

# 亚适温、弱光照及盐胁迫下辣椒叶片活性氧代谢特征

张志刚, 尚庆茂\*, 王立浩, 毛胜利, 张宝玺

(中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081)

**摘要:** 测定了亚适温 ( $18/10$ , 昼/夜)、弱光 ( $80 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) 及盐胁迫 ( $70 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaCl}$ ) 逆境下辣椒叶片抗氧化酶活性及活性氧、丙二醛 (MDA) 含量等指标。整个试验期间 (处理后 1~15 d), 亚适温、弱光与盐胁迫对 SOD、CAT、GR 活性均存在显著或极显著的互作效应, 试验前期 (处理后 1~9 d) 对 APX、GPX 活性及  $\text{O}_2^{\cdot-}$ 、 $\text{H}_2\text{O}_2$  含量存在显著或极显著的互作效应, 试验后期 (处理后 5~15 d) 对 MDA 含量存在显著或极显著的互作效应。亚适温主效应对辣椒叶片 SOD、GPX、GR 活性及  $\text{O}_2^{\cdot-}$ 、 $\text{H}_2\text{O}_2$ 、MDA 含量的影响大于弱光、盐胁迫主效应, 对 APX、CAT 活性影响较大的是盐胁迫主效应。

**关键词:** 辣椒; 亚适温; 弱光; 盐胁迫; 活性氧代谢

中图分类号: S 641.3; Q 945 文献标识码: A 文章编号: 0513-353X (2009) 11-1603-08

## The Characteristics of Active Oxygen Metabolism in Pepper Leaf Cells under Suboptimal Temperature, Weak Light and Salt Stress

ZHANG Zhi-gang, SHANG Qing-mao\*, WANG Li-hao, MAO Sheng-li, and ZHANG Bao-xi

(Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

**Abstract:** Active oxygen production rate, antioxidant enzyme activity and malondialdehyde (MDA) content were determined for testing the effects of suboptimal temperature ( $18/10$ , day/night), weak light ( $80 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) and salt ( $70 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaCl}$ ) stress on the characteristics of active oxygen metabolism in pepper leaf cells. Significant or extremely significant interaction of suboptimal temperature, weak light, and salt stress on the superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT), glutathione reductase (GR) activity were observed during the experiment. Also, at the early stage, there were significant or extremely significant interaction on the activities of ascorbate peroxidase (APX), glutathione peroxidase (GPX) and the contents of  $\text{O}_2^{\cdot-}$ ,  $\text{H}_2\text{O}_2$ , similarly, on the content of MDA in late stage. The main effects of salt stress on the APX, CAT activity were higher than that of suboptimal temperature, weak light. The main effects of suboptimal temperature were greater to other indexes.

**Key words:** pepper; suboptimal temperature; weak light; salt stress; active oxygen metabolism

辣椒 (*Capsicum annuum* L.) 是冬春设施栽培的主要蔬菜之一, 栽培期间经常遭受不同程度的亚适温、弱光及土壤盐渍化 (施肥量大且偏施化肥, 蒸发旺盛, 无雨水冲淋等) 逆境, 导致产量和品质下降 (胡文海和喻景权, 2003; 钱琼秋等, 2004; 张国斌和郁继华, 2006)。

对于所有需氧生物, 在氧的正常代谢过程中将不可避免的产生活性氧。植物生长发育过程中遭遇

收稿日期: 2009-05-21; 修回日期: 2009-08-05

基金项目: 国家“十一五”科技支撑计划项目 (2006BAD07B01); 公益性行业 (农业) 科研专项 (nyhyzx07-007); 农业部园艺作物遗传改良重点开放实验室项目

\*通讯作者 Author for correspondence (Email: shangqm@mail.caas.net.cn)

亚适温、弱光、盐胁迫等逆境时均会导致细胞活性氧水平的提高,进而损害蛋白质、脂类、核酸、叶绿体及细胞膜的流动性等,扰乱有机体的动态平衡 (Halliwell & Gutteridge, 1989; Scandalios, 1993; Foyer et al, 1997)。

为了消除或减轻活性氧物质伤害,植物形成了多种防御机制 (Walker & Mckersie, 1993; Hodges et al, 1997)。植物体内具有超氧化物歧化酶 (SOD)、抗坏血酸过氧化物酶 (APX)、过氧化氢酶 (CAT)、谷胱甘肽过氧化物酶 (GPX)、谷胱甘肽还原酶 (GR) 等抗氧化酶及抗坏血酸 (AsA)、谷胱甘肽 (GSH) 等抗氧化剂组成的抗氧化系统,可把活性氧直接或间接地清除,防止级联放大作用,延缓和阻止细胞膜系统的脂质过氧化作用及生物大分子的氧化损伤,保障细胞内各种生命代谢活动的正常进行。

目前相关研究大多集中在亚适温、弱光、盐胁迫等单一或亚适温弱光双重逆境等对辣椒 (钱芝龙等, 1994)、黄瓜 (周艳虹等, 2003)、番茄 (张兆轩等, 2007)、茄子 (周玉丽和舒英杰, 2004) 等活性氧代谢的影响,冬春季设施内典型的亚适温、弱光及盐胁迫复合逆境对蔬菜植株活性氧代谢的影响尚未见报道。

本试验中模拟亚适温、弱光及盐胁迫复合逆境,旨在探讨亚适温、弱光及盐胁迫复合逆境对辣椒叶片抗氧化酶系统在防御活性氧对细胞伤害中的作用,为辣椒抗逆栽培提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

辣椒 (*Capsicum annuum* L.) 选用盐敏感品种 ‘中椒 4 号’ (李晓芬等, 2008)。

试验于 2007 年在中国农业科学院蔬菜花卉研究所玻璃温室内进行。选择发芽整齐一致的种子播入塑料营养钵 (8 cm × 8 cm), 采用草炭、蛭石复合基质 (尚庆茂等, 2005)。

### 1.2 试验设计

设定亚适温处理为 18 /10 (昼/夜), 弱光处理为  $80 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ; 盐胁迫处理为在 1/2 浓度 Hoagland 营养液 (EC 值为  $1.71 \text{ mS} \cdot \text{cm}^{-1}$ ) 中加入 NaCl 使其浓度达到  $70 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  (EC 值为  $7.50 \text{ mS} \cdot \text{cm}^{-1}$ ), 每株从距根部约 1.5 cm 处基质浇入 120 mL, 对照每株加入 1/2 浓度 Hoagland 营养液 120 mL (未加入 NaCl)。当幼苗第 5 片真叶展开时移入人工气候箱进行单一、双重、三重胁迫处理 (表 1)。

光周期为 8 h/16 h, 空气相对湿度保持 70% ~ 80%。随机区组设计, 3 次重复, 每处理小区 15 株, 处理 15 d。

表 1 亚适温、弱光及盐胁迫组合处理

Table 1 Suboptimal temperature, weak light and salt stress combinations

| 处理 Treatment                    | 昼/夜温度 /<br>Day/night temperature | 光照强度 / ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )<br>Light density | 盐浓度 / ( $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ )<br>Salt concentration |
|---------------------------------|----------------------------------|---|---|
| 对照 Control                      | 25/18                            | 300   | 0   |
| 亚适温 Suboptimal temperature (ST) | 18/10                            | 300   | 0   |
| 弱光 Weak light (WL)              | 25/18                            | 80  | 0   |
| 盐胁迫 Salt stress (NaCl)          | 25/18                            | 300   | 70  |
| 亚适温弱光 ST + WL                   | 18/10                            | 80  | 0   |
| 亚适温盐胁迫 ST + NaCl                | 18/10                            | 300   | 70  |
| 弱光盐胁迫 WL + NaCl                 | 25/18                            | 80  | 70  |
| 亚适温弱光盐胁迫 ST + WL + NaCl         | 18/10                            | 80  | 70  |

### 1.3 测定方法

酶液的提取参照 de Azevedo等 (2006) 的方法略有改进。称取样品 (距生长点第 2 片完全展开叶) 0.4 g 于预冷研钵中, 依次加入 0.2 g 石英砂、0.08 g 聚乙烯吡咯烷酮、5 mL 预冷的提取缓冲液, 冰浴研磨匀浆, 4 ℃, 16 000 ×g 离心 20 min, 上清液为酶粗提液。

SOD 活性测定采用 SOD 抑制氮蓝四唑光化还原法 (Giannopolitis & Ries, 1977); APX 活性测定参考 Nakano 和 Asada (1981) 的方法; 参照 Beers 和 Sizer (1952) 的方法测定 CAT 活性; GPX、GR 活性分别采用 Urbanek 等 (1991) 及 Foyer 和 Halliwell (1976) 的方法进行测定。

试验数据均采用 SAS 软件 Duncan's 新复极差法进行多重比较及差异显著性分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 亚适温、弱光及盐胁迫下辣椒叶片 $\text{H}_2\text{O}_2$ 、 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 含量的变化

亚适温、弱光、盐胁迫单一及复合逆境处理均增加辣椒叶片  $\text{H}_2\text{O}_2$  含量, 且复合逆境处理增加幅度较大 (表 2)。

亚适温盐胁迫、亚适温弱光及盐胁迫处理的  $\text{H}_2\text{O}_2$  含量增加幅度较大, 弱光处理的增加幅度较小, 处理后 15 d 分别比对照增加 131.43%、120.00%、40.00%。随处理时间延长, 弱光处理的  $\text{H}_2\text{O}_2$  含量变化趋势较平缓, 其他处理呈先升高后降低的趋势, 处理后 9 d 达最大值。

$\text{O}_2^{\cdot-}$  产生速率与  $\text{H}_2\text{O}_2$  含量呈相似的变化趋势。

表 2 亚适温、弱光及盐胁迫下辣椒叶片  $\text{H}_2\text{O}_2$ 、 $\text{O}_2^{\cdot-}$  含量的变化

Table 2 Changes of  $\text{H}_2\text{O}_2$  and  $\text{O}_2^{\cdot-}$  content in pepper leaves under suboptimal temperature, weak light and salt stress

| 处理 Treatment                    | $\text{H}_2\text{O}_2$ 含量 / ( $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$ ) |        |        |        | $\text{O}_2^{\cdot-}$ 产生速率 / ( $\text{nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$ ) |          |          |          |
|---------------------------------|---|--------|--------|--------|--|----------|----------|----------|
|                                 | $\text{H}_2\text{O}_2$ content  |        |        |        | $\text{O}_2^{\cdot-}$ production rate  |          |          |          |
|                                 | 1 d   | 5 d    | 9 d    | 15 d   | 1 d  | 5 d      | 9 d      | 15 d     |
| 对照 Control                      | 0.39 f  | 0.36 g | 0.38 g | 0.35 g | 17.06 d  | 16.41 f  | 17.37 g  | 16.53 g  |
| 亚适温 Suboptimal temperature (ST) | 0.57 c  | 0.59 d | 0.63 d | 0.62 d | 24.07 b  | 27.39 c  | 26.99 d  | 24.97 d  |
| 弱光 Weak light (WL)              | 0.49 e  | 0.49 f | 0.48 f | 0.49 f | 18.62 cd   | 19.11 e  | 22.31 f  | 21.53 f  |
| 盐胁迫 Salt stress (NaCl)          | 0.50 e  | 0.54 e | 0.58 e | 0.57 e | 17.33 d  | 18.01 ef | 24.41 e  | 22.90 ef |
| 亚适温弱光 ST+WL                     | 0.57 c  | 0.67 c | 0.70 c | 0.67 c | 20.25 c  | 26.28 c  | 28.36 cd | 27.01 c  |
| 亚适温盐胁迫 ST+NaCl                  | 0.74 a  | 0.79 a | 0.83 a | 0.81 a | 29.52 a  | 31.82 a  | 36.41 a  | 35.85 a  |
| 弱光盐胁迫 WL+NaCl                   | 0.62 b  | 0.68 c | 0.72 c | 0.65 c | 22.58 b  | 24.19 d  | 29.39 c  | 24.81 de |
| 亚适温弱光盐胁迫 ST+WL+NaCl             | 0.64 b  | 0.72 b | 0.78 b | 0.77 b | 30.49 a  | 29.68 b  | 32.79 b  | 31.35 b  |

注: 1、5、9、15 d 代表处理后天数。同列数字后不同小写字母表示差异达显著水平 ( $P < 0.05$ )。

Note: 1, 5, 9, 15 d denote days after treatment. The different small letters in the same column indicate the different significance at  $P < 0.05$  level.

### 2.2 亚适温、弱光及盐胁迫复合逆境对辣椒叶片抗氧化酶活性的调节作用

从表 3 可知, 与对照相比, 亚适温、弱光、盐胁迫单一及复合逆境处理均增强 SOD 活性, 亚适温盐胁迫处理的 SOD 活性增加幅度较大, 弱光、弱光盐胁迫处理增加幅度较小, 处理后 15 d SOD 活性分别比对照提高 40.25%、12.71%、13.56%。随处理时间延长, 弱光、亚适温弱光处理的 SOD 活性呈升高趋势, 其他处理呈先升高后降低再升高的趋势。

亚适温盐胁迫、亚适温弱光及盐胁迫处理降低 APX 活性, 其他处理则增强 APX 活性 (表 4)。CAT 活性变化趋势与 APX 活性变化趋势完全相反 (表 4)。

除处理后 1 d 复合逆境处理的 GPX 活性低于对照外, 各处理均高于对照 (表 5)。

GR 活性与 GPX 活性呈相似的变化趋势 (表 5)。

表 3 亚适温、弱光及盐胁迫对辣椒叶片 SOD 活性的调节作用

Table 3 Regulation of suboptimal temperature, weak light and salt stress on SOD activity in pepper leaves

| 处理 Treatment                    | SOD活性 / (U · min <sup>-1</sup> · g <sup>-1</sup> FW) SOD activity |         |          |         |
|---------------------------------|---|---------|----------|---------|
|                                 | 1 d   | 5 d     | 9 d      | 15 d    |
| 对照 Control                      | 23.1 c  | 23.8 d  | 23.9 e   | 23.6 e  |
| 亚适温 Suboptimal temperature (ST) | 25.9 a  | 27.5 ab | 26.6 bcd | 30.7 bc |
| 弱光 Weak light (WL)              | 23.4 bc   | 23.7 d  | 25.4 d   | 26.6 d  |
| 盐胁迫 Salt stress (NaCl)          | 24.0 b  | 27.7 ab | 27.4 ab  | 31.7 b  |
| 亚适温弱光 ST+WL                     | 23.3 bc   | 25.4 c  | 25.7 cd  | 29.8 c  |
| 亚适温盐胁迫 ST+NaCl                  | 24.1 b  | 28.8 a  | 28.6 a   | 33.1 a  |
| 弱光盐胁迫 WL+NaCl                   | 23.5 bc   | 23.9 d  | 23.9 e   | 26.8 d  |
| 亚适温弱光盐胁迫 ST+WL+NaCl             | 25.9 a  | 27.2 b  | 26.9 bc  | 31.3 b  |

注：1、5、9、15 d代表处理后天数。同列数字后不同小写字母表示差异达显著水平 ( $P < 0.05$ )。

Note: 1, 5, 9, 15 d denote days after treatment The different small letters in the same column indicate the different significance at  $P < 0.05$  level

表 4 亚适温、弱光及盐胁迫对辣椒叶片 APX、CAT活性的调节作用

Table 4 Regulation of suboptimal temperature, weak light and salt stress on APX, CAT activity in pepper leaves

| 处理 Treatment                    | APX活性 / (U · min <sup>-1</sup> · g <sup>-1</sup> FW) APX activity |          |          |          | CAT活性 / (U · min <sup>-1</sup> · g <sup>-1</sup> FW) CAT activity |          |          |          |
|---------------------------------|---|----------|----------|----------|---|----------|----------|----------|
|                                 | 1 d   | 5 d      | 9 d      | 15 d     | 1 d   | 5 d      | 9 d      | 15 d     |
|                                 | 1 d   | 5 d      | 9 d      | 15 d     | 1 d   | 5 d      | 9 d      | 15 d     |
| 对照 Control                      | 89.82d  | 102.3 c  | 100.3 d  | 110.9 d  | 147.2 bc  | 155.5 b  | 166.8 b  | 154.1 c  |
| 亚适温 Suboptimal temperature (ST) | 138.3 a   | 147.6 a  | 146.2 a  | 158.1 a  | 106.6 e   | 90.8 d   | 82.7 d   | 78.0 e   |
| 弱光 Weak light (WL)              | 98.9 d  | 108.9 c  | 108.2 cd | 112.8 cd | 130.4 cd  | 140.1 bc | 151.3 bc | 144.2 c  |
| 盐胁迫 Salt stress (NaCl)          | 100.2 cd  | 126.5 b  | 119.2 bc | 129.7 bc | 120.4 de  | 128.1 c  | 133.3 c  | 125.2 d  |
| 亚适温弱光 ST+WL                     | 117.2 bc  | 130.1 ab | 138.2 a  | 152.7 a  | 112.4 de  | 95.9 d   | 90.1 d   | 89.8 e   |
| 亚适温盐胁迫 ST+NaCl                  | 64.5 e  | 46.5 d   | 40.5 e   | 43.7 e   | 157.3 ab  | 185.4 a  | 197.9 a  | 224.9 a  |
| 弱光盐胁迫 WL+NaCl                   | 124.9 ab  | 139.9 ab | 133.3 ab | 143.8 ab | 147.0 bc  | 144.2 bc | 136.8 c  | 141.4 cd |
| 亚适温弱光盐胁迫 ST+WL+NaCl             | 43.1 f  | 53.6 d   | 55.8 e   | 52.1 e   | 166.6 a   | 191.9 a  | 191.5 a  | 200.9 b  |

注：1、5、9、15 d代表处理后天数。同列数字后不同小写字母表示差异达显著水平 ( $P < 0.05$ )。

Note: 1, 5, 9, 15 d denote days after treatment The different small letters in the same column indicate the different significance at  $P < 0.05$  level

表 5 亚适温、弱光及盐胁迫对辣椒叶片 GPX、GR活性的调节作用

Table 5 Regulation of suboptimal temperature, weak light and salt stress on GPX, GR activity in pepper leaves

| 处理 Treatment                    | GPX活性 / (U · min <sup>-1</sup> · g <sup>-1</sup> FW) GPX activity |        |        |        | GR活性 / (U · min <sup>-1</sup> · g <sup>-1</sup> FW) GR activity |          |         |         |
|---------------------------------|---|--------|--------|--------|---|----------|---------|---------|
|                                 | 1 d   | 5 d    | 9 d    | 15 d   | 1 d   | 5 d      | 9 d     | 15 d    |
|                                 | 1 d   | 5 d    | 9 d    | 15 d   | 1 d   | 5 d      | 9 d     | 15 d    |
| 对照 Control                      | 3.5 bc  | 3.8 c  | 3.9 d  | 4.4 d  | 40.5 bc   | 44.5 cde | 46.9 d  | 52.6 f  |
| 亚适温 Suboptimal temperature (ST) | 4.6 a   | 4.9 ab | 5.4 bc | 6.2 b  | 49.6 ab   | 52.8 bc  | 60.2 bc | 77.6 bc |
| 弱光 Weak light (WL)              | 3.6 bc  | 3.9 c  | 4.2 d  | 4.6 d  | 37.9 c  | 39.5 e   | 51.1 cd | 55.9 ef |
| 盐胁迫 Salt stress (NaCl)          | 3.9 ab  | 4.2 bc | 4.6 cd | 5.7 bc | 41.7 bc   | 49.1 cd  | 52.6 cd | 59.1 ef |
| 亚适温弱光 ST+WL                     | 3.1 bc  | 5.1 ab | 5.8 b  | 5.9 bc | 41.5 bc   | 61.6 ab  | 68.4 b  | 72.1 cd |
| 亚适温盐胁迫 ST+NaCl                  | 2.9 bc  | 5.3 a  | 6.7 a  | 7.1 a  | 44.1 bc   | 62.5 a   | 84.2 a  | 92.5 a  |
| 弱光盐胁迫 WL+NaCl                   | 2.8 c   | 3.9 c  | 4.3 d  | 4.7 d  | 38.1 c  | 43.4 de  | 57.4 c  | 64.1 de |
| 亚适温弱光盐胁迫 ST+WL+NaCl             | 2.8 c   | 3.9 c  | 4.9 cd | 5.3 cd | 57.1 a  | 58.7 ab  | 67.6 b  | 83.7 b  |

注：1、5、9、15 d代表处理后天数。同列数字后不同小写字母表示差异达显著水平 ( $P < 0.05$ )。

Note: 1, 5, 9, 15 d denote days after treatment The different small letters in the same column indicate the different significance at  $P < 0.05$  level

### 2.3 亚适温、弱光及盐胁迫复合逆境对辣椒叶片 MDA 含量的影响

与对照相比, 各逆境处理均增加辣椒叶片 MDA 含量, 且复合逆境处理增加幅度较大 (表 6)。亚适温盐胁迫、亚适温弱光及盐胁迫处理的 MDA 含量增加幅度较大, 弱光处理的增加幅度较小, 处理后 15 d 分别比对照提高 65.69%、53.95%、16.19%。随处理时间的延长, 各处理的 MDA 含量均呈升高趋势。

表 6 亚适温、弱光及盐胁迫对辣椒叶片 MDA 含量的影响

Table 6 Effects of suboptimal temperature, weak light and salt stress on MDA content in pepper leaves

| 处理<br>Treatment                 | 丙二醛含量 / (nmol · g <sup>-1</sup> FW) MDA content |          |          |          |
|---------------------------------|---|----------|----------|----------|
|                                 | 1 d   | 5 d      | 9 d      | 15 d     |
| 对照 Control                      | 9.05 c  | 9.49 d   | 9.79 e   | 9.88 f   |
| 亚适温 Suboptimal temperature (ST) | 9.75 bc   | 10.63 c  | 12.26 c  | 13.03 cd |
| 弱光 Weak light (WL)              | 9.34 c  | 10.01 cd | 11.17 d  | 11.48 e  |
| 盐胁迫 Salt stress (NaCl)          | 9.83 bc   | 10.83 c  | 11.84 cd | 12.33 de |
| 亚适温弱光 ST + WL                   | 10.54 b   | 12.53 b  | 13.48 b  | 13.87 c  |
| 亚适温盐胁迫 ST + NaCl                | 11.99 a   | 14.49 a  | 15.98 a  | 16.37 a  |
| 弱光盐胁迫 WL + NaCl                 | 10.69 b   | 12.09 b  | 12.89 bc | 13.41 cd |
| 亚适温弱光盐胁迫 ST + WL + NaCl         | 12.35 a   | 13.86 a  | 15.04 a  | 15.21 b  |

注: 1、5、9、15 d 代表处理后天数。同列数字后不同小写字母表示差异达显著水平 ( $P < 0.05$ )。

Note: 1, 5, 9, 15 d denote days after treatment. The different small letters in the same column indicate the different significance at  $P < 0.05$  level.

### 2.4 亚适温、弱光与盐胁迫在辣椒叶片 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>、O<sub>2</sub><sup>-</sup>、MDA 含量及抗氧化酶活性中的互作效应

研究结果表明 (表 7), 整个试验期间 (处理后 1 ~ 15 d), 亚适温、弱光与盐胁迫对 SOD、CAT、

表 7 亚适温、弱光及盐胁迫三因素方差分析 F 值及差异显著性比较

Table 7 F values and comparative differences of among suboptimal temperature, weak light and salt stress

| 处理后天数 /d<br>Days after treatment | 主效或互作<br>Main effect of interaction | SOD      | APX      | CAT        | GPX        | GR         | O <sub>2</sub> <sup>-</sup> | H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> | MDA      |
|----------------------------------|-------------------------------------|----------|----------|------------|------------|------------|-----------------------------|-------------------------------|----------|
| 1                                | ST                                  | 140.64** | 85.31**  | 0.57*      | 18.87**    | 374.81**   | 263.40**                    | 296.29**                      | 80.79**  |
|                                  | WL                                  | 5.07*    | 2.48     | 16.98**    | 0.28       | 0.12       | 4.96*                       | 1.17                          | 26.92**  |
|                                  | NaCl                                | 18.93**  | 411.33** | 208.94**   | 12.95**    | 26.15**    | 126.54**                    | 257.43**                      | 66.63**  |
|                                  | ST × WL × NaCl                      | 142.34** | 8.27*    | 40.23**    | 16.36**    | 115.52**   | 0.38                        | 97.79**                       | 2.48     |
| 5                                | ST                                  | 310.46** | 249.92** | 0.37       | 440.96**   | 656.27**   | 463.39**                    | 1 071.18**                    | 194.24** |
|                                  | WL                                  | 188.53** | 2.34     | 3.68       | 136.02**   | 6.44*      | 10.48**                     | 142.74**                      | 51.92**  |
|                                  | NaCl                                | 158.53** | 374.82** | 670.69**   | 32.28**    | 44.44**    | 69.39**                     | 816.74**                      | 113.71** |
|                                  | ST × WL × NaCl                      | 56.57**  | 7.92*    | 21.71**    | 3.91       | 26.48**    | 6.74*                       | 52.09**                       | 25.27**  |
| 9                                | ST                                  | 276.61** | 137.00** | 18.19**    | 1 551.36** | 1 171.98** | 282.40**                    | 1 008.07**                    | 236.56** |
|                                  | WL                                  | 120.41** | 18.38**  | 3.29       | 85.57**    | 0.05       | 17.24**                     | 82.86**                       | 14.13**  |
|                                  | NaCl                                | 83.86**  | 441.10** | 764.51**   | 51.44**    | 275.56**   | 229.07**                    | 865.11**                      | 158.96** |
|                                  | ST × WL × NaCl                      | 109.39** | 6.28*    | 28.76**    | 169.90**   | 145.95**   | 7.46*                       | 49.72**                       | 6.66*    |
| 15                               | ST                                  | 900.51** | 270.90** | 24.20**    | 689.88**   | 1 823.86** | 347.69**                    | 1005.84**                     | 274.06** |
|                                  | WL                                  | 70.20**  | 11.78**  | 1.03       | 271.51**   | 7.28*      | 6.16*                       | 82.01**                       | 11.72**  |
|                                  | NaCl                                | 504.68** | 903.09** | 1 488.69** | 89.25**    | 349.16**   | 192.73**                    | 697.70**                      | 174.44** |
|                                  | ST × WL × NaCl                      | 166.92** | 0.07     | 111.41**   | 2.68       | 5.01*      | 3.66                        | 2.39                          | 4.68*    |

注: \* 表示差异达显著水平 ( $P < 0.05$ ); \*\* 表示差异达极显著水平 ( $P < 0.01$ )。

Note: \* indicate the significance at  $P < 0.05$  level, \*\* indicate the significance at  $P < 0.01$  level.

GR活性均存在显著或极显著的互作效应; 试验前期 (处理后 1~9 d) 对 APX、GPX活性及  $O_2^{\cdot-}$ 、 $H_2O_2$ 含量存在显著或极显著的互作效应; 试验后期 (处理后 5~15 d) 对 MDA含量存在显著或极显著的互作效应。整个试验期间亚适温主效应对辣椒叶片 SOD、GPX、GR活性及  $O_2^{\cdot-}$ 、 $H_2O_2$ 、MDA含量的影响大于弱光、盐胁迫主效应; 对 APX、CAT活性影响较大的是盐胁迫主效应。

### 3 讨论

抗氧化酶系统中 SOD歧化超氧自由基 ( $O_2^{\cdot-}$ ) 为  $H_2O_2$ , 再被 APX、CAT、GPX等清除。CAT定位于线粒体、过氧化物体、乙醛酸循环体中, 专一清除  $H_2O_2$ , 叶绿体中  $H_2O_2$ 主要通过 APX和 GPX进行清除。GR主要分布于叶绿体、线粒体和细胞质中, 逆境胁迫下 GR活性增强, 一方面可以增加  $NADP^+/NADPH$ , 保证了  $NADP^+$ 的供应, 确保  $NADP^+$ 对来自光合电子传递链电子的充分接收, 使传给  $O_2$ 的电子流和  $O_2^{\cdot-}$ 的形成受到抑制; 另一方面还可以保持较高的 GSH/GSSG (氧化型谷胱甘肽), 这不仅有利于 AsA的再生, 而且还可以激活  $CO_2$ 同化中的酶类, 已有证据表明 GR是活性氧清除系统中的限速酶 (Asada, 1999)。与对照相比, 亚适温、弱光、盐胁迫单一及复合逆境处理均增强 SOD、GPX、GR活性 (表 3、表 5), 说明植株为避免遭受亚适温、弱光及盐胁迫的伤害作出了适应性反应。处理后 15 d, 各处理的  $O_2^{\cdot-}$ 产生速率及  $H_2O_2$ 、MDA含量均有不同程度的增加 (表 2、表 6), 说明植株在逆境下体内已生成相应的氧自由基, 而且氧自由基的产生已超过 SOD、APX、CAT、GPX、GR等抗氧化酶的清除能力, 故部分未能清除的活性氧引起膜脂过氧化, 导致膜系统的损伤。

不同逆境下辣椒幼苗清除活性氧的途径有所差异。从 APX、CAT、GPX 3种酶活性的数值 (表 4、表 5) 可知, 辣椒幼苗遭受逆境胁迫后, 叶片  $H_2O_2$ 的清除主要依靠 CAT、APX、GPX作为次要清除途径。逆境处理后, 辣椒叶片 APX、CAT酶活性变化趋势有所不同, 与对照相比, 亚适温盐胁迫、亚适温弱光及盐胁迫处理增强 CAT活性, 降低 APX活性, 其他处理则增强 APX活性, 降低 CAT活性。原因可能是亚适温盐胁迫、亚适温弱光及盐胁迫导致辣椒幼苗光合机构受损严重 (待发表), 电子传递过程中泄漏加剧, 短时间产生的大量活性氧不能迅速清除, 进一步加剧伤害, 使得叶绿体中主要负责清除  $H_2O_2$ 的 APX活性快速下降, 倾向于依靠 CAT、GPX来清除  $H_2O_2$ 。

膜脂过氧化是在膜脂不饱和脂肪酸中发生的一系列自由基反应, 膜脂氧化的中间产物是自由基, 最终产物为 MDA。MDA通常作为膜脂氧化的指标, 反映植物对逆境条件反应的强弱。亚适温、弱光、盐胁迫单一及复合逆境处理后, 辣椒幼苗叶片的 MDA含量均增加, 且复合逆境处理的MDA含量增加幅度较大 (表 6)。说明幼苗体内的活性氧产生和清除系统的平衡遭到破坏, 细胞质膜在活性氧攻击下发生了过氧化, 完整性受到损伤, 且亚适温盐胁迫、亚适温弱光及盐胁迫处理对辣椒幼苗的影响更大。

在低温光抑制中, 低温与光的协同作用对黄瓜 (Lasley et al, 1979)、番茄 (Martin & Ort, 1985) 所造成的伤害比单独的低温处理要严重得多。在盐 ( $NaCl$ )、碱 ( $NaHCO_3$ ) 单一及盐碱双重胁迫下, 黄连叶片 MDA、Pro含量升高, POD、CAT活性增强, 且双重胁迫下各指标数值均高于单一盐或碱胁迫处理 (田桂香, 2006)。弱光低温下, 多以低温为主导产生胁迫, 弱光亚适温下, 多以弱光为主导产生胁迫 (陈青君等, 2003)。高于 12 时, 温度对黄瓜光抑制几乎没有影响, 起作用的主要因子是光照, 低于 12 时, 温度越低, 光抑制加剧的作用越大。在

较低温度下, 增加等量的光量子通量密度所引起的光抑制加剧程度比高温下大, 即低温加剧植物对光的敏感性 (曾纪晴等, 1997)。整个试验期间, 亚适温、弱光与盐胁迫对 SOD、CAT、GR 活性均存在显著或极显著的互作效应, 亚适温主效应对辣椒叶片 SOD、GPX、GR 活性及  $O_2^-$ 、 $H_2O_2$ 、MDA 含量的影响大于弱光、盐胁迫主效应, 说明亚适温起主导作用; 对 APX、CAT 活性影响较大的是盐胁迫主效应。

## References

- Asada K. 1999. The water-water cycle in chloroplasts: Scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 50: 601 - 639.
- Beers R F, Sizer I W. 1952. A spectrophotometric method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase. *Journal of Biological Chemistry*, 195 (1): 133 - 140.
- Chen Qing-jun, Zhang Fu-man, Wang Yong-jian, Kurata Kenji. 2003. Studies of physiologic characteristics of reaction of cucumber to low temperature and poor light. *Scientia Agricultura Sinica*, 36 (1): 77 - 81. (in Chinese)
- 陈青君, 张福墀, 王永健, 藏田宪次. 2003. 黄瓜对低温弱光反应的生理特征研究. *中国农业科学*, 36 (1): 77 - 81.
- de Azevedo Neto A D, Prisco J T, En é s-Filho J, Abreu C E B, Gomes-Filho E. 2006. Effect of salt stress on antioxidative enzymes and lipid peroxidation in leaves and roots of salt-tolerant and salt-sensitive maize genotypes. *Environmental and Experimental Botany*, 56 (1): 87 - 94.
- Foyer C H, Halliwell B. 1976. The presence of glutathione and glutathione reductase in chloroplasts: A proposed role in ascorbic acid metabolism. *Planta*, 133 (1): 21 - 25.
- Foyer C H, Lopez-Delgado H, Dat J F, Scott I M. 1997. Hydrogen peroxide and glutathione-associated mechanisms of acclimatory stress tolerance and signalling. *Physiologia Plantarum*, 100, 241 - 254.
- Giannopolitis N, Ries S K. 1977. Superoxide dismutase. I Occurrence in higher plants. *Plant Physiology*, 59: 309 - 314.
- Halliwell B, Gutteridge J M. 1989. *Free radicals in biology and medicine* (Second edition). Oxford: Oxford University Press.
- Hodges D M, Andrews C J, Johnson D A, Hamilton R I. 1997. Antioxidant enzyme and compound responses to chilling stress and their combining abilities in differentially sensitive maize hybrids. *Crop Science*, 37: 857 - 863.
- Hu Wen-hai, Yu Jing-quan. 2003. Effects of low temperature and low light on the growth, development and physiological functions of tomato plants. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 11 (3): 55 - 57. (in Chinese)
- 胡文海, 喻景权. 2003. 低温弱光对番茄植株生长发育及生理功能的影响. *中国生态农业学报*, 11 (3): 55 - 57.
- Lasley S E, Garber M P, Hodges C F. 1979. After effects of light and chilling temperatures on photosynthesis in excised cucumber cotyledons. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 104: 477 - 480.
- Li Xiao-fen, Shang Qing-mao, Zhang Zhi-gang, Wang Li-hao, Zhang Bao-xi. 2008. Evaluation of salt tolerance of pepper cultivars by multiple statistics analysis. *Acta Horticulturae Sinica*, 35 (3): 351 - 356. (in Chinese)
- 李晓芬, 尚庆茂, 张志刚, 王立浩, 张宝玺. 2008. 多元统计分析方法在辣椒品种耐盐性评价中的应用. *园艺学报*, 35 (3): 351 - 356.
- Martin B, Ort D B. 1985. The recovery of photosynthesis in tomato subsequent to chilling exposure. *Photosynthesis Research*, 6: 121 - 132.
- Nakano Y, Asada K. 1981. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant and Cell Physiology*, 22 (5): 867 - 880.
- Qian Qiong-qiu, Wei Guo-qiang, Zhu Zhu-jun, Li Juan. 2004. Response of photosynthetic apparatus in the seedlings of different cucumber cultivars to salt stress. *Bulletin of Science and Technology*, 20 (5): 459 - 463. (in Chinese)
- 钱琼秋, 魏国强, 朱祝军, 李娟. 2004. 不同品种黄瓜幼苗光合机构对盐胁迫的响应. *科技通报*, 20 (5): 459 - 463.
- Qian Zhi-long, Ding Liping, Cao Shou-chun. 1994. Effect of low temperature stress on pepper seedling lipid peroxidation level and protective enzyme activity. *Acta Horticulturae Sinica*, 21 (2): 203 - 204. (in Chinese)
- 钱芝龙, 丁犁平, 曹寿椿. 1994. 低温胁迫对辣(甜)椒幼苗膜脂过氧化水平及保护酶活性的影响. *园艺学报*, 21 (2): 203 - 204.
- Scandalios J G. 1993. Oxygen stress and superoxide dismutases. *Plant Physiology*, 101: 7 - 12.

- Shang Qing-mao, Chen Shu-fang, Zhang Zhi-gang. 2005. Regulation of selenium on antioxidative enzymes activity in pepper leaves under high temperature stress. *Acta Horticulturae Sinica*, 32 (1): 35 - 38. (in Chinese)
- 尚庆茂, 陈淑芳, 张志刚. 2005. 硒对高温胁迫下辣椒叶片抗氧化酶活性的调节作用. *园艺学报*, 32 (1): 35 - 38.
- Tian Gui-xiang. 2006. Influence of drought, salt-alkaline, temperature and light stress on physiology of *Coptis chinensis* Franch [M. D. Dissertation]. Chongqing: Southwest University. (in Chinese)
- 田桂香. 2006. 干旱、盐碱和温光胁迫对黄连 (*Coptis chinensis* Franch) 生理作用的影响 [硕士论文]. 重庆: 西南大学.
- Urbanek H, Kuzniak-Gebartowska E, Herka H. 1991. Elicitation of defense responses in bean leaves by *Botrytis cinerea* polygalacturonase. *Acta Physiologia Plantarum*, 13: 43 - 50.
- van Breusegem Frank, Vranova Eva, Dat James F, Inze Dirk. 2001. The role of active oxygen species in plant transduction. *Plant Science*, 161: 405 - 414.
- Walker M A, Mckersie B D. 1993. Role of the ascorbate-glutathione antioxidant system in chilling resistance of tomato. *J Plant Physiol*, 141: 234 - 239.
- Zeng Ji-qing, Liu Hong-xian, Wang Yi-rou, Chen Yi-zhu. 1997. Photoinhibition and recovery of cucumber seedling cotyledons under low temperatures. *Acta Photophysiol Sinica*, 23 (1): 15 - 20. (in Chinese)
- 曾纪晴, 刘鸿先, 王以柔, 陈贻竹. 1997. 黄瓜幼苗子叶在低温下的光抑制及其恢复. *植物生理学报*, 23 (1): 15 - 20.
- Zhang Guo-bin, Yu Ji-hua. 2006. Effects of low temperature on photosynthetic characteristics and starting time of pepper seedlings under weak light. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 26 (9): 1770 - 1775. (in Chinese)
- 张国斌, 郁继华. 2006. 低温弱光对辣椒幼苗光合特性与光合作用启动时间的影响. *西北植物学报*, 26 (9): 1770 - 1775.
- Zhang Zhao-xuan, Wan Sai-luo, Ou Chao, Wang Di, Lin Yi, Cai Yong-ping. 2007. Effect of chilling under low light on vegetative and physiological parameters of the Israeli tomato seedlings. *Acta Laser Biology Sinica*, 16 (5): 608 - 613. (in Chinese)
- 张兆轩, 万赛罗, 欧超, 王娣, 林毅, 蔡永萍. 2007. 低温弱光对以色列番茄幼苗生长及生理指标的影响. *激光生物学报*, 16 (5): 608 - 613.
- Zhou Yan-hong, Yu Jing-quan, Qian Qiong-qiu, Huang Li-feng. 2003. Effects of chilling and low light on cucumber seedlings growth and their antioxidative enzyme activities. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 14 (6): 921 - 924. (in Chinese)
- 周艳虹, 喻景权, 钱琼秋, 黄黎锋. 2003. 低温弱光对黄瓜幼苗生长及抗氧化酶活性的影响. *应用生态学报*, 14 (6): 921 - 924.
- Zhou Yu-li, Shu Ying-jie. 2004. Effects of low temperature and poor light on membrane-lipid peroxidation and cell membrane protective enzyme system in eggplant seedlings. *Journal of Anhui Technical Teachers College*, 18 (3): 9 - 12. (in Chinese)
- 周玉丽, 舒英杰. 2004. 低温弱光对茄子幼苗膜脂过氧化和细胞膜保护酶系的影响. *安徽技术师范学院学报*, 18 (3): 9 - 12.

## 图书推荐

# 《中国蔬菜品种志》

本书由中国农业科学院蔬菜花卉研究所主编, 已于 2002 年 9 月出版发行。全书分上、下卷, 1~6 章为上卷, 包括根菜类、白菜类、芥菜类、甘蓝类、绿叶菜类及葱蒜类, 计 2 263 个品种, 1 347 页; 7~12 章为下卷, 包括瓜类、茄果类、豆类、薯芋类、水生蔬菜类和多年生蔬菜类, 计 2 550 个品种, 1 177 页。入志的品种中, 地方品种占 90% 以上, 少量在全国栽培时间较长、种植面积较大的一代杂种也选入其中。本书较全面系统而又有重点地反映了中国丰富的蔬菜品种资源概貌、研究成果及育种水平, 可供蔬菜科研、教学、生产及种子企业、农业行政单位的人员参考。本书出版后受到读者普遍好评, 现尚有少量存书, 特以优惠价格 490 元 (上、下卷) 提供给读者 (原价 980 元)。

购书者请通过邮局汇款至北京中关村南大街 12 号中国农科院蔬菜花卉所《园艺学报》编辑部, 邮编 100081。