

高温胁迫对甜椒光合作用和叶绿素荧光的影响

吴韩英¹ 寿森炎¹ 朱祝军¹ 杨信廷²

(¹ 浙江大学园艺系, 杭州 310029; ² 北京市农林科学院农业信息技术研究中心, 北京 100089)

摘要: 研究了 35、40、45 和 50 °C 高温处理 0~60 min 对甜椒净光合速率 (Pn)、细胞间隙 CO₂ 浓度 (Ci)、气孔导度 (Gs)、蒸腾速率 (Tr) 以及叶绿素荧光参数的影响。结果表明, 35 和 40 °C 处理下, Pn 随 Ci 的下降而下降, 而 45 和 50 °C 处理下, Pn 明显下降, 但 Ci 在 45 °C 下变化不大, 50 °C 下增加, Gs 的变化与 Tr 呈显著正相关。表明在严重的高温胁迫下光合抑制主要是由于非气孔限制引起, 而在胁迫较轻时, 可能主要是通过气孔限制。蒸腾作用对气孔导度的敏感性高于光合作用。叶绿素荧光参数 Fv/Fm、Fm、Fo 在 35 和 40 °C 处理下变化不大, 而 45 和 50 °C 处理下 Fv/Fm、Fm 明显下降, 但 Fo 上升, 处理结束后置于 25 °C 下 24 h 后都能得到恢复, 表明短期高温下光系统 II 的可逆性失活是光抑制的主要原因。

关键词: 甜椒; 高温胁迫; 光合作用; 叶绿素荧光

中图分类号: S 641.3; Q 945 **文献标识码:** A **文章编号:** 0513-353X (2001) 06-0517-05

甜椒 (*Capsicum frutescens* L.) 在我国蔬菜生产上具有重要地位, 近年来栽培面积不断扩大。但由于耐热品种较少, 在夏季持续高温条件下, 植株生长不良、落花落果严重、果实畸形率增加、病毒病发生严重, 影响产量和果实品质。研究表明, 高温胁迫易引起植物蛋白质变性、氨毒害、膜伤害、光合作用下降, 因呼吸作用升高而造成饥饿伤害等^[1,2]。光合作用是植物对高温最敏感的生理过程之一^[3], 研究高温下植物光合作用的变化有助于更好地了解其高温适应性。目前有关高温对甜椒光合作用的研究较少。我们以‘海花三号’为试材, 研究其幼苗在短期高温处理下叶片光合作用及叶绿素荧光参数的变化, 以探讨高温对甜椒的伤害机理。

1 材料与方法

试验于 2000 年 5 月在浙江大学园艺系温室内进行。供试品种为‘海花三号’。种子经浸种催芽后, 播于砗糠灰与珍珠岩的混合基质中, 萌发后用日本园试营养液^[4]和自来水隔天交替浇灌, 当植株长至二叶一心时定植于塑料营养钵 (直径 12 cm, 高度 10 cm) 中, 隔天浇灌日本园试营养液, 基质与育苗时相同, 生长温度控制在 25/18 °C (昼/夜), 光照强度为 600 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。苗长至 6~7 片真叶时, 分别移入 35、40、45、50 °C 恒温光照培养箱 (光照强度为 600 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 中, 处理前 (即 0 min 时)、处理 20、40、60 min 后, 分别测定第 1 片最大展开叶的光合作用和叶绿素荧光参数。处理结束后将苗移

收稿日期: 2001-05-14; 修回日期: 2001-08-23

基金项目: 国家自然科学基金重点资助项目 (39830230)

至 25℃ 恒温培养箱 (光照强度为 $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 中恢复, 24 h 后测定叶绿素荧光参数。用英国 PP Systems 公司生产的 CIRAS-1 型便携式光合测定系统测定叶片的净光合速率 (P_n)、细胞间隙 CO_2 浓度 (C_i)、气孔导度 (G_s)、蒸腾速率 (T_r) 等。测定均在 25℃、光照强度为 $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 CO_2 浓度为 $350 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$ 下进行。用英国 Hansatech 公司生产的 PEAMK2 型便携式荧光测定仪测定叶绿素荧光参数初始荧光 (F_0)、最大荧光 (F_m)、可变荧光 (F_v)、PSII 的光化学效率 (F_v/F_m)。测定前暗适应 20 min, 测定时先照射检测光 ($< 0.05 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 再照射饱和和脉冲光 ($12\,000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 每处理重复 3 次, 每重复测定 4 株, 结果以平均值 \pm 标准误差表示。

2 结果与分析

2.1 不同温度处理下甜椒 P_n 、 C_i 的变化

由图 1 可见, 甜椒叶片在高温处理下的 P_n 呈下降趋势, 其中 45 和 50℃ 处理下 20 min 内便分别下降到 16.8 % 和 5.5 %, 之后 50℃ 处理的 P_n 保持极低的水平, 几乎为零, 而 45℃ 处理略有回升。35、40℃ 处理下则在处理 40 min 后才出现明显下降。 C_i 在 50℃ 处理 20 min 内急剧上升, 之后维持较高水平。35、40℃ 处理下稍有下降, 45℃ 处理时先略有上升, 而后缓慢下降。这说明短期不同程度的高温胁迫抑制光合作用的机理不同。

2.2 不同温度处理下甜椒 G_s 及 T_r 的变化

由图 2 可见, 甜椒叶片的 G_s 与 C_i 、 P_n 的变化趋势不同, 50℃ 处理 40 min 叶片 G_s 急剧上升, G_s 在高温下的上升在其它植物中也有报道。Ranney 等^[5]观察到在 25~40℃ 叶温范

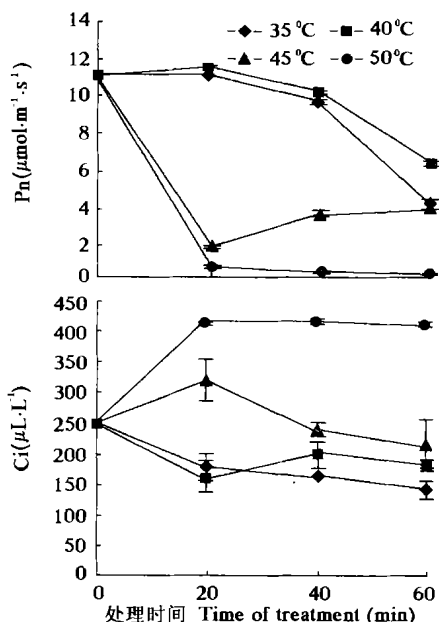


图 1 不同温度对甜椒叶片 P_n 和 C_i 的影响

Fig. 1 Effects of different temperature on P_n and C_i in sweet pepper leaf

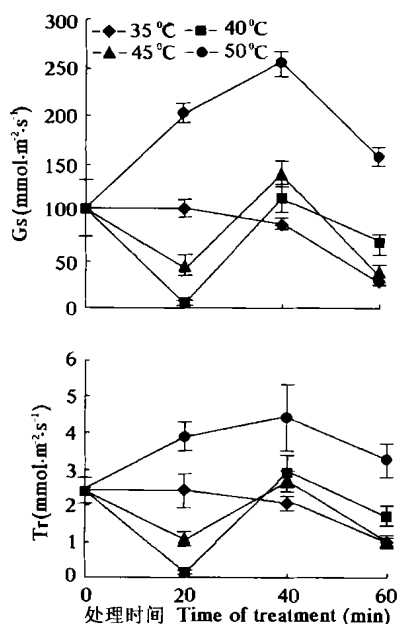


图 2 不同温度对甜椒叶片 G_s 和 T_r 的影响

Fig. 2 Effects of different temperature on G_s and T_r in sweet pepper leaf

围内, 'River birch' 叶片 G_s 随处理温度的升高而升高。但他们^[6]在 1991 年报道, G_s 在轻度水分胁迫下下降, 这种高温下 G_s 的升高只在土壤湿度非常高的情况下才出现。Burke 等^[7,8]认为, 高温下的 G_s 升高有利于提高 Tr , 降低叶温。本试验中, G_s 升高的同时 Tr 加快, 表明在 50 的极端高温下, 在供水充足的情况下, 通过提高 Tr 来降低叶温是植物的一种保护反应, 然而在所有处理下 40min 后 G_s 都急剧下降, 同时 Tr 也急剧下降, 这可能是植物为避免高温下蒸腾作用加快而引起的失水过多而采取的另一种保护性反应。 Tr 与 G_s 的相关性分析表明, 两者呈线性相关 ($r=0.9294$, 图 3)。

2.3 不同温度处理下叶绿素荧光的变化

由图 4 可看出, 不同温度处理下甜椒叶片叶绿素荧光参数变化非常灵敏。 F_v/F_m 、 F_m 在 45、50 处理后明显下降, 在 40min 时达最低, 而后略有回升, 45 处理下的上升幅度明显高于 50 处理。 F_o 的变化方向与 F_v/F_m 、 F_m 相反。而 35、40 处理下, 各参数没有明显变化。由此可见, F_v/F_m 的下降主要是由于 F_m 的下降和 F_o 的上升所引起。

3 讨论

关于高温对光合作用的抑制机理, 早期的研究认为, 主要是降低了 G_s , 使叶绿体内 CO_2 的供应受阻^[3]。但许大全等认为光合作用的抑制是由非气孔因素引起, 是叶肉细胞气体扩散阻抗增加、 CO_2 溶解度下降、Rubisco 对 CO_2 的亲合力降低或光合机构关键成分的热稳定性降低等原因所致^[9]。我们的研究结果显示, 短期的 50 处理下 P_n 下降的同时 G_s 和 C_i 都上升, 说明非气孔因素的限制作用是 P_n 下降的主要原因。而 35、40 处理下 P_n 的下降伴随着 G_s 和 C_i 的下降, 因此气孔因素的抑制作用可能占主导地位。45 处理下 P_n 在 20min 内的急剧下降伴随着 C_i 的上升, 而随后 P_n 缓慢回升却伴随 C_i 的缓慢下降, 说明在该处理下非气孔因素的限制作用仍占主导地位。

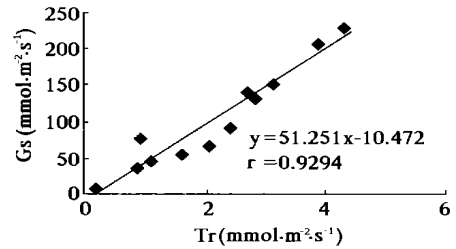


图 3 G_s 与 Tr 的相关性分析

Fig. 3 The correlation between G_s and Tr

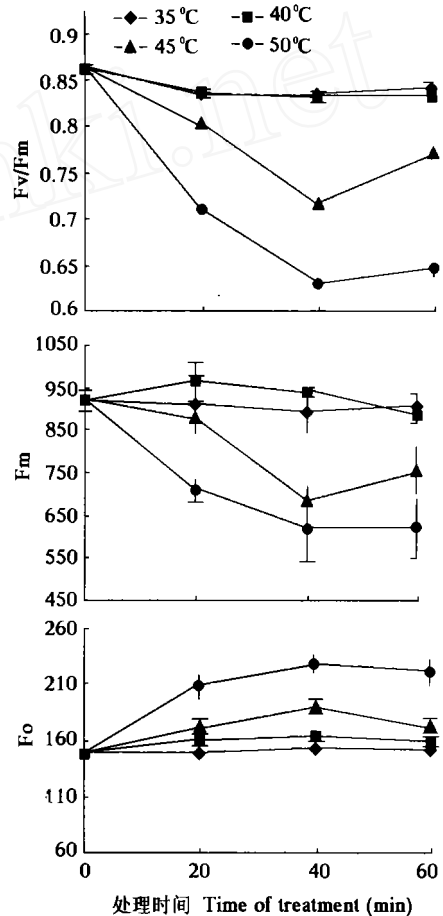


图 4 不同温度处理对甜椒叶片 F_v/F_m 、 F_m 、 F_o 的影响

Fig. 4 Effects of different temperature on F_v/F_m , F_m and F_o in sweet pepper leaf

本试验表明, G_s 变化对 P_n 、 C_i 均没有直接影响, 而与 T_r 的变化呈线性相关。在高温条件下, 气孔的反应主要受植株内水分状况和叶内与周围水蒸气分压差的影响^[10]。 G_s 通过灵敏地调节蒸腾作用, 实现对高温、干旱等逆境的抵抗与适应。相反, P_n 变化似乎对 C_i 有一定的影响: 45、50 处理下 P_n 下降与 C_i 的升高同步, 而 45 下 P_n 的回升也与 C_i 的下降同步。根据 Ranney 等的观点^[4], 50 处理下 C_i 的增加可能与呼吸速率上升和光合速率下降有关。

叶绿素荧光参数 F_v/F_m 常被用作标明环境胁迫程度的指标和探针^[11~14]。本试验中 35、40 处理没有引起 F_v/F_m 的明显变化, 甜椒叶片光合作用受抑是由气孔因素引起的; 45、50 处理则使甜椒 F_v/F_m 大幅度下降, 光合机构受到一定的伤害, 光合作用受抑是由于非气孔因素引起的。陈贻竹等^[11]提出, 类囊体膜结构发生改变, 首先反映的是 F_0 的上升。本试验结果发现, 40 与 45 处理之间各荧光参数发生明显变化, 可见类囊体膜发生结构变化的临界温度处于这两个温度之间。曾有报道指出, 短期的高温可提高辣椒、小麦、大白菜等植株对短暂高温的抵抗能力^[15,16], 赵可夫等^[17]认为其原因可能与高温锻炼提高了膜的饱和度或产生一些如糖、蛋白质等的保护物质有关。45 处理下 P_n 在 20min 后的回升, 可能是叶片获得了热锻炼的保护性反应, 与 PSII 的快速修复有关。 F_v/F_m 下降可能伴随着 F_0 的上升或下降, 非辐射能量耗散的增加会引起 F_0 下降^[13], 而 F_0 上升是由于 PSII 反应中心的破坏或失活^[14]。本试验结果表明, 45、50 处理下 F_v/F_m 的明显变化是由于 F_0 上升引起的, 而且恢复试验结果表明, 25 下 24 h 后, F_0 、 F_m 、 F_v/F_m 都能恢复到对照水平。可见, 本试验条件下 F_v/F_0 的下降可能主要是由于光系统的可逆性失活引起的。

参考文献:

- 1 Thebud R, Santarius K A. Effects of high-temperature stress on various biomembranes of leaf cells in Situ and in Vivo. *Plant Physiol.*, 1987, 70: 200 ~ 205
- 2 Youngner V B, Nudge F G. Growth and carbohydrate storage of three *Poa pratensis* L. strains as influenced by temperatures. *Crop Sci.*, 1968, 8: 455 ~ 456
- 3 Berry J, Bjorkman O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1980, 31: 491 ~ 543
- 4 Yu J Q, Komada H, Yokomada H. Sugi barki, a potential growth substrate for soilless culture with bioactivity against some soil-borne diseases. *J. Horticultural Science*, 1997, 72 (6): 989 ~ 996
- 5 Ranney T G. Heat tolerance of five taxa of birch (*Betula*): physiological responses to supraoptimal leaf temperatures. *J. Amer. Hort. Sci.*, 1994, 119: 243 ~ 248
- 6 Ranney T G, Bir R E, Skroch W A. Comparative drought resistance among six species of birch (*Betula*): Influence of mild water stress on water relations and leaf gas exchange. *Tree Physiol.*, 1991, 8: 351 ~ 360
- 7 Burke J J, Upchurch D R. Leaf temperature and transpirational control in cotton. *Environ. Expt. Bot.*, 1989, 29: 487 ~ 492
- 8 叶陈亮, 柯玉琴, 陈伟. 大白菜耐热性的生理研究 III. 叶片水分和蛋白质代谢与耐热性. *福建农业大学学报*, 1996, 25 (4): 490 ~ 493
- 9 许大全, 沈允钢. 光合作用的限制因素. 见: 余叔文, 汤章城主编. *植物生理与分子生物学*. 北京: 科学出版社, 1998. 262 ~ 276
- 10 杜永臣. 园艺作物高温逆境生理的研究进展. *园艺学年评*, 1996, 2: 1 ~ 13
- 11 陈贻竹, 彭长连. 盐藻的叶绿素荧光测定. *中科院华南植物所集刊*, 1994 (9): 45 ~ 101

- 12 陈贻竹, 李晓萍, 夏 丽, 等. 叶绿素荧光技术在植物环境胁迫研究中的应用. 热带亚热带植物学报, 1995, 3 (4): 79 ~ 86
- 13 Demmig B, Winter K, Kruger A. Czygan Franz-Christian. Photoinhibition and zeaxanthin formation in intact leaves: a possible role of the xanthophyll cycle in the dissipation of excess light energy. Plant Physiol., 1987, 84: 218 ~ 222
- 14 Hong S S, Xu D Q. Light-induced increase in initial fluorescence parameters to strong light between wheat and soybean leaves. Chinese Science Bulletin, 1997, 42: 684 ~ 688
- 15 Anderson J, McCollum G, Roberts W. High temperature acclimation in pepper leaves. HortScience, 1990, 25 (10): 1272 ~ 1274
- 16 吴国胜, 曹婉虹, 王永健, 等. 细胞膜热稳定性及保护酶和大白菜耐热性的关系. 园艺学报, 1995, 22 (4): 353 ~ 358
- 17 赵可夫, 王韶唐主编. 作物抗性生理. 北京: 农业出版社, 1990. 120 ~ 144

Effects of High Temperature Stress on Photosynthesis and Chlorophyll Fluorescence in Sweet Pepper (*Capsicum frutescens* L.)

Wu Hanying¹, Shou Shenyang¹, Zhu Zhujun¹, and Yang Xinting²

(¹ Department of Horticulture, Zhejiang University, Hangzhou 310029; ² Agriculture Information Technology Research Center, Beijing academy of agriculture science, Beijing 100089)

Abstract: Effects of four temperatures (35, 40, 45 and 50 °C) on photosynthetic rate (Pn), concentration of internal leaf CO₂ (Ci), stomatal conductance (Gs), transpiration rate (Tr) and chlorophyll fluorescence in sweet pepper were studied. The results showed that when plants were treated with 35 and 40 °C, Pn decreased with the decreasing of Ci. When plants were treated with 45 and 50 °C, Pn decreased considerably, Ci changed slightly at 45 °C and increased at 50 °C. Changes of Gs were positively correlated with Tr. It could be concluded that inhibition of photosynthesis at extreme high temperature stress resulted from nonstomatal limitations, but stomatal limitations lead to inhibition of photosynthesis when plants were under mild high temperature stress. The change of transpiration was more sensitive to stomatal conductance than photosynthesis. Fluorescence parameters such as Fv/Fm, Fo and Fm were hardly changed under 35 and 40 °C, but Fv/Fm and Fm were reduced, Fo was increased at 45 and 50 °C. After recovery at 25 °C for 24 hours, Fo, Fm and Fv/Fm were almost entirely restored. The results suggested that reversible inactivation of PSII is the main factor leading to photosynthetic inhibition under short terms of high temperature stress.

Key words: Pepper; High temperature stress; Photosynthesis; Chlorophyll fluorescence