植株叶片中叶绿素含量、光合参数及丙二醛 (MDA) 含量。

1.2 分析测定方法

1.2.1 叶绿素含量测定 根据陈建勋等的丙酮法^[15]测定番茄叶片中叶绿素的含量。

1.2.2 叶片光合参数测定 选取处理过的功能叶片, 暗适应 20 min, 将荧光分析仪 (Dual-PAM 100, 购自德国 WALZ 公司) 与便携式光合作用分析仪 (GFS-3000, 购自德国 WALZ 公司) 联用, 同步分析叶绿素荧光、光系统 I (PS I) 活性及叶片光合气体交换参数。叶室温度根据待测幼苗分别设置为 25、40 ℃, 空气流量为 400 $\mu\text{mol/s}$, 光合有效辐射值 (PAR) 为

收稿日期: 2016-10-26

基金项目: 国家重点研发计划 (编号: 2016YFD0201004)。

作者简介: 庞椿朋 (1993—), 男, 黑龙江佳木斯人, 主要从事设施园艺与蔬菜生理等方面的研究。E-mail: 925605624@qq.com。

通信作者: 齐明芳, 博士, 教授, 主要从事设施园艺与蔬菜生理等方面的研究。E-mail: qimingfang@126.com。

435 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,测定叶片面积为 1.3 cm^2 。

待测定的光合气体交换参数主要有净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、以及胞间 CO_2 浓度(C_i)。

PS II 的荧光参数主要包括初始荧光(F_0)、量子产量 [$Y(\text{II})$]、光合电子传递速率[ETR(II)]、非调节性能量耗散的量子产量 [$Y(\text{NO})$]、调节性能量耗散的量子产量 [$Y(\text{NPQ})$]、非光化学淬灭(q_N)及光化学淬灭(q_P)等,并根据如下公式计算 PS II 最大荧光效率: $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ 。

PS I 的光系统活性参数包括 PS I 量子产量 [$Y(\text{I})$]、光合电子传递的相对速率[ETR(I)]、由于供体侧限制引起的 PS I 处非光化学能量耗散的量子产量 [$Y(\text{ND})$]以及由于受体侧限制引起的 PS I 处非光化学能量耗散的量子产量 [$Y(\text{NA})$]。

1.2.3 MDA 含量的测定 根据陈建勋等的方法^[15]测定番茄叶片中 MDA 的含量。

1.3 统计分析

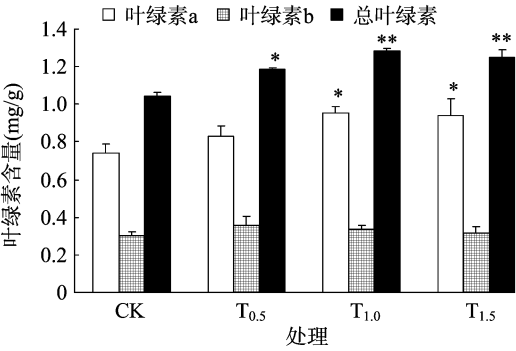
采用 Excel 2007 整理数据,并用 DPS 软件中 LSD 法对数据进行方差分析和差异性检验。

2 结果与分析

2.1 不同浓度海藻糖处理对高温下番茄叶片叶绿素含量的影响

由图 1 可知,不同浓度的海藻糖处理显著或极显著提高了高温处理下番茄叶片中总叶绿素的含量,尤其是 $T_{1.0}$ 、 $T_{1.5}$ 处理极显著地提高了总叶绿素的含量($P < 0.01$)。而从叶绿素 a 与叶绿素 b 含量来看,两者并不是同步提高,不同浓度海藻糖处理具有提高叶绿素 a 含量的趋势, $T_{1.0}$ 、 $T_{1.5}$ 处理均显著提高了叶绿素 a 的含量($P < 0.05$),而 3 种浓度海藻糖处理

对叶绿素 b 含量的影响均没有达到显著水平; $T_{1.0}$ 、 $T_{1.5}$ 处理均明显地提高了叶绿素 a 与叶绿素 b 含量的比值。以上结果表明,不同浓度的海藻糖具有维持番茄叶片高温逆境下较高叶绿素含量的能力,且主要是提高了叶绿素 a 的含量, $T_{1.0}$ 、 $T_{1.5}$ 处理效果较好。



*、**分别表示在0.05、0.01水平上差异显著。下图同
图1 不同浓度海藻糖处理对高温逆境下番茄叶片叶绿素含量的影响

2.2 不同浓度海藻糖处理对高温下番茄叶片光合气体交换参数的影响

由图 2 可知,不同浓度的海藻糖处理均表现出对高温逆境下番茄叶片净光合速率的促进作用,其中 $T_{1.0}$ 处理的效果达到了显著水平($P < 0.05$)。同时, $T_{1.0}$ 处理也显著提高了叶片的蒸腾速率($P < 0.05$),而 $T_{0.5}$ 、 $T_{1.5}$ 处理与对照无显著差异。叶肉细胞间 CO_2 浓度与净光合速率呈相同趋势,且海藻糖处理显著或极显著提高了细胞间 CO_2 浓度。不同浓度的海藻糖处理对气孔导度无显著影响。以上结果表明,海藻糖具有提高番茄叶片高温逆境下光合气体交换速率的能力。

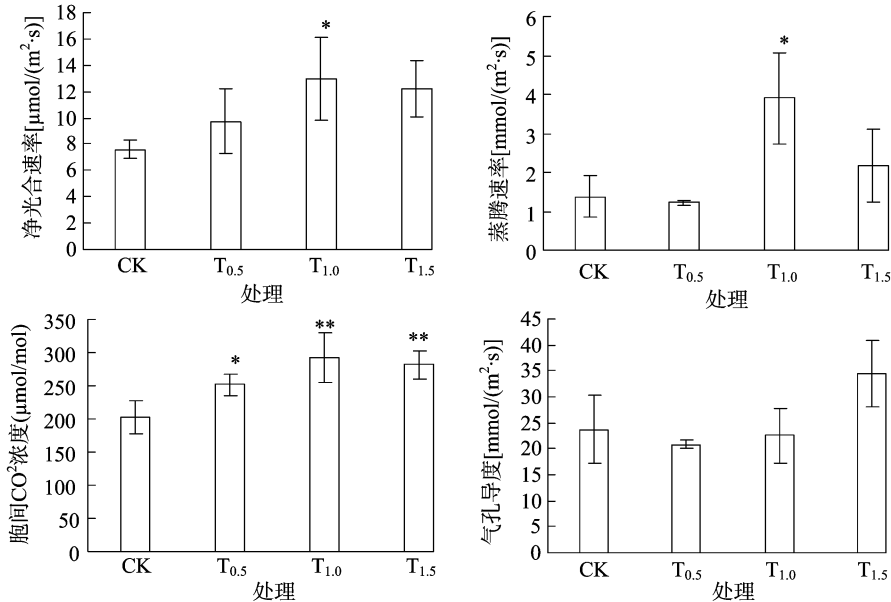


图2 不同浓度海藻糖处理对高温逆境下番茄叶片光合气体交换参数的影响

2.3 不同浓度海藻糖处理对高温下番茄叶片荧光参数的影响

2.3.1 不同浓度海藻糖处理对高温下番茄叶片 PS II 荧光参数的影响

PS II 荧光参数是目前表征植物受逆境胁迫程度

的重要指标之一。由图 3 可知,从 PS II 最大光化学效率 ($F_{\text{PS II}}$) 来看,高温处理下,CK 的 $F_{\text{PS II}}$ 值约为 0.76,明显低于正常叶片的 $F_{\text{PS II}}$ 值范围(0.80~0.84),而不同浓度的海藻糖处理不同程度地提高了 $F_{\text{PS II}}$ 值,其中 $T_{0.5}$ 、 $T_{1.0}$ 处理的 $F_{\text{PS II}}$ 值

显著高于 CK 的 F_{PSII} 值。说明海藻糖对高温逆境下叶片的光合机构具有一定的保护作用。

由图 4 可知,从 PS II 的各项荧光参数来看,不同浓度海藻糖处理提高了高温逆境下叶片 PS II 的量子产量 [$Y(II)$] 与电子传递速率 [$ETR(II)$],其中, $T_{1.5}$ 、 $T_{1.0}$ 处理达到极显著水平 ($P < 0.01$)。同时,不同浓度海藻糖处理均显著降低了调节性能量耗散的量子产量 [$Y(NPQ)$] ($P < 0.05$),极显著降低了非调节性能量耗散的量子产量 [$Y(NO)$] ($P < 0.01$),显著降低了非光化学淬灭 (q_N) ($P < 0.05$),一定程度上提高了光化学淬灭 (q_P)。以上结果表明,海藻糖处理增强了高温逆境下番茄叶片 PS II 的电子传递能力,保护了 PS II 的光系统活性,并促使更多的光合电子用于光合作用。

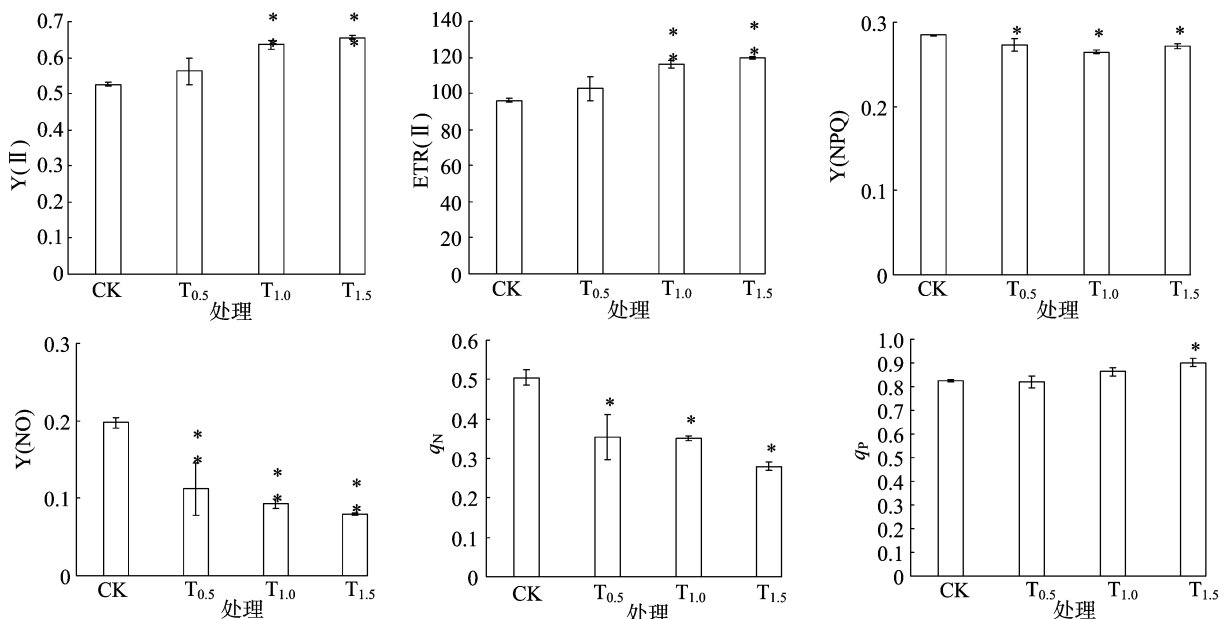


图4 不同浓度海藻糖处理对高温逆境下番茄叶片 PS II 荧光参数的影响

2.3.2 不同浓度海藻糖处理对高温下番茄叶片 PS I 荧光参数的影响 荧光分析仪 (Dual - PAM 100) 能够同时分析 PS II 与 PS I 的荧光参数,与 PS II 荧光参数类似,PS I 的参数主要有 PS I 的光化学效率 [$Y(I)$] 与电子传递速率 [$ETR(I)$],以及由供体侧限制引起的 PS I 处非光化学能量耗散的量子产量 [$Y(ND)$] 与由受体侧限制引起的 PS I 处非光化学能量耗散的量子产量 [$Y(NA)$]。由图 5 可知,高温逆境下,不同浓度海藻糖处理对 $Y(I)$ 、 $ETR(I)$ 无显著影响,但显著或极显著降低了 $Y(ND)$,极显著提高了 $Y(NA)$ ($P < 0.01$)。以上结果表明,海藻糖对高温下 PS I 光系统活性也有一定影响。

2.4 不同浓度海藻糖处理对高温下番茄叶片 MDA 含量的影响

MDA 是常用的膜脂过氧化指标。由图 6 可知,不同浓度的海藻糖处理均极显著地降低了叶片中 MDA 的含量 ($P < 0.01$),说明海藻糖可以降低高温逆境下细胞膜脂过氧化作用,减轻膜脂过氧化对细胞的伤害。

3 讨论与结论

海藻糖在植物生长发育及逆境响应中起着重要作用,但

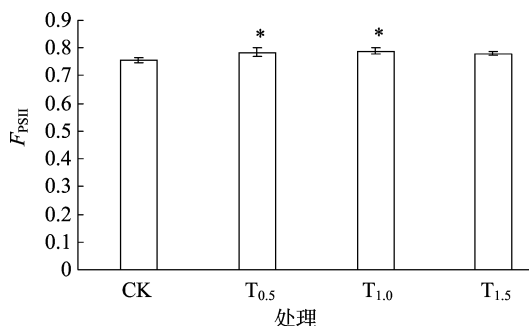


图3 不同浓度海藻糖处理对高温逆境下番茄叶片 F_{PSII} 的影响

对于其详细的作用机制及相应的信号传导过程仍不清楚^[16],大量研究表明,海藻糖由于其自身的特性,对植物的组织结构起到重要保护作用,同时其合成前体物质在信号传导中起重要作用。Fernandez 等认为海藻糖在植物逆境的功能主要有以下几个方面:保护根的完整性、降低钠的积累、降低叶绿素降解、抑制生长、诱导逆境相关基因与蛋白表达等^[17]。本研究通过在番茄叶面喷施海藻糖,研究了其在番茄抗高温逆境中的作用,结果表明,海藻糖显著或极显著提高了高温逆境下叶绿素的含量,维持了 PS II 较高的光系统活性,这可能与海藻糖的保护功能有关。另外,海藻糖极显著降低了叶片中 MDA 的含量 ($P < 0.01$),进一步说明其在保护细胞膜功能方面具有重要作用。这些结果与王迪等通过外源海藻糖提高小麦抗高温的结果^[18]基本一致。

植物叶片的光合作用是对逆境响应最敏感的生理过程,番茄叶片在 40 °C 高温逆境下,PS II 与 PS I 2 个光系统的活性显著降低,光合气体交换过程也受到抑制^[19-20]。本试验结果表明,叶片表面喷施不同浓度的海藻糖溶液,不同程度地提高了 PS II 光系统的活性,而对 PS I 光系统活性的影响不大。同时,海藻糖在提高 PS II 电子传递的同时,并没有提高调节性能量耗散的量子产量,但非调节性能量耗散的量子产量降

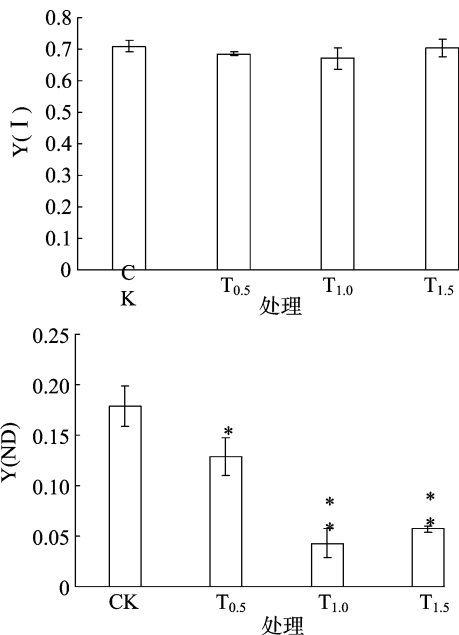


图5 不同浓度海藻糖处理对高温逆境下番茄叶片 PS I 荧光参数的影响

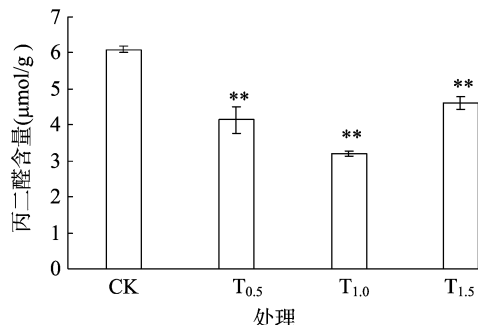
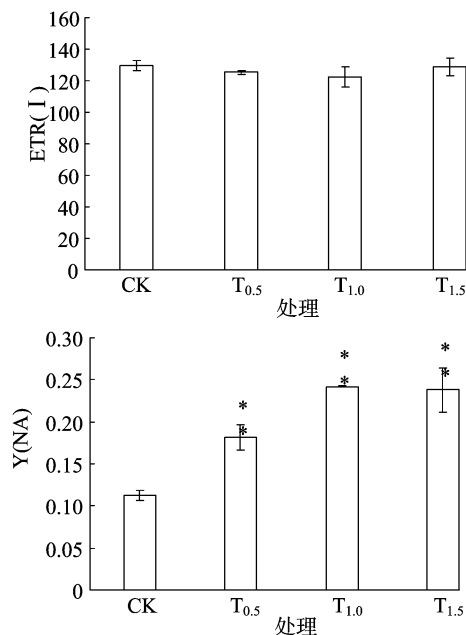


图6 不同浓度海藻糖处理对高温逆境下番茄叶片 MDA 含量的影响

低较明显。说明海藻糖并不是通过提高热耗散来保护光合器官,可能是通过维护光合器官结构来提高光系统活性。

从海藻糖 3 个浓度处理的效果来看, T_{1.0}、T_{1.5} 的处理效果明显优于 T_{0.5} 处理,而 T_{1.0} 处理总体上又优于 T_{1.5} 处理,说明在一定范围内提高海藻糖浓度可以提高番茄叶片的高温抗性,但高浓度的海藻糖反而起到一定的抑制作用。这与 Fernandez 等的观点^[17]一致,不能仅将海藻糖看作是一种保护性糖,它也具有负面影响。对于其在逆境中的详细作用机制,还需要更加深入的研究。

参考文献:

- [1] 张洁,李天来,徐晶,等. 不同天数亚高温处理对日光温室番茄果实生长发育、产量及品质的影响[J]. 沈阳农业大学学报, 2007,38(4):488-491.
- [2] Wahid A, Gelani S, Ashraf M, et al. Heat tolerance in plants: an overview[J]. Environmental and Experimental Botany, 2007,61(3): 199-223.
- [3] 刘东焕,赵世伟,高荣孚,等. 植物光合作用对高温的响应[J]. 植物研究, 2002,22(2):205-212.
- [4] 宋金艳,刘东焕,赵世伟,等. 高温伤害光合机构原初位点的研究进展[J]. 生命科学, 2008,20(2):263-267.
- [5] 陈素丽,彭瑜,周华,等. 植物海藻糖代谢及海藻糖-6-磷

- 酸信号研究进展[J]. 植物生理学报, 2014,50(3):233-242.
- [6] Paul M J, Primavesi L F, Jhurrea D A. Trehalose metabolism and signaling[J]. Annual Review of Plant Biology, 2008,59(1):417-441.
- [7] 郭蓓,胡磊,何欣,等. 海藻糖-6-磷酸合成酶转基因烟草提高耐盐性的研究[J]. 植物学通报, 2008,25(1):41-49.
- [8] 徐婷,周传余,周超,等. 海藻糖对盐胁迫下薄皮甜瓜幼苗抗氧化系统的影响[J]. 北方园艺, 2014(19):28-30.
- [9] 马光恕,杨瑾,廉华,等. 盐胁迫下海藻糖对番茄渗透调节物及酶活性的影响[J]. 北方园艺, 2010(6):59-61.
- [10] 胡慧芳,马有会. 外源海藻糖提高黄瓜抗旱性研究初探[J]. 沈阳农业大学学报, 2008,39(1):83-85.
- [11] 刘扬,周海燕,赵昕,等. 几种荒漠植物干旱休眠机理的初步研究[J]. 中国沙漠, 2011,31(1):76-81.
- [12] 宋维民,周海燕,贾荣亮,等. 土壤逐渐干旱对 4 种荒漠植物光合作用和海藻糖含量的影响[J]. 中国沙漠, 2008,28(3):449-454.
- [13] 谢冬微,王晓楠,付连双,等. 外源海藻糖对冬小麦低温下胚芽长及幼苗抗寒性的影响[J]. 麦类作物学报, 2015,35(2):215-223.
- [14] 胡慧芳. 外源海藻糖对黄瓜幼苗抗冷性的影响[J]. 北方园艺, 2008(2):11-13.
- [15] 陈建勋,王晓峰. 植物生理学实验指导[M]. 广州:华南理工大学出版社, 2002:74.
- [16] Lunn J E, Delorge I, Figueroa C M, et al. Trehalose metabolism in plants[J]. Plant Journal, 2014,79(4):544-567.
- [17] Fernandez O, Béthencourt L, Quero A, et al. Trehalose and plant stress responses: friend or foe? [J]. Trends in Plant Science, 2010, 15(7):409-417.
- [18] 王迪,罗音,高亚敏,等. 外施海藻糖对高温胁迫下小麦幼苗膜脂过氧化的影响[J]. 麦类作物学报, 2016,36(7):925-932.
- [19] 齐红岩,王丹,齐明芳,等. 不同形态钙对高温逆境下番茄叶片光合作用的调控作用[J]. 应用生态学报, 2014,25(12):3540-3546.
- [20] 齐明芳,刘玉凤,周龙发,等. 钙对亚高温下番茄幼苗叶片光合作用的调控作用[J]. 中国农业科学, 2011,44(3):531-537.