

殷嘉伟,范晓懂,常志杰,等. 磷素亏缺和试验增温对番茄气孔特征、气体交换参数及果实产量的影响[J]. 江苏农业科学,2023,51(10):126-137.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2023.10.018

磷素亏缺和试验增温对番茄气孔特征、气体交换参数及果实产量的影响

殷嘉伟¹, 范晓懂², 常志杰³, 闫润杰³, 陈文娜¹, 郝立华³

(1. 河北工程大学园林与生态工程学院,河北邯郸 056038; 2. 西北农林科技大学水利与建筑工程学院,陕西杨凌 712100;

3. 河北工程大学水利水电学院,河北邯郸 056038)

摘要:为探究土壤磷亏缺条件下试验增温对番茄生长发育过程及其产量的影响机理,以中杂9号番茄幼苗为试材,利用可精准控制温度的大型人工气候室,探讨不同温度条件(昼/夜温度为25℃/16℃和30℃/21℃)和供磷水平(0.004、0.012、0.020、0.060、0.100、0.500 mmol/L)对番茄气孔特征、气体交换参数、植株生物量以及产量的影响。结果显示,增温使供磷水平为 $P_{0.02}$ 、 $P_{0.1}$ 和 $P_{0.5}$ 条件下叶片近轴面气孔密度分别增加92.6%、101.8%和39.4%,且导致供磷水平为 $P_{0.004}$ 条件下叶片近轴面气孔空间分布更加规则。另外,增温使供磷水平为 $P_{0.012}$ 、 $P_{0.02}$ 、 $P_{0.1}$ 和 $P_{0.5}$ 条件下番茄的净光合速率(P_n)显著增加97.4%、169.8%、273.7%和69.8%,同时还导致供磷水平为 $P_{0.012}$ 和 $P_{0.02}$ 的蒸腾速率(T_r)分别增加74.1%和164.8%,从而显著提高了 $P_{0.1}$ 供磷水平下番茄叶片的瞬时水分利用效率(WUEI)。上述研究结果表明,土壤磷素亏缺条件下,增温可以通过增加气孔密度和规则化气孔分布格局的方式优化番茄的气体交换效率,从而提高植株生物量、净光合速率及水分利用效率,在一定程度上缓解磷素亏缺对番茄生长过程造成的生理胁迫。研究结果将为深入理解气候变暖背景下番茄生理生态过程对土壤磷素亏缺的响应机理提供数据支撑和理论依据。

关键词:试验增温;磷素亏缺;气孔特征;气体交换;番茄产量

中图分类号:S641.201 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2023)10-0126-11

自19世纪西方工业革命以来,化石燃料的大规模使用和频繁的人类活动所释放的大量温室气体造成地表气温急剧上升,已经在全球范围内形成更为暖干化的气候,甚至到21世纪末,全球地表气温将可能升高近6℃^[1]。众所周知,全球变暖可以导致气候条件变得更加不稳定,从而进一步增加极端气候事件(如高温和热浪等)发生的频率^[2]。事实上,目前我国许多地区经常遭受高温事件影响,甚至在一些重要的粮食和蔬菜产区频繁出现高达40℃的极端高温天气^[3]。毋庸置疑,温度是植物生长发育的重要影响因素之一^[4],不同植物或同一

植物的不同生长阶段都存在不同的最适温度,故植物的生长发育和生理生化过程均受到环境温度的影响^[5]。例如,李苇等对玉米进行增温试验的研究发现,温度升高5℃,玉米叶绿素、碳水化合物及蛋白质含量明显增多,从而提高其株高、茎粗、穗粒数及质量^[6]。同时,全球环境变化下大气氮沉降的持续加剧,使土壤氮素亏缺得到一定程度的缓解,故土壤磷素亏缺对植物的限制变得更加重要^[7-8],这主要是由于土壤中可以供给植物吸收和利用的可溶性无机磷酸盐非常有限且不易获取^[9]。磷是植物生长发育必需的营养成分,参与植物细胞代谢中能量的保存和转移,在细胞代谢中起着至关重要的作用^[10-11]。此外,磷元素还是核酸、三磷酸腺苷、辅酶、核苷酸和磷脂等有机分子的重要构成部分^[12]。然而,尽管土壤含磷总量相对丰富,但土壤中只有不到20%的磷素可以被植物利用,尤其是酸性土壤中的可溶性无机磷酸盐很容易在表层土壤中流失,造成严重的环境污染^[13]。鉴于此,揭示增温和土壤磷素亏缺对植物的气孔特征、光合性能及产量产生协同效应的潜在机理,有助于深入理解全球变化背

收稿日期:2022-07-05

基金项目:国家自然科学基金面上项目(编号:32071608);中央引导地方科技发展资金项目(编号:226Z6401G);河北省自然科学基金(编号:E2021402031);河北省研究生创新资助项目(编号:CXZZSS2022023)。

作者简介:殷嘉伟(1996—),男,河北邯郸人,硕士研究生,研究方向为植物生理生态学相关研究。E-mail:yinjiawei909@163.com。

通信作者:郝立华,博士,讲师,研究方向为农业水土工程及全球变化生态学相关研究。E-mail:haolihua_000@sina.com。

景下陆地植被的生态过程对气候变暖和土壤磷素限制的响应机制,进而为制定应对未来气候变化下的农田管理策略提供科学依据。

番茄(*Solanum lycopersicum*)为原产自南美洲的一种喜温蔬菜,也是我国最广泛栽培的蔬菜之一^[14]。以往的研究表明,低磷供应会导致植株与叶面积均变小,茎部和叶片呈红紫色^[15]。作物长期缺磷则会造成根冠比增加、叶片变黄、开花与结果期延迟等现象^[16]。例如,杨春婷等的研究结果显示,低磷导致苦芥的叶面积、地上生物量和叶绿素含量显著减少,但根冠比却明显增加^[17]。同时,王应祥等的研究也表明,低磷胁迫下大豆的磷素利用效率主要由磷的吸收效率决定^[18]。然而,增温却可以有助于土壤磷有效性的增加,从而提高植物对磷素的吸收和利用效率^[19-22]。例如,贝昭贤等的研究发现,温度升高 5 ℃ 可以使土壤中的酸性磷酸酶活性提高约 1.5 倍,且土壤有效磷的含量增加 25%^[23]。尽管如此,以往大多数研究主要集中于增温、水分亏缺、CO₂ 浓度升高等单一或多因素环境因子对作物生理生化过程及其产量的影响机理^[7,16,24-26]。然而,关于温度升高和土壤磷素亏缺协同影响番茄生理生化过程及产量的研究仍鲜见报道,尤其是在多个供磷水平下番茄气孔特征、光合性能及水分利用效率响应温度变化的潜在机理至今并不清楚^[22]。

鉴于此,本研究利用大型人工气候箱控制不同生长温度和土壤磷素供应水平,以盆栽番茄幼苗为试验材料,探究不同供磷水平下实验增温对番茄气孔形态特征、气孔空间分布格局、光合性能、植株生物量以及果实产量造成影响的生理机制,为气候变暖背景下农田生态系统科学施肥管理与政策制定提供理论依据和数据支撑。

1 材料与方法

1.1 试验材料与设计

在河北工程大学农业水土资源综合管理与调控重点实验室,利用 8 台可精确调控温度的大型人工气候培养箱(长、宽、高分别为 1.80、0.69、1.83 m)对番茄幼苗进行盆栽试验。选用华北平原区普遍栽种的番茄品种中杂 9 号幼苗,种植在装有砂砾混合物的圆柱形 PVC 管内(底面积为 95.0 cm²,高为 60 cm),随机将 8 台人工气候箱分为对照组(4 台)和增温组(4 台),并将 2 组箱体内的温度分别设定为 25 ℃/16 ℃(昼/夜)和 30 ℃/21 ℃

(昼/夜)。同时,将 KH₂PO₄ 溶液利用去离子水稀释并将其配制成 6 种不同磷浓度的 Hoagland 营养液,以作为磷元素来源,分别为 0.004 mmol/L(P_{0.004})、0.012 mmol/L(P_{0.012})、0.020 mmol/L(P_{0.02})、0.060 mmol/L(P_{0.06})、0.100 mmol/L(P_{0.1})和 0.500 mmol/L(P_{0.5}),对番茄进行不同供磷水平处理,每周每盆浇灌 2 次营养液,每次用量为 200 mL。在本研究中,对照组与增温组的 4 个人工气候箱分别作为生物学重复($n=4$)。此外,人工气候室内光照度为 1 000 μmol/(m²·s)、光照周期为 12 h(07:00—19:00)、相对空气湿度为 60%~65%。在整个培养期,所有处理每天每盆均需浇水 100 mL,以确保盆栽番茄生长时土壤水分充足。本试验于 2020 年 5 月 21 日开始进行,6 月 6 日进行增温和不同程度的磷素亏缺处理(共 12 个),90 d 后对番茄各项相关生理指标进行测量。

1.2 测定指标及方法

1.2.1 印迹法气孔取样及测量 每株随机选取 3 张完全展开的成熟叶片,将无色透明的指甲油分别涂于叶片近轴面和远轴面的中间区域,待指甲油自然风干后,用镊子将指甲油从番茄叶片剥离,使其自然舒展,将采集的气孔印迹置于标有序号的载玻片上,用盖玻片进行封片。随后,在显微镜(DM2500,Leica Corp,Germany)下对气孔样本进行观察和拍照。在 10 倍镜下随机选择 5 处不同的显微视野进行拍照,用来计算番茄的气孔密度。同样,在 40 倍镜下随机选取 15 张气孔显微照片,利用 AutoCAD 2010 软件对番茄的气孔长度、气孔宽度、气孔周长、气孔面积以及气孔形状指数进行测量,并根据比例尺进行实际单位的换算^[27]。

1.2.2 分析气孔的空间分布格局 本研究将每个气孔视作叶片表面上的不同分布单点,该单点位于气孔开口的中间位置。利用地理信息系统软件 ArcGIS 10.0 将选取的显微相片进行数字化处理,从而得到各个气孔的空间坐标值。然后,采用 Ripley's K 方程对气孔的分布位置进行数字化,再对表征气孔分布状况的坐标点进行空间分布格局解析。该分布累加函数利用所有单点距离的二阶矩阵探究这些点在不同尺度上的二维分布格局,分析结果由最小邻域距离 Lhat(d)值来表达,即 $Lhat(d) = \sqrt{K(d)/\pi} - d$,式中: d 为空间尺度^[7,24]。

1.2.3 气体交换参数的测定 利用 LI-6400XT 便携式光合测定系统(LI-COR Inc., Lincoln, NE,

USA) 进行叶片气体交换参数的测量,包括净光合速率(P_n)、呼吸速率(R_d)、蒸腾速率(T_r)和气孔导度(G_s)。测量气体交换参数时,将 CO_2 浓度设为 $400 \mu\text{mol}/\text{mol}$,光照度为 $1\,000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。在番茄的气体交换参数测定过程中,LI-6400XT 测量叶室内的温度分别设置为其生长阶段相应的环境温度,即对照组和增温组的气体交换参数分别在 25°C 和 30°C 下测定。此外,利用 $\text{WUEI} = P_n/T_r$ 公式来计算番茄叶片的瞬时水分利用效率(WUEI)^[23]。

1.2.4 叶绿素含量的测定 本研究采用浸提法提取和测定叶片的叶绿素含量^[28]。在每株番茄上随机取 3 张成熟新叶的中间部位采集样本,随后立即放入装有二甲基亚砜(DMSO)的 10 mL 离心管中,进行 48 h 的避光处理。待叶片样品颜色变为白色后,将含有色素的 DMSO 浸提液混合均匀后,分别放入紫外分光光度计,将测定波长设置为 663、645 nm,得出其对应的光密度值(D 值),通过公式计算出叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素的含量,并计算叶绿素 a/叶绿素 b。

1.2.5 叶片及根部碳、氮和磷元素的测定 利用球磨机(MM2, Fa. Retsch, Haan, Germany)将地上组织与地下组织的干物质研磨成粉末并用压片机压片。利用激光元素分析仪(J200)对番茄的地上及地下组织的碳(C)、氮(N)、磷(P)含量进行测量。本研

究中均是在样品干质量的基础上来测量各组织中的元素含量,每处理重复 4 次($n=4$)。

1.2.6 植株生物量及果实产量的测定 利用剪刀将番茄植株的地上(茎部和叶片)与地下(根系)组织分开。随后,将植株组织放至烘箱(105°C)进行 2 h 的杀青处理,再将烘箱温度调低至 85°C ,继续烘干 48 h 直至恒质量。然后,分别在电子天平上称质量,得到番茄植株的地上和地下生物量。将地上与地下部分的植株组织干质量相加得到植株总生物量,而地上与地下组织干质量的比值即为根冠比。同样,利用电子天平将采摘后番茄果实进行称质量即得到果实鲜质量。

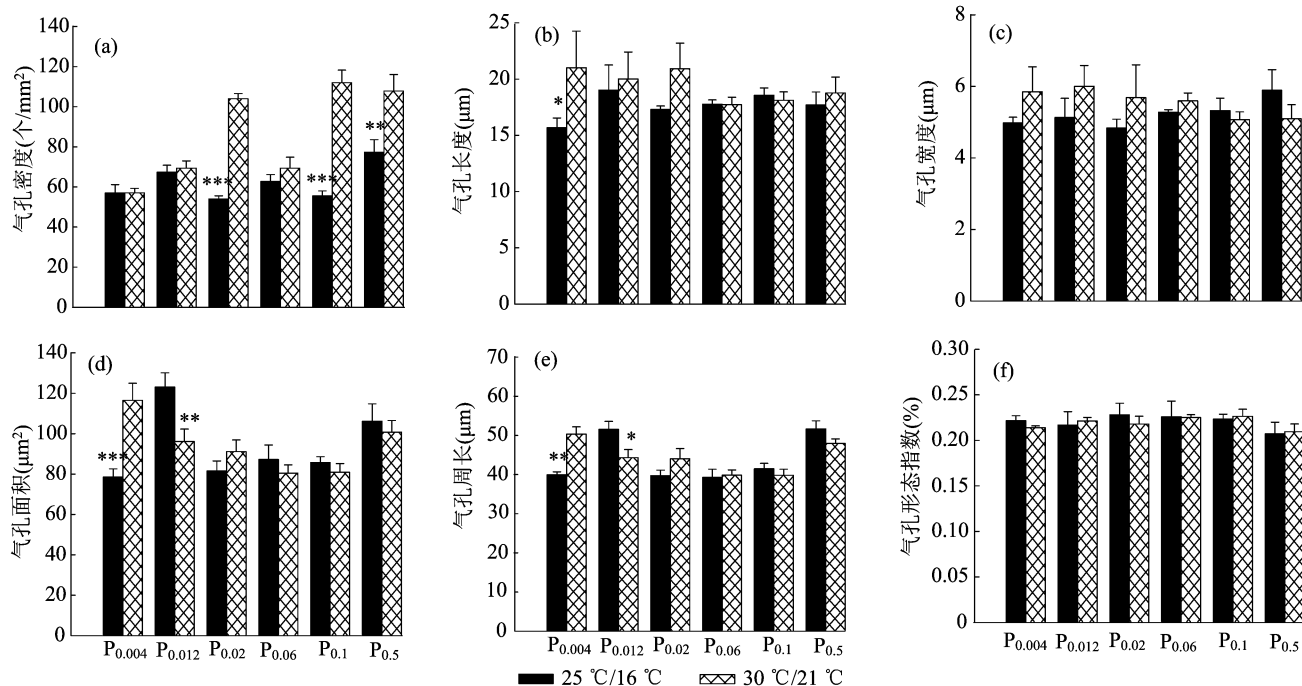
1.3 数据统计与分析

本研究利用单因素和多因素方差分析的方法,探讨不同温度和供磷水平对番茄的气孔特征及空间分布、气体交换参数、叶绿素含量、植株组织元素含量、生物量与产量的影响,再使用多重比较的方法(S-N-K 法)比较组内的显著性差异($P < 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 不同供磷水平下试验增温对番茄气孔形态特征及其空间分布格局的影响

由图 1、图 2 可知,在 $25^\circ\text{C}/16^\circ\text{C}$ 条件下,高磷水平($P_{0.5}$)下番茄近轴面和远轴面的气孔密度均明



*, **, *** 分别表示在 0.05、0.01、0.001 水平差异显著。图 2、图 5 至图 9 同

图1 低磷水平下增温对番茄叶片近轴面气孔形态特征的影响

显高于低磷水平($P_{0.004}$)。同时,增温($30\text{ }^{\circ}\text{C}/21\text{ }^{\circ}\text{C}$)明显提高番茄近轴面的气孔密度,且该增温效应在不同磷浓度间也存在较大差异。具体而言,增温使得磷浓度为 $P_{0.02}$ 、 $P_{0.1}$ 和 $P_{0.5}$ 时的气孔密度分别提高 92.6% ($P<0.001$,图 1)、101.8% ($P<0.001$) 和 39.4% ($P=0.004$),但未对供磷水平为 $P_{0.004}$ 、 $P_{0.012}$ 和 $P_{0.06}$ 下的气孔密度产生显著影响。另外,尽管增温导致 $P_{0.1}$ 供磷水平下番茄叶片远轴面气孔密度显著增加 37.5% ($P=0.007$),但却使供磷水平 $P_{0.004}$ 、 $P_{0.012}$ 、 $P_{0.02}$ 和 $P_{0.5}$ 处理的叶片远轴面气孔密度分别下降 16.2% ($P=0.032$)、22.8% ($P=0.006$)、32.2% ($P<0.001$) 和 26.5% ($P=0.001$;图 2),暗

示番茄叶片不同表面的气孔密度对增温和磷素亏缺的响应并不一致。另外,温度升高使得低磷浓度 ($P_{0.004}$) 下的番茄近轴面的气孔长度、气孔面积与气孔周长分别显著提升 33.9% ($P=0.045$)、48.2% ($P<0.001$) 和 25.9% ($P=0.001$),却导致 $P_{0.012}$ 的气孔面积与周长减少 21.9% ($P=0.007$) 与 14.0% ($P=0.012$)。此外,多因素方差分析结果(表 1)显示,不同供磷显著改变了番茄的气孔密度($P=0.001$)、气孔面积($P=0.001$) 与气孔周长($P=0.002$)。同时,温度 \times 供磷水平 \times 叶片表面对番茄的气孔密度和气孔面积均产生显著的交互效应($P<0.001$)。

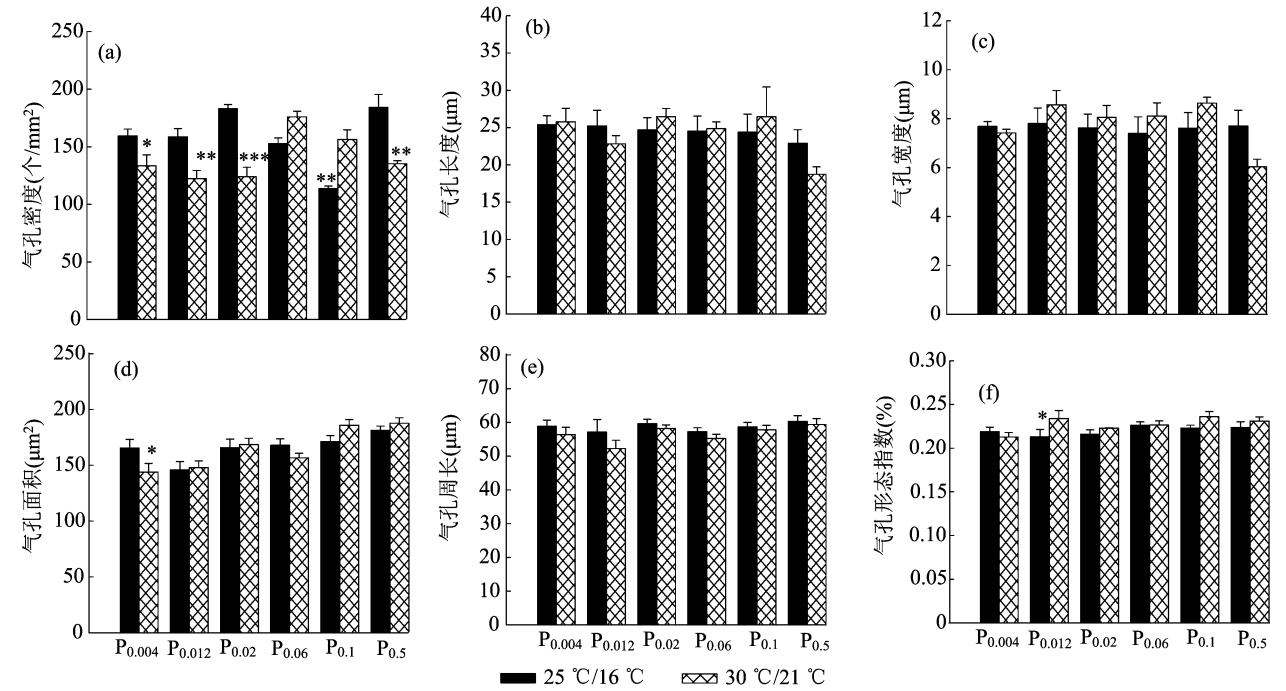


图2 低磷水平下增温对番茄叶片远轴面气孔形态特征的影响

表 1 增温和供磷水平对番茄不同叶面气孔形态特征的交互影响

参数	P 值					
	气孔密度	气孔长度	气孔宽度	气孔面积	气孔周长	气孔形状指数
温度(W)	0.334	0.347	0.311	0.914	0.283	0.427
供磷水平(P)	0.001	0.335	0.680	0.001	0.002	0.449
叶片表面(S)	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.261
W \times P	<0.001	0.476	0.151	0.151	0.200	0.640
P \times S	0.007	0.417	0.501	<0.001	0.002	0.487
W \times S	<0.001	0.174	=0.744	0.745	0.146	0.226
W \times P \times S	<0.001	0.621	0.670	<0.001	0.073	0.972

2.2 不同供磷水平下试验增温对番茄气孔空间分布格局的影响

本研究对番茄气孔进行空间分布格局分析的

结果表明,番茄叶片近轴面和远轴面的气孔分布格局均具有高度的空间尺度依赖性(图 3、图 4)。番茄叶片近轴面的气孔在 30~120 μm 范围内呈现规

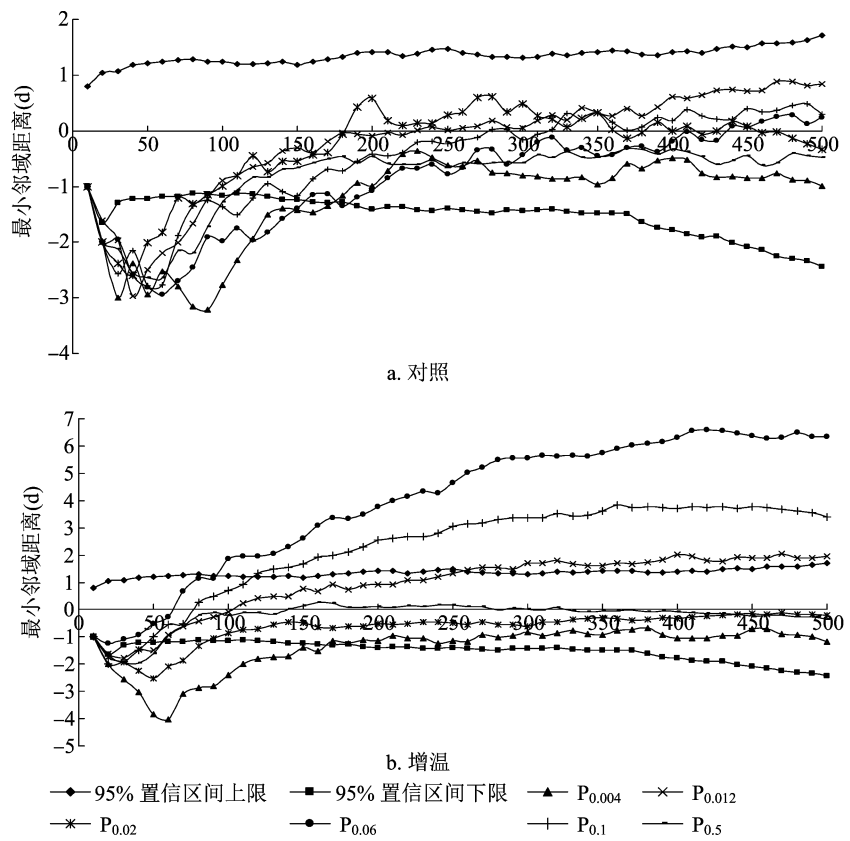


图3 低磷浓度下增温对番茄叶片近轴面气孔空间分布格局的影响

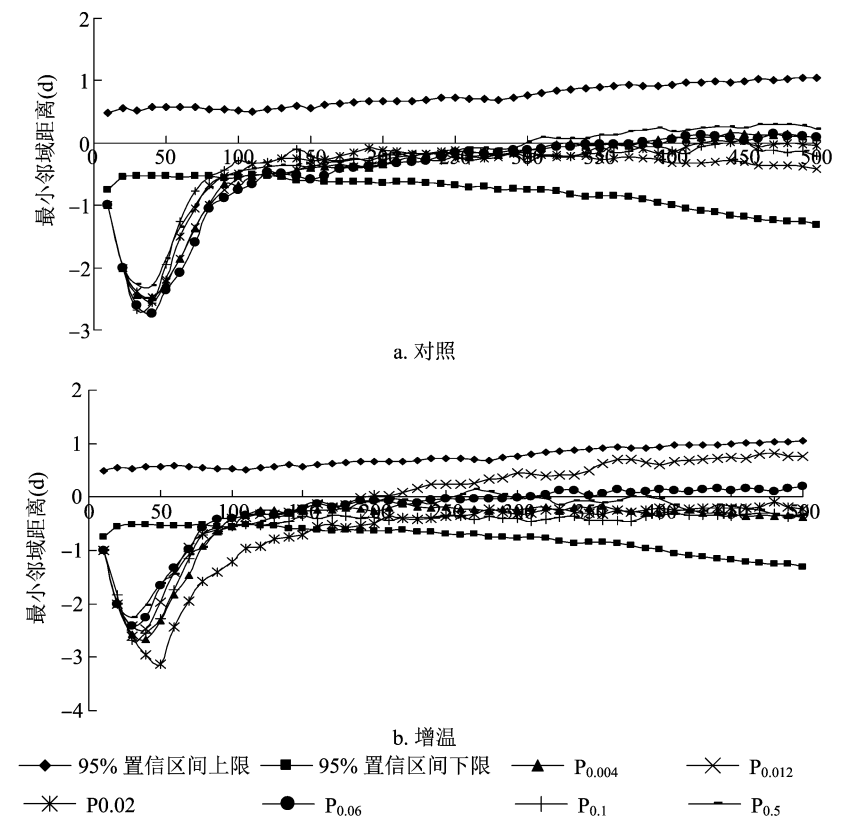


图4 低磷浓度下增温对番茄叶片远轴面气孔空间分布格局的影响

则分布(低于 95% 置信区间),当尺度增大至 150 μm 附近时,气孔转换为随机分布(在 95% 置信区间之中)。然而,增温和供磷水平为 $P_{0.012}$ 、 $P_{0.06}$ 和 $P_{0.1}$ 分别在 260、90、120 μm 空间尺度处开始呈现簇状分布(高于 95% 置信区间)。番茄叶片远轴面的气孔在 30 ~ 100 μm 内呈规则分布,当尺度增大至 150 μm 以上时转变为随机分布格局。不同温度和供磷水平条件下,番茄叶片气孔均在约为 55 μm 空间尺度下的最小邻域距离[Lhat(d)值]最小,表明在 55 μm 附近的空间尺度上气孔的分布规则程度最高。此外,在番茄叶片的近轴面,增温条件下供磷水平为 $P_{0.004}$ 时的 Lhat(d) 值约为 -4.13,该 Lhat(d) 值均低于其他的所有处理,暗示番茄叶片气孔在温度升高和供磷水平为 $P_{0.004}$ 时呈现出最规则的空间分布格局。

2.3 不同供磷水平下试验增温对番茄叶片气体交换参数的影响

本研究结果显示,番茄净光合速率(P_n)对不同

生长温度和供磷水平的响应也存在明显的不对称性(图 5)。在 25 $^{\circ}\text{C}$ /16 $^{\circ}\text{C}$ 温度条件下,低磷水平 $P_{0.012}$ 、 $P_{0.02}$ 和 $P_{0.1}$ 的 P_n 相对供磷水平 $P_{0.5}$ 分别降低 37.1%、49.0% 和 60.5%。然而,试验增温(30 $^{\circ}\text{C}$ /21 $^{\circ}\text{C}$)使得供磷水平为 $P_{0.012}$ 、 $P_{0.02}$ 、 $P_{0.1}$ 和 $P_{0.5}$ 处理下的番茄 P_n 分别提高 97.4%、1.7 倍、2.7 倍和 69.8%,且在磷浓度为 $P_{0.5}$ 时 P_n 达到最大值 17.0 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。同时,多因素方差分析的结果也证实生长温度与供磷浓度对 P_n 产生显著的交互作用($P=0.007$)。另外,试验增温还导致供磷水平 $P_{0.012}$ 和 $P_{0.02}$ 的蒸腾速率(T_r)显著提高 74.1% 和 164.8%。因此,增温使得供磷水平 $P_{0.004}$ 、 $P_{0.06}$ 、 $P_{0.1}$ 和 $P_{0.5}$ 处理下番茄叶片的水分利用效率(WUEI)分别提升 25.9%、26.3%、110.0% 和 31.2%,且 WUEI 在 $P_{0.5}$ 处理下达到最大值 3.91 mmol/mol。同时,本研究双因素方差分析的结果也表明,温度(Warming) \times 供磷(P supply)水平对番茄叶片 T_r ($P=0.015$) 和 G_s ($P=0.038$) 均产生显著的交互影响。

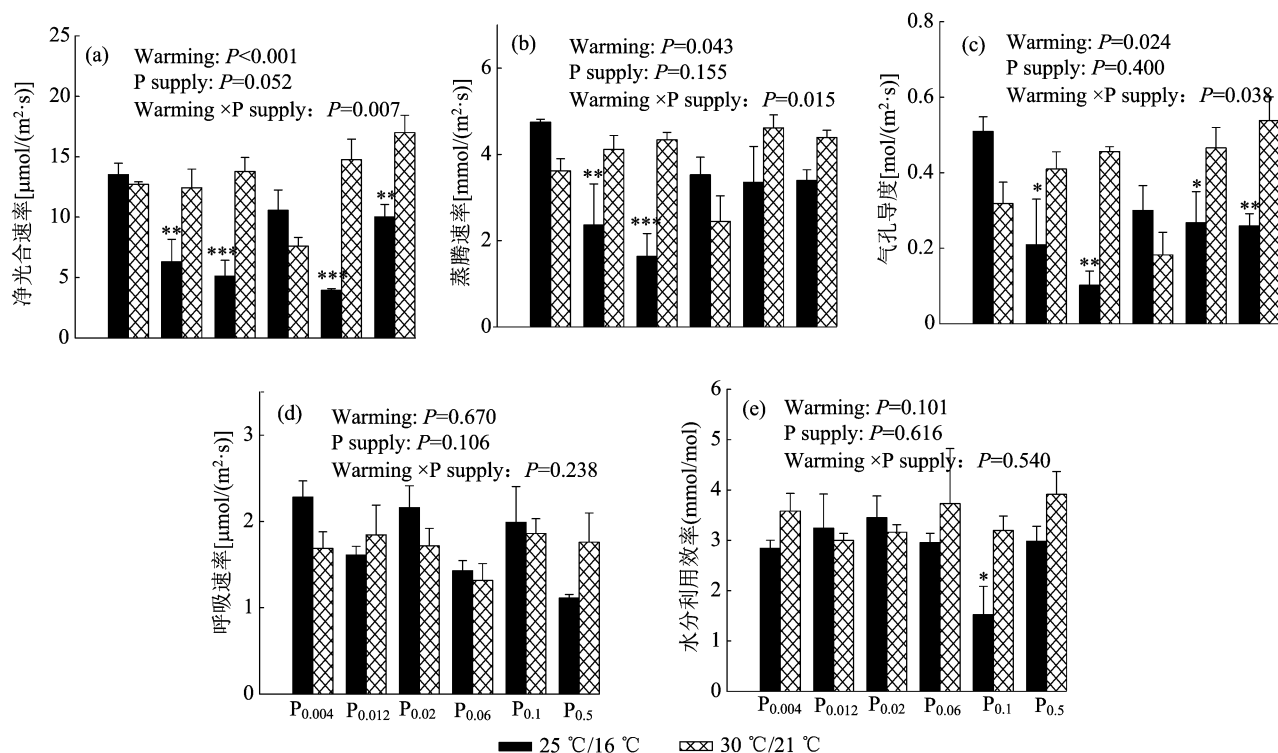


图5 低磷浓度下增温对番茄叶片气体交换参数的影响

2.4 不同供磷水平下增温对番茄叶绿素含量的影响

本研究结果(图 6)显示,试验增温可以提高低磷供应水平的叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量以及总叶绿素含量,尤其是在 $P_{0.012}$ 供磷水平处理下,增温

导致番茄的叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量和总叶绿素含量显著提高 45.6% ($P=0.002$)、35.3% ($P=0.022$) 和 43.6% ($P=0.003$)。另外,双因素方差分析结果表明,不同磷浓度和温度处理对番茄叶片的叶绿素 a 含量产生显著交互效应($P < 0.001$),而

对叶绿素 b 含量及总叶绿素含量的交互作用并不显著。此外,试验增温还导致供磷水平为 $P_{0.1}$ 和 $P_{0.5}$ 的

叶绿素 a/叶绿素 b 分别显著升高 14.8% ($P = 0.009$) 和 13.5% ($P = 0.012$)。

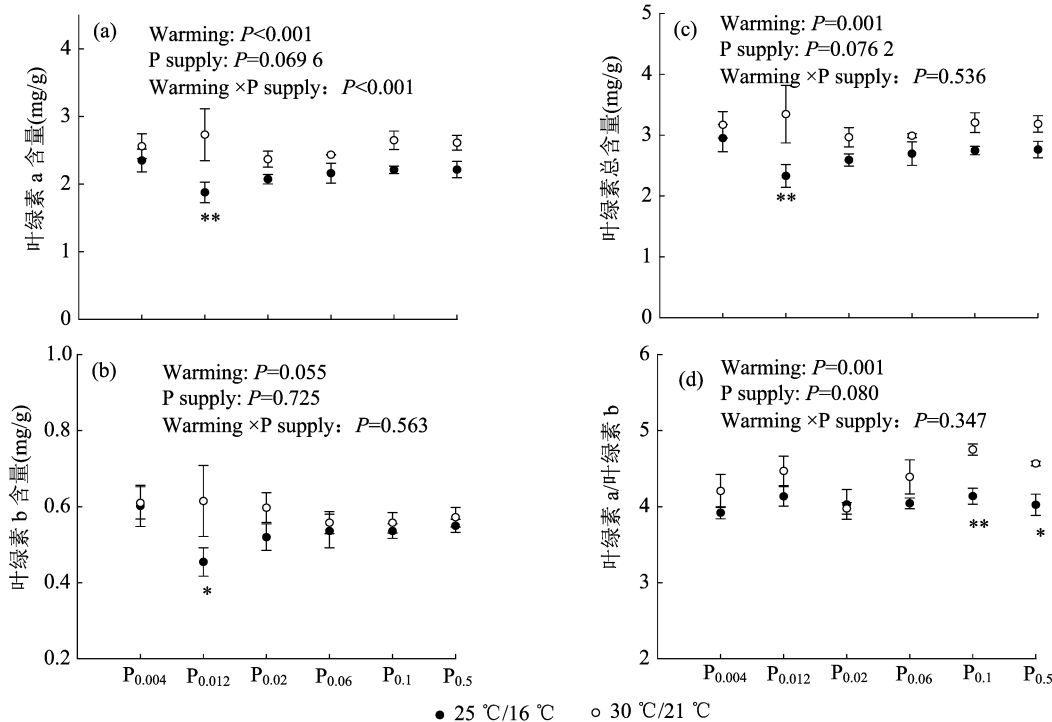


图6 低磷浓度下增温对番茄叶绿素含量的影响

2.5 不同供磷水平下增温对番茄组织元素含量的影响

在 25 °C/16 °C 条件下,不同供磷水平处理下番茄根和叶的碳(C)、氮(N)、磷(P)含量无显著性差异(图 7)。然而,试验增温导致供磷水平为 $P_{0.012}$ 、 $P_{0.02}$ 、 $P_{0.1}$ 和 $P_{0.5}$ 番茄根的 C 含量分别减少 4.9% ($P < 0.001$)、3.4% ($P = 0.002$)、3.3% ($P = 0.002$) 和 3.7% ($P = 0.001$)。同样,增温也导致番茄叶片 N 含量的显著下降,尤其是低磷供应水平 $P_{0.004}$ 、 $P_{0.012}$ 、 $P_{0.02}$ 、 $P_{0.06}$ 和 $P_{0.1}$ 处理下的番茄叶片 N 含量分别显著降低 24.7% ($P < 0.001$)、34.2% ($P < 0.001$)、17.5% ($P = 0.004$)、28.6% ($P < 0.001$) 和 17.1% ($P = 0.005$)。相似地,番茄叶片的 P 含量也随着生长温度的升高而降低,增温使供磷水平 $P_{0.004}$ 、 $P_{0.012}$ 、 $P_{0.02}$ 、 $P_{0.06}$ 和 $P_{0.1}$ 的番茄叶片 P 含量显著减少 19.6% ($P < 0.001$)、21.3% ($P < 0.001$)、10.8% ($P = 0.02$)、22.4% ($P < 0.001$) 和 14.3% ($P = 0.003$)。同时,本研究多因素方差分析结果也证实,温度对番茄植株组织的 C、N 和 P 含量均产生显著影响($P < 0.001$)。温度 \times 供磷水平 \times 组织对番茄植株的 N 含量 ($P = 0.001$) 和 P 含量 ($P = 0.035$) 存在较强的交互效应(表 2)。

2.6 不同供磷水平下增温对番茄生物量及产量的影响

在 25 °C/16 °C 温度条件下,番茄植株的总生物量、地上生物量和地下生物量随着供磷水平的不断提升均呈现出逐步上升的变化趋势(图 8)。增温处理(30 °C/21 °C)导致供磷水平为 $P_{0.004}$ 时的总生物量和地下生物量分别提高 50.1% ($P = 0.01$) 和 105.7% ($P = 0.002$),但却使供磷水平为 $P_{0.1}$ 时的地上生物量降低 34.6% ($P = 0.013$)。然而,不同生长温度下,番茄植株的总生物量、地上生物量和地下生物量均在供磷水平 $P_{0.5}$ 时最高。另外,增温显著提高供磷水平为 $P_{0.02}$ 、 $P_{0.06}$ 和 $P_{0.1}$ 时番茄植株的根冠比。此外,双因素方差分析结果表明,不同磷浓度使番茄的总生物量 ($P < 0.001$)、地上生物量 ($P < 0.001$) 及地下生物量 ($P < 0.001$) 显著改变。相似地,增温也同番茄的地上生物量 ($P = 0.043$)、地下生物量 ($P < 0.001$) 和根冠比 ($P < 0.001$) 产生了显著的交互效应。

在环境温度为 25 °C/16 °C 的条件下,番茄产量随着磷素供应水平的提高总体呈现出增加的趋势,在最高供磷水平 $P_{0.5}$ 时达到最大值 76.7 g/盆(图 9)。然而,增温却导致供磷水平为 $P_{0.5}$ 时的番茄产

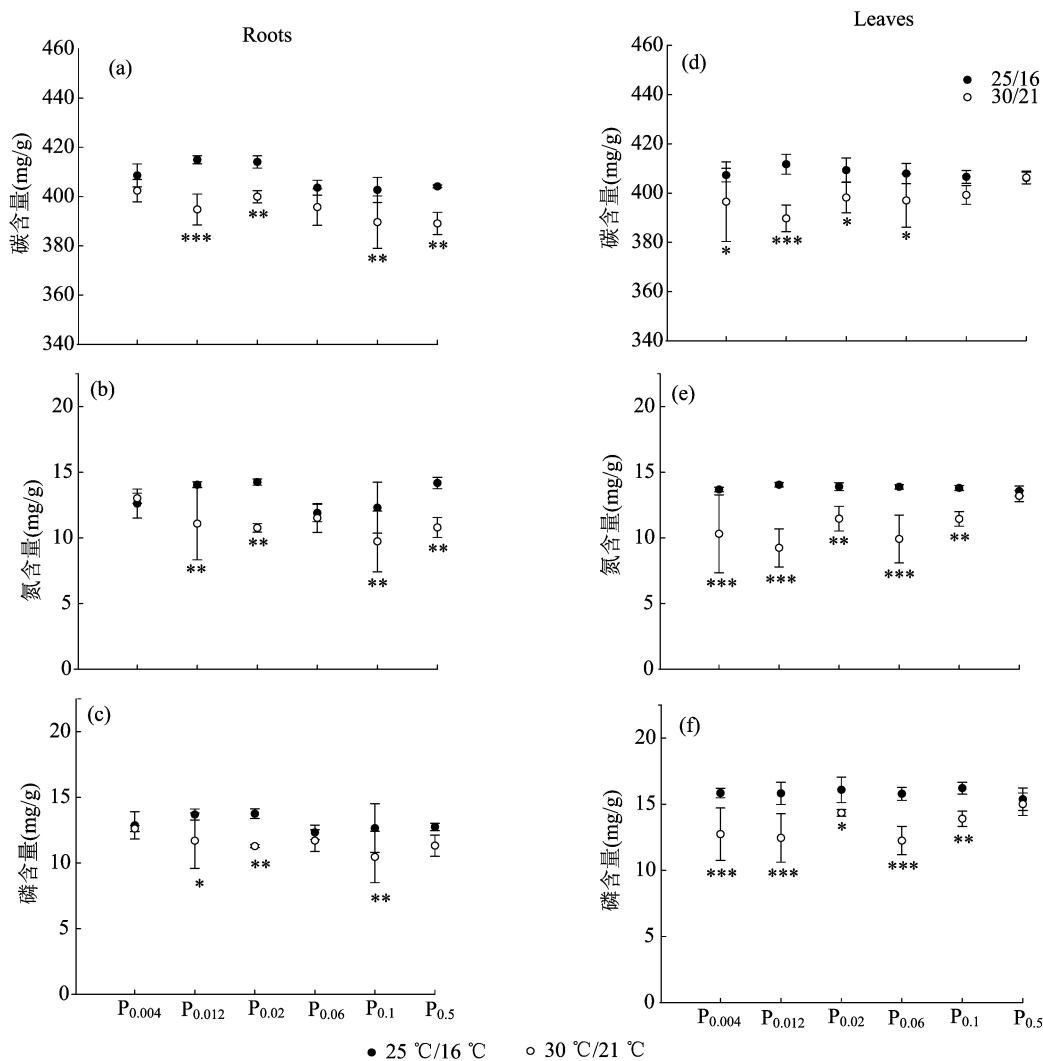


图7 低磷浓度下增温对番茄组织碳氮磷含量的影响

表 2 不同磷浓度和增温对番茄不同组织 C、N、P 含量的交互影响

处理	P 值		
	碳含量	氮含量	磷含量
温度 (W)	<0.001	<0.001	<0.001
供磷水平 (P)	0.151	0.073	0.356
组织 (T)	0.296	0.462	<0.001
W × P	0.037	0.109	0.280
P × T	0.007	0.040	0.037
W × T	0.353	0.109	0.043
W × P × T	0.248	0.001	0.035

量显著下降 58.1% ($P < 0.001$)。另外,双因素分析结果可以表明,温度的变化对番茄产量未造成显著影响,但不同供磷水平 ($P = 0.002$) 和温度 × 供磷水平 ($P = 0.001$) 均对番茄产量产生了显著的交互作用。

3 讨论与结论

众所周知,磷素是组成植物组织、细胞以及遗传物质的重要元素之一,更是植物叶片进行光合作用所必需的营养元素。因此,低磷胁迫势必制约着农作物正常的生长和发育过程,从而造成农作物的减产^[10-12,29]。本研究结果显示,在 25 °C/16 °C 条件下,随着供磷水平的逐渐提高,番茄植株的地上生物量、地下生物量、总生物量以及果实产量均呈现出显著增加的趋势,且均在最高供磷水平 (P_{0.5}) 时达到最大值,表明低磷胁迫限制了番茄植株的生长过程,但提高供磷水平却可以有效缓解低磷环境对番茄植株造成的生理胁迫。通常而言,当作物遭受外界环境 (高温、干旱、元素亏缺等) 造成的生理胁迫时,势必对其正常的新陈代谢过程产生影响^[30-31],尤其是作物体内单分子的非结构性碳水化

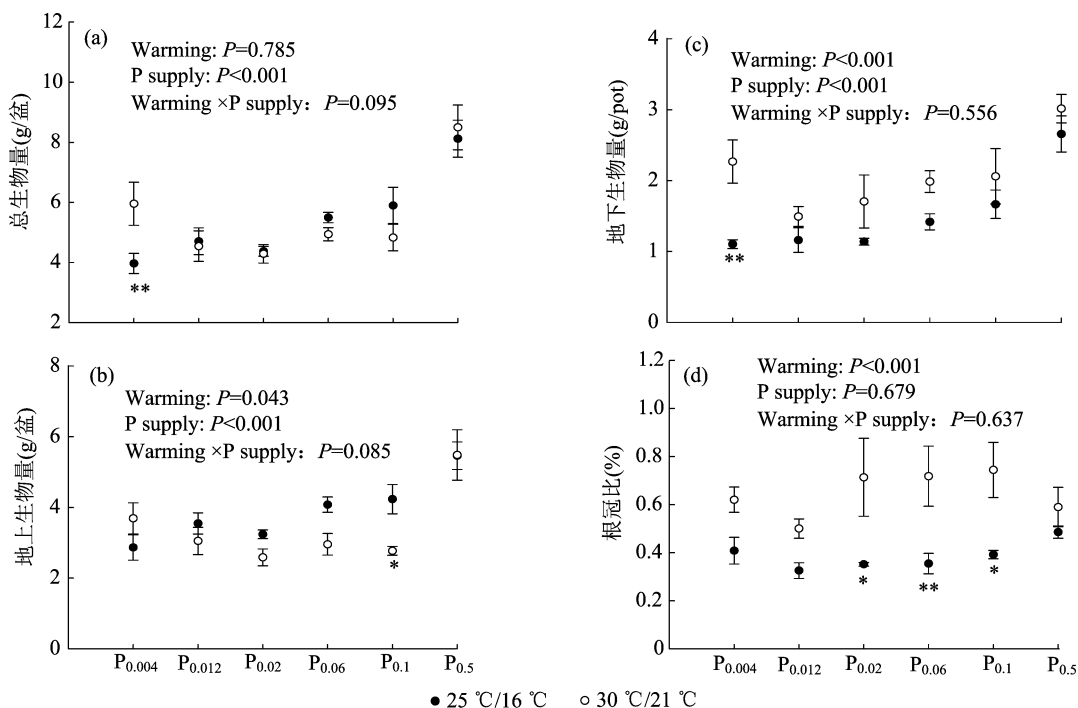


图8 低磷浓度下增温对番茄生物量的影响

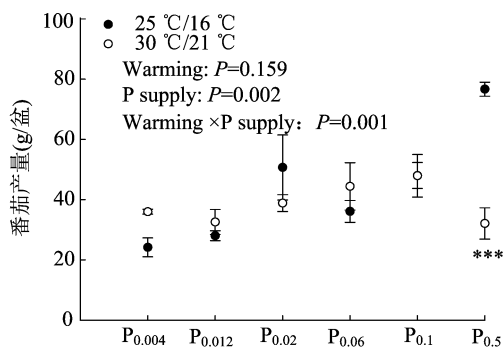


图9 低磷浓度下增温对番茄产量的影响

合物(葡萄糖、蔗糖、淀粉等)通过聚合反应进一步转化为多分子结构性化合物(木质素和纤维素等)的过程将在较大程度上受到限制^[32],以致于大量的光合产物无法正常转化为根、茎、叶等结构的组织,从而导致植株生物量的降低和作物产量的减少^[33]。例如,靳琬等的研究表明,低磷胁迫导致番茄幼苗叶片和根系的可溶性糖含量均提高约 20%^[15]。此外,可溶性糖作为植物体重要的渗透调节物质,当植物处在环境胁迫条件下,其体内可溶性糖的提高使细胞的持水能力增强,维持代谢过程关键酶类的活性,最终能够使细胞膜的完整性得以保持,从而缓解胁迫环境对植物体造成的生理伤害^[34]。因此,本研究在 25 °C/16 °C 条件下,重度低磷胁迫(P_{0.004})的番茄植株生物量及果实产量均低于其他供磷水

平的研究结果也暗示磷素亏缺可能限制了光合产物转化为结构性碳水化合物,故大量的非结构性碳水化合物以可溶性糖的形式储存在番茄植株内,以减缓低磷对番茄造成的生理胁迫。另外,试验增温不仅可以直接影响植物叶片的净光合速率(P_n)和蒸腾速率(T_r),而且还通过影响土壤元素矿化过程间接改变土壤养分有效性,进而影响植物的养分吸收效率以及生物量分配格局^[35-36]。本研究中增温导致供磷水平 P_{0.004} 的番茄总生物量和地下生物量分别提高 50.1% 和 105.%,表明气候变暖可以提高重度低磷胁迫条件下番茄植株的磷素吸收效率,从而缓解低磷胁迫对番茄生长过程的限制作用^[20-21]。此外,本研究结果表明,增温可以导致番茄地上与地下生物量分配格局的变化,尤其是明显提高了供磷水平 P_{0.02}、P_{0.06} 和 P_{0.1} 的根冠比,暗示未来气候变暖条件下遭受低磷胁迫的番茄将会优先考虑把生物量投资到地下部分,从而以更加茂密的根系吸收足够的磷素来维持植株正常的新陈代谢过程^[19]。

气孔是叶片与大气之间进行水气交换的重要传输通道^[37],故植物可以通过调节气孔形态特征及其分布状况控制叶片的气体交换过程,以提高植物体抵御或适应外界环境胁迫的能力^[38-40]。例如,郑云普等研究发现,低磷胁迫条件下高浓度 CO₂ 可以减小黑麦草气孔的开口,从而提高黑麦草的生物量

以及水分利用效率^[39]。本研究结果发现,低磷胁迫下番茄叶片近轴面的气孔密度明显减少,表明受土壤磷有效性限制的番茄植株在气孔发育过程中可以通过调整叶片表皮细胞的分裂和分化过程减少气孔数量,降低叶片的气体交换效率,从而在生理上适应低磷的环境胁迫。进一步深入分析的结果表明,本研究中低磷胁迫下番茄气孔密度对试验增温的响应在叶片不同轴面之间存在明显的差异性,具体表现为远轴面的气孔数量约为近轴面的 2 倍,暗示番茄远轴面气孔对磷素亏缺和增温的响应过程可能在较大程度上决定着叶片的气体交换效率。Soares 等研究了毛花雀稗(*C₄* 物种)近轴面/远轴面气孔密度比例对叶片光合产生的影响,结果表明植物不同叶面气孔密度之间差异对其净光合速率、气孔导度以及蒸腾速率起着较大程度的决定作用^[41]。同时,本研究中增温导致供磷水平 $P_{0.1}$ 和 $P_{0.5}$ 的远轴面气孔密度和叶片的气孔导度同时升高的结果也直接支持了上述结论。另外,气孔在植物叶片表面的空间分布格局也与叶片的气体交换过程存在非常紧密的联系^[42]。本研究结果表明,低磷供应条件下番茄叶片近轴面的气孔空间分布格局比充分供磷下气孔分布的更加规则,暗示番茄在遭受低磷胁迫时可以提高气孔分布格局的规则程度,从而增加叶片的气体交换效率,最终缓解低磷胁迫对植物体造成的伤害。

本研究中对照温度下供磷水平为 $P_{0.012}$ 、 $P_{0.02}$ 和 $P_{0.1}$ 的番茄 P_n 均显著低于最大供磷水平 $P_{0.5}$,表明低磷供应对番茄植株的生长造成了生理胁迫。然而,温度升高却显著增加了供磷水平为 $P_{0.012}$ 、 $P_{0.02}$ 、 $P_{0.1}$ 和 $P_{0.5}$ 的 P_n ,暗示增温可以在一定程度上缓解低磷胁迫对番茄植株造成的伤害。更进一步来讲,增温对低磷胁迫的缓解效应可能是由于温度升高能够增强核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)的活性,从而提高核酮糖-1,5-二磷酸(RuBP)的羧化速率,最终导致低磷条件下番茄植株的 P_n 的升高^[43-44]。然而,增温条件下较低供磷水平($P_{0.004}$ 和 $P_{0.06}$)番茄的 P_n 却显著降低,究其原因可能是由于增温导致较低供磷水平番茄 G_s 的下降而引起的,故上述结果表明不同供磷水平番茄 P_n 对增温的生理响应机理存在明显差异。另外,增温使得较高磷水平($P_{0.1}$)番茄的瞬时水分利用效率(WUEI)显著提高,但并未对 T_r 产生影响,暗示增温对较高供磷水平番茄 WUEI 的影响主要是由于 P_n

的升高而导致的。然而,增温却提高了低磷水平($P_{0.012}$ 和 $P_{0.02}$)的 T_r ,且 WUEI 变化不显著,表明叶片 P_n 与 T_r 的升高幅度基本一致,两者的增幅在一定程度上相互抵消,最终表现为增温没有改变较低供磷水平下番茄叶片水平的 WUEI,上述 WUEI 对增温的响应也可能是植物长期适应磷素亏缺的机制^[45-46]。叶旺敏等的研究表明,增温(4.2 °C)导致低磷供应水平下杉树幼苗的 P_n 和 T_r 升高,这可能是由于增温导致低磷水平下叶片 T_r 升高,而较高的 T_r 有利于植物从土壤中吸收更多的磷素,以满足植物生理生化过程中的磷需求,从而提高叶片 P_n ,最终确保 WUEI 的恒定^[47]。

本研究探讨了不同供磷水平下增温对番茄的气孔特征、气体交换参数和生物量的影响机理,得到结论如下:(1)随着供磷水平的逐渐提高,在 25 °C/16 °C 下番茄植株的地上生物量、地下生物量、总生物量以及果实产量均呈现出显著增加的趋势,且在最高供磷水平($P_{0.5}$)时达到最大值,表明低磷胁迫限制了番茄植株的生长过程,但提高供磷水平却可以有效缓解低磷环境对番茄植株造成的生理胁迫。(2)温度升高使供磷水平为 $P_{0.02}$ 、 $P_{0.1}$ 和 $P_{0.5}$ 条件下叶片近轴面的气孔密度增加 92.6%、101.8% 和 39.4%,且增温导致在供磷浓度为 $P_{0.004}$ 条件下的番茄近轴面气孔空间分布更规则。(3)增温可以显著提高供磷水平为 $P_{0.012}$ 、 $P_{0.02}$ 、 $P_{0.1}$ 和 $P_{0.5}$ 条件下的 P_n ,表明增温可以在一定程度上缓解低磷对植物体造成的生理胁迫。

参考文献:

- [1] Intergovernmental Panel on Climate Change. Climate change 2013: The physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2014.
- [2] Meehl G A, Tebaldi C. More intense, more frequent, and longer lasting heat waves in the 21st century [J]. Science, 2004, 305 (5686): 994-997.
- [3] 杨金虎, 江志红, 王鹏祥, 等. 中国年极端降水事件的时空分布特征[J]. 气候与环境研究, 2008, 13(1): 75-83.
- [4] Zandalinas S I, Mittler R, Balfagón D, et al. Plant adaptations to the combination of drought and high temperatures [J]. Physiologia Plantarum, 2018, 162(1): 2-12.
- [5] Hatfield J L, Boote K J, Kimball B A, et al. Climate impacts on agriculture: implications for crop production [J]. Agronomy Journal, 2011, 103(2): 351-370.
- [6] 李 苇, 张其国, 周旭丹, 等. 模拟增温对玉米叶片生理特性及根区土壤特性的影响[J]. 江苏农业科学, 2018, 46(18): 77-81.

- [7]何春霖. 低磷供应下 CO₂ 浓度对黑麦草生理特性及水分利用率的影响[D]. 邯郸:河北工程大学,2021.
- [8]Gao D C, Bai E, Li M H, et al. Responses of soil nitrogen and phosphorus cycling to drying and rewetting cycles: a meta - analysis[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2020, 148: 107896.
- [9]Hinsinger P. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root - induced chemical changes: a review[J]. Plant and Soil, 2001, 237(2): 173 - 195.
- [10]Gross M. Fears over phosphorus supplies[J]. Current Biology, 2010, 20(9): R386 - R387.
- [11]Abel S, Ticconi C A, Delatorre C A. Phosphate sensing in higher plants[J]. Physiologia Plantarum, 2002, 115(1): 1 - 8.
- [12]Lambers H, Shane M W, Cramer M D, et al. Root structure and functioning for efficient acquisition of phosphorus: matching morphological and physiological traits[J]. Annals of Botany, 2006, 98(4): 693 - 713.
- [13]Veneklaas E J, Lambers H, Bragg J, et al. Opportunities for improving phosphorus - use efficiency in crop plants[J]. New Phytologist, 2012, 195(2): 306 - 320.
- [14]Zhang X M, Zhang Q, Liang B, et al. Changes in the abundance and structure of bacterial communities in the greenhouse tomato cultivation system under long - term fertilization treatments[J]. Applied Soil Ecology, 2017, 121: 82 - 89.
- [15]靳 琇, 陈浩婷, 石 玉, 等. 柠檬酸浸种引发对低磷胁迫下番茄幼苗生长及生理特性的影响[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2021, 29(7): 1159 - 1170.
- [16]Kalaji H M, Oukarroum A, Alexandrov V, et al. Identification of nutrient deficiency in maize and tomato plants by *in vivo* chlorophyll a fluorescence measurements [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2014, 81: 16 - 25.
- [17]杨春婷, 张永清, 董 璐, 等. 不同基因型苦养幼苗对低磷胁迫的响应[J]. 植物科学学报, 2018, 36(6): 859 - 867.
- [18]王应祥, 廖 红, 严小龙. 大豆适应低磷胁迫的机理初探[J]. 大豆科学, 2003, 22(3): 208 - 212.
- [19]Manoj - Kumar, Swarup A, Patra A K, et al. Effect of elevated CO₂ and temperature on phosphorus efficiency of wheat grown in an Inceptisol of subtropical India[J]. Plant, Soil and Environment, 2012, 58(5): 230 - 235.
- [20]Suriyagoda L D B, Ryan M H, Renton M, et al. Adaptive shoot and root responses collectively enhance growth at optimum temperature and limited phosphorus supply of three herbaceous legume species[J]. Annals of Botany, 2012, 110(5): 959 - 968.
- [21]Singh S K, Reddy V R, Fleisher D H, et al. Phosphorus nutrition affects temperature response of soybean growth and canopy photosynthesis[J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 1116.
- [22]Duan H L, Ontedju J, Milham P, et al. Effects of elevated carbon dioxide and elevated temperature on morphological, physiological and anatomical responses of *Eucalyptus tereticornis* along a soil phosphorus gradient[J]. Tree Physiology, 2019, 39(11): 1821 - 1837.
- [23]贝昭贤, 张秋芳, 郑 蔚, 等. 模拟增温对中亚热带杉木人工林土壤磷有效性的影响[J]. 生态学报, 2018, 38(3): 1106 - 1113.
- [24]武海霞, 郭丽丽, 郝立华, 等. 水分和 CO₂ 浓度对冬小麦气孔特征、气体交换参数和生物量的影响[J]. 作物学报, 2018, 44(10): 1570 - 1576.
- [25]Zheng Y P, Xu M, Hou R X, et al. Effects of experimental warming on stomatal traits in leaves of maize (*Zea mays* L.) [J]. Ecology and Evolution, 2013, 3(9): 3095 - 3111.
- [26]宗毓铮, 张函青, 李 萍, 等. 大气 CO₂ 与温度升高对北方冬小麦旗叶光合特性、碳氮代谢及产量的影响[J]. 中国农业科学, 2021, 54(23): 4984 - 4995.
- [27]李 菲, 刘 亮, 张 浩, 等. CO₂ 浓度对大豆叶片气孔特征和气体交换参数的影响[J]. 作物学报, 2018, 44(8): 1212 - 1220.
- [28]王 月, 王鲁鑫, 李浩天, 等. 不同磷水平下 CO₂ 浓度升高对番茄光合特性和抗氧化酶活性的影响[J]. 江苏农业科学, 2022, 50(12): 163 - 167.
- [29]Chiera J, Thomas J, Ruffy T. Leaf initiation and development in soybean under phosphorus stress [J]. Journal of Experimental Botany, 2002, 53(368): 473 - 481.
- [30]Jin J, Tang C X, Sale P. The impact of elevated carbon dioxide on the phosphorus nutrition of plants: a review[J]. Annals of Botany, 2015, 116(6): 987 - 999.
- [31]Ding G D, Zhao Z K, Liao Y, et al. Quantitative trait loci for seed yield and yield - related traits, and their responses to reduced phosphorus supply in *Brassica napus* [J]. Annals of Botany, 2012, 109(4): 747 - 759.
- [32]朱红芳, 高 璐, 何小艳, 等. 高温和淹水胁迫对不结球白菜纤维维素相关酶活性的影响[J]. 分子植物育种, 2022, 20(15): 5107 - 5114.
- [33]郑云普, 王贺新, 娄 鑫, 等. 木本植物非结构性碳水化合物变化及其影响因子研究进展[J]. 应用生态学报, 2014, 25(4): 1188 - 1196.
- [34]徐一荻, 刘春花, 谢 富, 等. 供磷水平对核桃实生苗生长生理特性及酶活性的影响[J]. 西南林业大学学报(自然科学), 2021, 41(5): 27 - 35.
- [35]Wu T, Liu S Z, Lie Z Y, et al. Divergent effects of a 6 - year warming experiment on the nutrient productivities of subtropical tree species[J]. Forest Ecology and Management, 2020, 461: 117952.
- [36]Qi Y L, Wei W, Chen C G, et al. Plant root - shoot biomass allocation over diverse biomes: a global synthesis [J]. Global Ecology and Conservation, 2019, 18: e00606.
- [37]Xu M. The optimal atmospheric CO₂ concentration for the growth of winter wheat (*Triticum aestivum*) [J]. Journal of Plant Physiology, 2015, 184: 89 - 97.
- [38]朱 玉, 黄 磊, 郑云普, 等. 高温对高丛越橘叶片气孔特征和气体交换参数的影响[J]. 果树学报, 2016, 33(4): 444 - 456.
- [39]郑云普, 常志杰, 范晓懂, 等. CO₂ 浓度升高和磷素亏缺对黑麦草气孔特征及气体交换参数的影响[J]. 农业工程学报, 2021, 37(18): 82 - 89.
- [40]郭丽丽, 张茜茜, 郝立华, 等. 大气 CO₂ 倍增条件下冬小麦气体交换对高温干旱及复水过程的响应[J]. 作物学报, 2019, 45(6): 949 - 956.

罗太敏,王凯贤,叶欣悦,贺 卓,等. 硒酵母浸种对低温胁迫下辣椒种子萌发、幼苗生理特性的影响[J]. 江苏农业科学,2023,51(10):137-142.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2023.10.019

硒酵母浸种对低温胁迫下辣椒种子萌发、 幼苗生理特性的影响

罗太敏¹,王凯贤¹,叶欣悦¹,贺 卓¹,须 文^{1,2,3}

(1. 贵州大学农学院,贵州贵阳 550025; 2. 贵州省高等学校设施蔬菜工程研究中心,贵州贵阳 550025;

3. 贵州大学辣椒研究院,贵州贵阳 550025)

摘要:辣椒在苗期容易受到低温的危害,为了提高辣椒的抗逆性,减轻低温对辣椒造成的伤害,在使用方法简便易行、安全和成本较低的基础上,选用商品名为西维尔的药品硒酵母片,按照说明书中每片硒酵母中所含有效硒含量,配制梯度硒酵母溶液并对贵春 1 号辣椒种子进行 24 h 的浸种处理,再进行 4 ℃ 的低温处理,然后测定辣椒种子的发芽率、发芽指数、胚芽和胚根长度;取硒酵母溶液浸种 24 h 后的辣椒种子,于 28 ℃ 恒温催芽后播种于穴盘,以泥炭土为基质,正常培养至幼苗达到 2 叶 1 心后,将幼苗置于光照培养箱中进行 12 ℃ 的低温处理,处理 0、1、3、5、7 d 后观察辣椒幼苗生长的情况,测定辣椒幼苗 SOD、POD、CAT 等抗氧化酶活性、丙二醛含量、总可溶性蛋白含量、根系活力、超氧阴离子产生速率等相关指标。结果表明,4 ℃ 的低温胁迫下经硒酵母溶液(0.12 mg/L)浸种后的辣椒种子其发芽率、发芽指数有明显提高;经硒酵母溶液(0.08 mg/L)浸种后的辣椒种子长至 2 叶 1 心时,12 ℃ 的低温处理后辣椒幼苗的抗氧化酶活性、可溶性蛋白含量明显高于对照,而丙二醛(MDA)含量降低,超氧阴离子($O_2^- \cdot$)产生速率降低,根系活力提高,从而减轻了低温对辣椒幼苗生长造成的伤害,提高辣椒的抗寒性。

关键词:辣椒;种子;幼苗;硒酵母;低温胁迫;生理特性

中图分类号:S641.301 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2023)10-0137-06

辣椒(*Capsicum annuum* L.)为一年生或多年生草本植物,是全球消费量最大的辛辣调味品^[1],传

入我国已经有 400 多年的历史^[2],在全球范围内普遍栽培。目前辣椒已成为我国种植面积最大的蔬菜和消费量最大的辛辣调味品,年种植面积稳定在 210 万 hm^2 以上,并且总产量达到 6 400 万 t ^[1]。辣椒在保障我国蔬菜周年均衡供应和丰富人民饮食口味方面发挥着重要作用。贵州省是我国辣椒种植和食用最早的省份之一,是辣椒优势产区,2020 年辣椒的种植面积达 37 万 hm^2 ,产量达 724 万 t 、产值 242 亿元,种植面积常年稳居全国第一^[3]。贵州省是我国辣椒地方品种资源最丰富的地区之一,贵

收稿日期:2022-06-19

基金项目:贵州省千层次人才培养项目[编号:贵大千层次(2018)02号];贵州省高等学校设施蔬菜工程研究中心平台建设项目(黔教技[2022]040号);贵州大学引进人才项目[编号:贵大人基合字(2016)48号]。

作者简介:罗太敏(1996—),女,贵州赤水人,硕士研究生,主要从事蔬菜逆境调控生理及分子机制研究。E-mail:1838195635@qq.com。

通信作者:须 文,博士,教授,主要从事蔬菜生长发育调控研究。E-mail:wxul@gzu.edu.cn。

[41] Soares A S, Driscoll S P, Olmos E, et al. Adaxial/abaxial specification in the regulation of photosynthesis and stomatal opening with respect to light orientation and growth with CO_2 enrichment in the C_4 species *Paspalum dilatatum*[J]. The New Phytologist, 2008, 177(1):186-198.

[42] 张 浩,郭丽丽,叶 嘉,等. 樱桃番茄叶片气孔特征和气体交换过程对 NaCl 胁迫的响应[J]. 农业工程学报,2018,34(5):107-113.

[43] Lewis J D, Strain B R. The role of mycorrhizas in the response of *Pinus taeda* seedlings to elevated CO_2 [J]. New Phytologist, 1996, 133(3):431-443.

[44] 潘 璐,刘杰才,李晓静,等. 高温和加富 CO_2 温室中黄瓜 Rubisco 活化酶与光合作用的关系[J]. 园艺学报,2014,41(8):1591-1600.

[45] Kimball B A,朱建国,程 磊,等. 开放系统中农作物对空气 CO_2 浓度增加的响应[J]. 应用生态学报,2002,13(10):1323-1338.

[46] 廖建雄,王根轩. 干旱、 CO_2 和温度升高对春小麦光合、蒸发蒸腾及水分利用效率的影响[J]. 应用生态学报,2002,13(5):547-550.

[47] 叶旺熊,熊德成,杨智杰,等. 模拟增温对杉木幼树生长和光合特性的影响[J]. 生态学报,2019,39(7):2501-2509.