

低温弱光对番茄叶片光合作用和叶绿素荧光参数的影响

胡文海 喻景权*

(浙江大学园艺系, 杭州 310029)

摘要: 低温弱光 (温度 5、10 和光强 $60 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 导致番茄植株生长停滞, 叶绿素含量、净光合速率、气孔导度和胞间 CO_2 浓度下降, 但经 5 处理的植株下位叶的胞间 CO_2 浓度与对照无显著差异。经 10 处理的植株在正常生长条件下净光合速率能迅速恢复到对照水平, 而 5 处理的植株则恢复缓慢。10 处理对光系统的光化学效率 F_v/F_m 并无显著影响, 光系统光合电子传递量子效率 PS 在低温处理后期略有下降并能迅速恢复; 5 处理下 F_v/F_m 和 PS 均随处理时间的延长而降低, 且需恢复 4 d 后才回升至对照水平。

关键词: 番茄; 低温; 光合作用; 叶绿素荧光

中图分类号: S 641.2; Q 945 **文献标识码:** A **文章编号:** 0513-353X (2001) 01-0041-06

我国的设施栽培大多以非加温的日光温室和塑料大棚为主, 冬春季节常因低温弱光影响喜温蔬菜的品质与产量。有研究表明, 低温胁迫导致番茄饱和和脂肪酸含量下降, 不饱和脂肪酸^[1]、ABA、可溶性糖含量上升, 而呼吸作用则随处理温度降低而下降^[2]。有关低温对番茄光合特性影响的研究大多集中在中、高光强对番茄的光抑制作用^[3~5], 而对弱光下低温胁迫及随后恢复期间的番茄植株叶片光合特性的研究相对较少^[6~8]。作者试图通过研究番茄不同叶位叶片在不同低温胁迫下净光合速率、气孔导度、胞间 CO_2 浓度以及叶绿素荧光参数的变化, 探明低温弱光对其植株生长和光合作用的影响机制。

1 材料与方法

试验于 1999~2000 年在浙江大学园艺系进行。供试番茄品种为‘中杂 9 号’ (*Lycopersicon esculentum* Mill. cv. Zhongza No. 9)。温室中常规育苗, 5 叶 1 心时移入人工气候室 ($25/18$ 、光强 $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 用日本园试配方营养液进行水培, 直至第 7 叶完全展开时开始处理。处理 (对照), 人工气候室中光强 $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $25/18$ 培养; 处理, 光照培养箱光强 $60 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $10/10$ 处理; 处理, 光照培养箱光强 $60 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $5/5$ 处理。光周期均 12 h。处理 8 d 后, 处理、植株均移入处理的人工气候室恢复培养 8 d。每处理 6 株, 3 次重复。

分别于处理前、处理第 8 天及恢复第 8 天测定叶片生长指数 PI (Plastochron Index), 其

收稿日期: 2000-07-14; 修回日期: 2000-10-26

基金项目: 国家自然科学基金重点资助项目 (39830230)

*通讯作者。

计算根据 Coleman 等^[9]的方法, $PI = n + (\ln L_n - \ln R) / (\ln L_n - \ln L_{n+1})$, 其中参比叶长 $R = 60 \text{ mm}$, n 为长度超过参比叶长的叶片数, L_n 和 L_{n+1} 分别为第 n 及 $n+1$ 片叶的长度; 依据沈伟其^[10]的方法测定叶绿素含量。另外分别于处理前、处理的第 4、8 天及恢复的第 2、4、8 天, 在光强 $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 25°C 下, 用 Ci-ras-1 型光合仪 (英国 PP-systems 公司) 测定植株上位叶 (6~7 叶) 及下位叶 (3~4 叶) 的净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、胞间 CO_2 浓度 (C_i); 用 FMS2 型便携式荧光仪 (英国 Hansatech 公司) 测定上位叶 PS 光化学效率 F_v/F_m 及 PS 光合电子传递量子效率 PS 。测定前叶片暗适应 15 min, 先照射检测光 ($<0.05 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 再照射饱和脉冲光 ($12000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 测定 F_v/F_m 后, 打开内源光化光 (Actinic light, $180 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 3 min 后测 PS 。处理植株在低温处理期间的的光合参数及叶绿素荧光参数的测定均是在光强 $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 25°C 下恢复 1 h 后进行。所有指标均重复测定 3 次, 其结果以平均值 \pm 标准误差表示, 并用 Duncan 新复极差法 (LSR, $P=0.05$) 进行显著性测定。

2 结果与分析

2.1 低温胁迫对番茄叶片生长的影响

如图 1 所示, 10 和 5 处理下, 植株叶片生长指数 PI 值基本不变, 生长完全停止。恢复 8 d 后, 10 处理 PI 值迅速上升, 其增幅 (15.3%) 与对照前 8 d 内的增幅 (15.9%) 相当; 而 5 处理植株恢复 8 d 后, PI 值增幅仅为 8.4%。表明 10 低温胁迫下的番茄植株解除胁迫后恢复生长迅速, 而 5 低温胁迫下的植株解除胁迫 8 d 后仍未完全恢复正常生长。

期间, 对照植株上位叶叶绿素含量保持不变, 而下位叶叶绿素含量则随生长而迅速下降 (表 1)。10 和 5 处理均导致叶绿素含量的下降, 恢复 8 d 后上位叶叶绿素含量能得到完全恢复, 10 处理植株的下位叶叶绿素含量稍有上升, 而 5 处理植株的下位叶叶绿素含量仍继续下降。

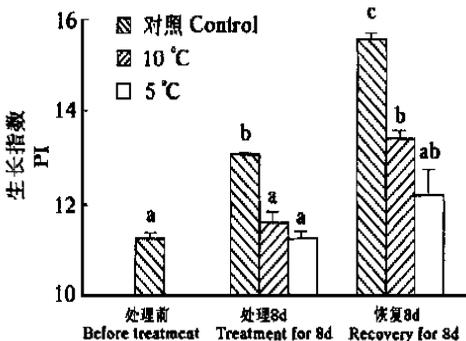


图 1 低温弱光处理对番茄叶片生长指数的影响

图中不同字母表示差异显著 ($P=0.05$)

Fig. 1 Leaf plastochron index (PI) as influenced by chilling under low light

Duncan's test, the same letter indicated no significance at $P=0.05$ level

表 1 低温弱光处理对叶绿素含量的影响

Table 1 Chlorophyll content as influence by chilling under low light

叶	处理	叶绿素含量		
		Chlorophyll content ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-2}$)		
Leaf	Treatment	处理前 Before treatment	处理 8 d Treatment for 8 d	恢复 8 d Recovery for 8 d
上位叶 Upper leaves	对照 Control	459 \pm 17 a	461 \pm 13 a	451 \pm 12 a
	10		341 \pm 14 b	443 \pm 9 a
	5		278 \pm 15 c	441 \pm 13 a
下位叶 Lower leaves	对照 Control	419 \pm 15 a	308 \pm 11 b	246 \pm 8 c
	10		254 \pm 3 cd	271 \pm 7 c
	5		218 \pm 7 d	173 \pm 13 e

2.2 低温胁迫对番茄光合作用的影响

由图 2 可知，对照植株上位叶为正处于生长中的叶片，其净光合速率随时间而上升，而下位叶净光合速率则随时间而逐渐降低，逐步趋向衰老。10 和 5 处理均导致了净光合速率的下降，其中 10 处理 8 d 后上位叶降低了 18.4%，下位叶降低了 34.4%，5 处理 8 d 后则分别降低了 48.6% 和 66.1%，说明低温处理对下位叶光合作用的影响更大。

低温处理下，上位叶净光合速率的下降伴随着气孔导度和胞间 CO_2 浓度的下降，而下位叶在净光合速率和气孔导度下降的同时，10 处理下胞间 CO_2 浓度显著下降，但 5 处理下胞间 CO_2 浓度却并未下降。

经 10 处理的上位叶在随后的恢复期间，净光合速率、气孔导度、胞间 CO_2 浓度均迅速地恢复到对照水平，但经 5 处理的上位叶恢复缓慢，直至第 8 天仍低于对照水平。

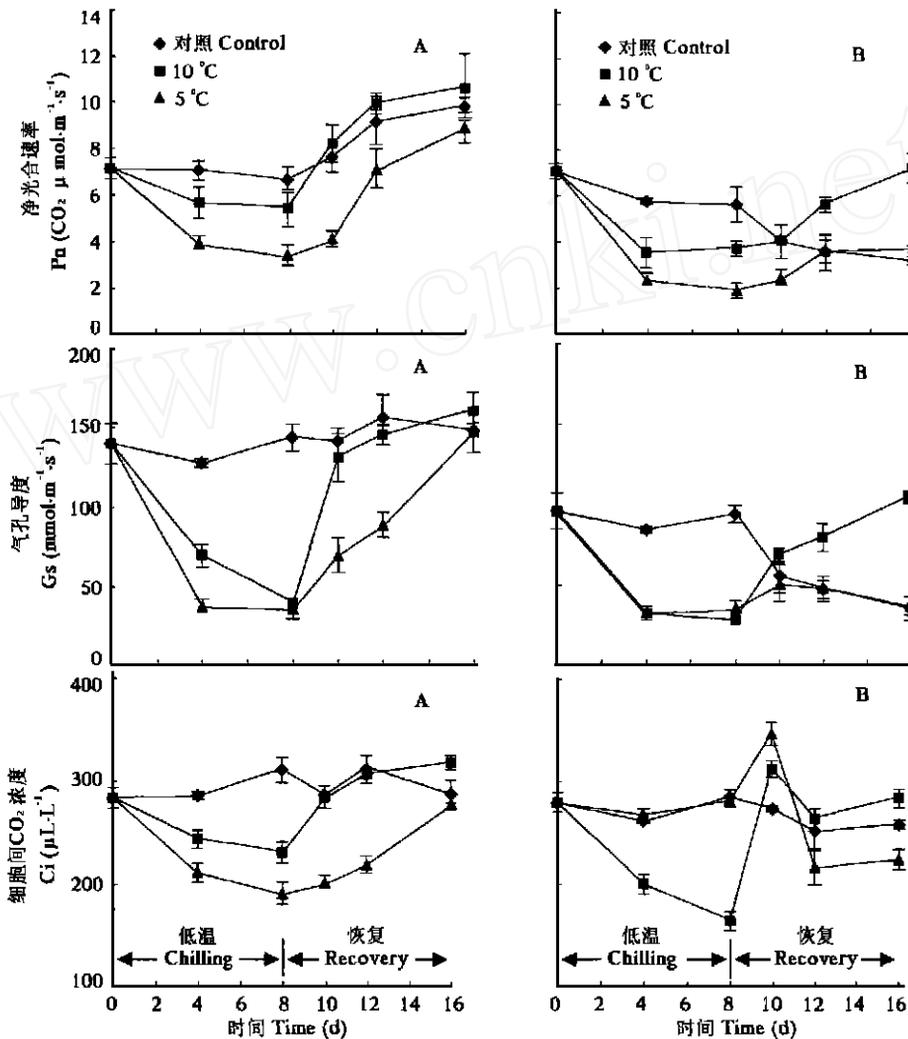


图 2 低温弱光处理对番茄上位叶 (A, 成长叶) 和下位叶 (B, 成熟叶) 气体交换特性的影响

Fig. 2 Effects of chilling under low light on gas exchange characteristics in upper leaves (A, developing leaves) and lower leaves (B, developed leaves) of tomato

经 10℃ 处理植株的下位叶在恢复过程中净光合速率逐渐上升, 第 8 天即上升到比处理前更高的水平; 5℃ 处理植株的下位叶在恢复过程中净光合速率较低温时有所恢复, 但已不能恢复到处理前水平, 只与此时对照衰老下位叶水平相当。

2.3 低温胁迫对叶绿素荧光的影响

为了进一步探讨低温使光合作用下降的机理, 我们观察了低温胁迫对上位叶叶绿素荧光的影响。从图 3 和图 4 可以看出, 10℃ 处理下, PSII 的光化学效率 F_v/F_m 并不下降, 光合电子传递量子效率 Φ_{PSII} 也直至第 8 天才略有降低, 并且解除胁迫后迅速恢复到对照水平; F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 在 5℃ 处理后显著下降 ($P=0.05$), 直至恢复进入第 4 天才达到对照水平。说明 10℃ 低温胁迫对光合机构未造成伤害, 而 5℃ 处理已导致了光合机构的部分失活或破坏。

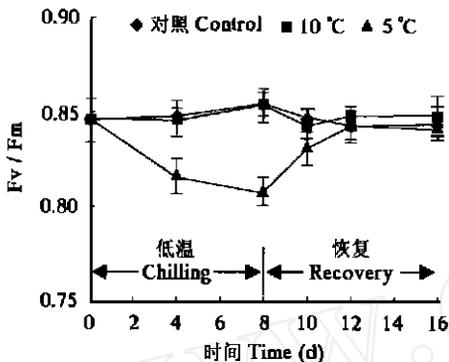


图 3 低温弱光处理对番茄叶片叶绿素光化学效率 (F_v/F_m) 的影响

Fig. 3 Effects of chilling under low light on photochemical efficiency (F_v/F_m) in tomato

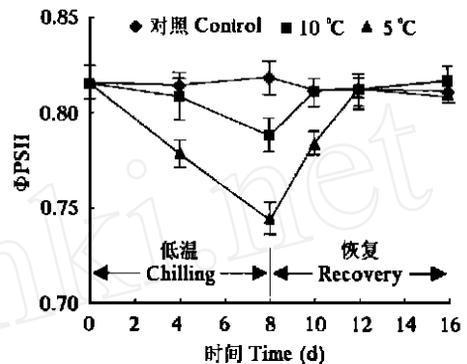


图 4 低温弱光处理对番茄叶片光合电子传递量子效率 Φ_{PSII} 的影响

Fig. 4 Effects of chilling under low light on Φ_{PSII} in tomato

3 讨论

短期或长期低温弱光胁迫是冬季及早春设施园艺生产中常见的问题。本试验结果表明, 弱光下 10℃ 低温胁迫对番茄植株未造成伤害, 只是抑制了生长, 胁迫一经解除即可恢复正常生长; 而 5℃ 低温胁迫对番茄植株已构成冷害, 使之在短时间内难以恢复到正常水平。

低温导致光合作用下降既有气孔因素也有非气孔因素, 如果气孔限制占主导作用, 则在净光合速率、气孔导度下降的同时, 胞间 CO_2 浓度也相应下降。Brügemann 等^[6-8]的研究表明, 弱光下番茄长期处于 6~10℃ 低温引起生长停滞及光合能力的降低, 并不是由于 Rubisco 1,5-二磷酸核酮糖 RuBP 羧化酶/加氧酶 Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase 的降解和活性的降低, 也不是因为促进了叶片的衰老, 而是由于低温引起成熟叶的光合作用下降在恢复期间难以恢复到正常水平; 冷敏感植物番茄叶绿素荧光参数 F_v/F_m 稍有下降, 则说明弱光下低温只对其产生轻度的光抑制。我们的结果表明, 弱光下 10℃ 和 5℃ 低温胁迫均导致了番茄叶片气孔导度的下降, 10℃ 处理植株上位叶和下位叶在气孔导度下降的同时, 胞间 CO_2 浓度也随之下降, 说明 10℃ 处理光合作用的下降主要是由于气

孔限制所致; 在 5℃ 处理下, 上位叶气孔导度下降时胞间 CO_2 也明显下降, 但下位叶在气孔导度下降的同时胞间 CO_2 浓度却不降低, 可见 5℃ 低温胁迫对上位叶与下位叶光合作用影响的机理不同, 上位叶仍主要受气孔限制, 而下位叶光合限制部位主要发生在叶肉细胞内, 而不是由于气孔导度的下降使 CO_2 供应不足。

低温处理后恢复期间, 10℃ 处理的上位叶净光合速率能够迅速恢复到对照水平, 而其下位叶及 5℃ 处理的上位叶和下位叶净光合速率均不能立即恢复到对照水平, 说明 10℃ 低温对下位叶以及 5℃ 低温对所有叶片不仅是通过降低气孔导度使光合作用下降, 还可能通过影响光合机构或暗反应酶活性来影响光合作用。同时, 10℃ 和 5℃ 低温下叶绿素含量均有一定下降, 但恢复 8 d 后上位叶叶绿素含量能完全恢复, 10℃ 处理的下位叶叶绿素含量可部分恢复, 而 5℃ 处理却继续下降。因此, 10℃ 低温对下位叶及 5℃ 低温对上位叶的伤害是可逆的, 在一定时间内能够得到完全或部分恢复, 而 5℃ 低温对下位叶的这种伤害则是不可恢复的, 促进了下位叶的早衰。

分析叶绿素荧光参数的变化有助于探明光合机构受影响的部位。Fv/Fm 降低表明植物受到了光抑制^[11], 而 PS II 失活或被破坏则导致了初始荧光 F_0 的升高^[12]。本试验中 10℃ 处理并未引起 Fv/Fm 的变化, 只是 PS II 在处理后期略有下降, 说明弱光下 10℃ 低温未引起光抑制, 只是在低温处理后期才引起 PS II 光合电子传递量子效率的下降; 而 5℃ 处理引起了 Fv/Fm 及 PS II 的降低, 并且在恢复 4 d 后才达到对照水平, 表明弱光下 5℃ 低温处理的植株在正常温光水平下引起了光抑制, 造成了 PS II 的部分失活或伤害, 限制了光合碳代谢的电子供应, 从而抑制了光合作用, 并且这种伤害须经一定时间才能恢复。

参考文献:

- 1 王孝宣, 李树德, 东惠茹, 等. 低温胁迫对番茄苗期和开花期脂肪酸的影响. 园艺学报, 1997, 24 (2): 161~164
- 2 王孝宣, 李树德, 东惠茹, 等. 番茄品种耐寒性与 ABA 和可溶性糖含量的关系. 园艺学报, 1998, 25 (1): 56~60
- 3 Yakir D, Rudich J, Bravdo B. Photoacoustic and fluorescence measurements of the chilling response and their relationship to carbon dioxide uptake in tomato plants. *Planta*. 1985, 164 (3): 345~353
- 4 Hetherington S E, He J, Smillie R M. Photoinhibition at low temperature in chilling-sensitive and -resistant plant. *Plant Physiol.*, 1989, 90 (4): 1609~1615
- 5 Jung S Y, Steffen K L. Influence of photosynthetic photon flux densities before and during long-term chilling on xanthophyll cycle and chlorophyll fluorescence quenching in leaves of tomato (*Lycopersicon hirsutum*). *Physiol. Plant*, 1997, 100 (4): 958~966
- 6 Brügemann W, Thomas A W, van der Kooij, et al. Long-term chilling of young tomato plants under low light and subsequent recovery. . Growth, development and photosynthesis. *Planta.*, 1992, 186: 172~178
- 7 Brügemann W, Dauborn B. Long-term chilling of young tomato plants under low light. . Leaf development as reflected by photosynthesis parameters. *Plant Cell Physiol.*, 1993, 34 (8): 1251~1257
- 8 Brügemann W, Linger P. Long-term chilling of young tomato plants under low light. . Differential responses of chlorophyll fluorescence quenching coefficients in *Lycopersicon* species of different chilling sensitivity. *Plant Cell Physiol.*, 1994, 35 (4): 585~591
- 9 Coleman W K, Greyson R I. The growth and development of the leaf in tomato (*Lycopersicon esculentum*). I. the plastochron index, a suitable basis for description. *Can. J. Bot.*, 1976, 54: 2421~2428
- 10 沈伟其. 测定叶绿素含量的混合液提取法. 植物生理学通讯, 1988, (3): 62~64

- 11 Krause G.H., Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mbl. Biol.*, 1991, 43: 313 ~ 349
- 12 Demming B., Bjorkman O. Comparison of effect of excessive light on chlorophyll fluorescence (77 K) and photon yield of O₂ evolution in leaves of plants. *Planta.*, 1987, 171: 171 ~ 184

Effects of Chilling under Low Light on Photosynthesis and Chlorophyll Fluorescence Characteristic in Tomato Leaves

Hu Wenhai and Yu Jingquan

(*Department of Horticulture, Zhejiang University, Hangzhou 310029*)

Abstract: Exposure of tomato plants to low temperature (10 °C and 5 °C) under low light (60 μmol · m⁻² · s⁻¹) resulted in a complete inhibition of plant growth and decreased chlorophyll content, net photosynthetic rate (Pn), stomatal conductance (Gs) and intracellular CO₂ (Ci) concentration except Ci for the lower leaves during chilling at 5 °C. During the recovery, Pn for 10 °C treatment arose to a value similar to control, but Pn for 5 °C treatment did not. Chilling at 10 °C did not affect Fv/Fm, but slightly decreased PSII although it recovered soon after chilling stress. However, chilling at 5 °C considerably decreased Fv/Fm and PSII, and both recovered slowly after chilling stress.

Key words: *Lycopersicon esculentum* Mill.; Chilling; Photosynthesis; Chlorophyll fluorescence

征 订 **英汉农业大词典** 由中国农业出版社出版, 16 开本, 6 270 千字, 收词近 30 万条, 内容覆盖农、林、牧、渔等专业或学科。部分专业名词术语加有注解或标明学科, 生物物种名称一般都标出拉丁学名。定价 198 元, 邮购价 218 元。

精编分子生物学实验指南 (译) 是一本集现代分子生物学最新技术基本原理和操作方法的工具书。内容涉及: 大肠杆菌、质粒和噬菌体, DNA 制备与分析, DNA 和 RNA 的酶促操作, RNA 的制备与纯化, 重组 DNA 文库, 重组 DNA 文库的筛选, DNA 测序, 重组 DNA 诱变, DNA 转染细胞方法, 蛋白质分析, 免疫学, DNA - 蛋白质相互作用, 酿酒酵母, 原位杂交与免疫组织化学, 聚合酶链式反应, 蛋白质表达, 蛋白质磷酸化分析等。定价 110 元, 邮购价 123 元。

汉英生物学词汇 收有动物学、植物学、人体解剖学、组织胚胎学、微生物学、遗传学、细胞学、生物化学、生物物理学、生物工程、分子生物学、生态学等学科以及医学、农学的名词, 共约 14 万条。定价 95 元, 邮购价 106 元。

英汉生物学词汇 (第二版) 收有生物学词汇 13 万条。定价 88 元, 邮购价 99 元。

植物分子生物学实验指南 内容包括基因导入的物理、化学、生物方法、植物组织的蛋白质及 RNA 的检测与定位技术, 基因组的足迹、脉冲电泳以及酵母染色体分析技术, 叶绿体基因的转录活性测定及向叶绿体引入蛋白质技术, 研究 DNA/RNA 与蛋白相互作用的 UV 交联分析法、迁移率变动分析法、甲基化干扰法、原位杂交法以及研究 DNA 结合蛋白磷酸化的实验技术等。定价 45.00 元, 邮购价 52 元。

购书地址: 100081 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
电话: 010-68919523