

低温弱光下辣椒幼苗叶绿素荧光特性及其与品种耐性的关系

王春萍¹, 黄启中², 雷开荣¹, 吕中华², 静 一¹, 黄任中^{2,*}, 林 清¹, 郑 勇^{2,*}

(¹重庆市农业科学院生物技术研究中心, 重庆 401329; ²重庆市农业科学院蔬菜花卉研究所, 重庆 401329)

摘 要: 选取 4 份耐低温弱光性不同的辣椒品种, 以耐低温弱光指数作为品种耐性鉴定的依据, 研究了四叶一心期, 昼/夜温度 10 °C/5 °C, 光照 70 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的低温弱光下叶片叶绿素荧光特性, 分析了其与耐低温弱光指数的关系。结果表明, 低温弱光处理后, 辣椒叶片的初始荧光 (F_0)、最大荧光 (F_m)、光合系统 II (PS II) 最大光化学量子产量 (F_v/F_m) 和光化学淬灭系数 (qP) 呈降低趋势; 非光化学淬灭系数 (qN) 在处理 3 和 5 d 显著上升, 处理 7 d, 非耐性品种 qN 显著下降, 耐性品种 qN 显著上升或无显著变化; 最大相对电子传递速率 ($rETR_{\max}$) 和快速光响应曲线初始斜率 (α) 呈下降趋势; 半饱和光强 (I_k) 在非耐性品种中呈下降趋势, 但在耐性品种中呈上升趋势; 随着光照强度不断增强, qP 不断下降, 但耐性品种发生完全光抑制的光强显著大于非耐性品种。 F_0 、 F_m 、 qP 、 qN 、 F_v/F_m 、 $rETR_{\max}$ 、 α 、 I_k 等叶绿素荧光参数与耐低温弱光指数显著相关, 其中 $rETR_{\max}$ 最稳定灵敏。 qP 光响应曲线和 $rETR_{\max}$ 可作为实际生产中辣椒耐低温弱光的主要筛选指标。

关键词: 辣椒; 低温弱光; 耐低温弱光指数; 叶绿素荧光; 光响应特性

中图分类号: S 641.3

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2015) 09-1798-09

Chlorophyll Fluorescence Characteristics of Pepper Seedlings Under Low Temperature and Weak Light and Their Relationship to Varieties Tolerance

WANG Chun-ping¹, HUANG Qi-zhong², LEI Kai-rong¹, LÜ Zhong-hua², JING Yi¹, HUANG Ren-zhong^{2,*}, LIN Qing¹, and ZHENG Yong^{2,*}

(¹Biotechnology Research Center, Chongqing Academy of Agricultural Sciences, Chongqing 401329, China; ²Vegetable and Flower Research Institute, Chongqing Academy of Agricultural Sciences, Chongqing 401329, China)

Abstract: Effects of low temperature (10 °C/5 °C) and weak light (70 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) on chlorophyll fluorescence characteristics of four pepper varieties at seedling stage were studied, and moreover, correlations between the chlorophyll fluorescence characteristics and chilling and weak-light resistance indexes were analyzed. The results indicated that minimal fluorescence (F_0), maximum fluorescence (F_m), maximum quantum yield of photosystem II photochemistry (F_v/F_m) and photochemical quenching (qP)

收稿日期: 2015-05-26; **修回日期:** 2015-07-30

基金项目: 重庆市农发良种创新项目 (NKY2014AB022); 重庆市“十二五”良种创新工程子项目 (cstc2012ggC80005); 公益性行业 (农业) 科研专项经费项目 (200903025)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: 376624471@qq.com; 371692533@qq.com)

decreased after treatment. Non photochemical quenching (qN) significantly increased after 3 and 5 days treatment. After 7 days treatment, the qN significantly decreased in the sensitive varieties but significantly increased or didn't changed significantly in the resistant varieties. Maximum electron transport rate ($rETR_{max}$) and initial slope (α) decreased in all varieties. The minimum saturating irradiance (I_k) declined in the sensitive varieties but increased in the resistant varieties. The qP continuously decreased along with increased light intensity, however, the light intensities of complete light inhibition of the resistant varieties were significantly higher than that of sensitive varieties. Significant correlations between F_o , F_m , F_v/F_m , qN , qP , $rETR_{max}$, α , I_k and the chilling and weak-light resistance indexes were observed, and among these parameters, $rETR_{max}$ was the most stable and sensitive one. In practice, $rETR_{max}$ and the light responsive curve of qP could be used as primary tools for identification and screening chilling and weak-light tolerant pepper varieties.

Key words: pepper; low temperature and weak light; chilling and weak-light resistance indexes; chlorophyll fluorescence; light response characteristics

辣椒 (*Capsicum annum* L.) 是喜温蔬菜, 低温弱光是影响其冬春季设施生产的主要逆境因素之一。筛选和培育耐性品种对于辣椒生产十分重要, 建立准确易行的鉴定指标和方法是前提和基础。前人探索了一些辣椒耐冷性鉴定方法 (邹志荣和陆帼一, 1995; 毛爱军和耿三省, 2001; 刘慧英 等, 2002; 刘雪梅 等, 2010; 任旭琴 等, 2010), 对辣椒育种具有重要的参考价值。然而, 这些方法主要是针对低温这一单因素, 针对低温弱光双重因素的鉴定方法较少, 并且由于这些方法主要以表型变化为筛选和评价指标, 其准确性受鉴定者的主观判断影响较大, 有待改进。

叶绿素荧光技术能精确测定和研究光合系统 II (PS II) 的动态变化, 可灵敏客观地探测各种外界因子对光合作用造成的影响, 在研究作物抗逆境能力, 如耐冷性、耐热性、耐旱性及耐盐性等方面显示出较好的应用前景 (Murchie & Lawson, 2013)。叶绿素荧光参数已成为拟南芥、玉米等植物的重要耐低温筛选指标 (Fracheboud et al., 1999; Anamika et al., 2014)。利用叶绿素荧光技术研究低温弱光下辣椒的叶绿素荧光特性已有较多报道 (Liu et al., 2002; 张国斌 等, 2004; 睦晓蕾 等, 2007; 张志刚和尚庆茂, 2010; 何勇 等, 2013), 但对于叶绿素荧光特性与耐低温弱光性的关系研究较少。目前仅见颀建明等 (2011) 发现 $15\text{ }^{\circ}\text{C}/5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 $100\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 低温弱光处理 15 d 的辣椒叶片 Φ_{PSII} 、 F_v'/F_m' 、 qP 、 NPQ 、 F_m' 、 F_v' 等叶绿素荧光参数与冷害指数显著相关, 但该研究未对光响应相关的叶绿素荧光特性与品种耐性的关系进行研究。

本研究中以 4 份对低温弱光耐性不同的辣椒品种为材料, 在以耐低温弱光指数为依据进行品种耐性鉴定的基础上, 对其在昼/夜温度 $10\text{ }^{\circ}\text{C}/5\text{ }^{\circ}\text{C}$, 光照 $70\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的低温弱光处理后包括光响应特性在内的叶绿素荧光特性进行研究, 并分析叶绿素荧光特性与品种耐低温弱光性的相关性, 以期确定更加准确有效的辣椒耐低温弱光筛选指标。

1 材料与方法

1.1 材料

选取 4 个辣椒品种 ‘南京早椒’、‘茄门’、‘辣椒 2 号’ 和 ‘辣椒 11 号’ 为试材, 其中南京早椒耐寒性强, 茄门对低温敏感, 辣椒 2 号和辣椒 11 号耐寒性未知。

1.2 试验方法

挑选各品种饱满一致且无病虫害的种子,用 30 ℃清水浸泡 4 h,搓洗沥干水分后,将种子均匀放入盛有两层滤纸的培养皿中,加入蒸馏水,保持培养皿中滤纸湿润,分别置于人工气候箱,常温(28 ℃)黑暗条件下发芽。待胚芽长至 0.5 cm 左右,播种于穴盘中放在培养箱中育苗,昼/夜温度 28 ℃/18 ℃,光照 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,光周期 10 h/14 h。辣椒长到四叶一心时,选择长势较为整齐的辣椒幼苗,于人工气候箱进行低温弱光处理,昼/夜温度 10 ℃/5 ℃,光照 $70 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,光周期 10 h/14 h,空气相对湿度 70%~80%。

1.3 耐低温弱光指数统计

处理 9 d 后进行耐低温弱光指数统计分析。将低温弱光伤害程度分为 5 个等级:0 级,全株完好;1 级,子叶表现萎蔫;2 级,子叶及以上 1~2 片真叶表现萎蔫;3 级,子叶及以上 3~4 片真叶表现萎蔫;4 级,植株死亡。

耐低温弱光指数 = $[1 - \sum (j \times N_j) / (j_{\max} \times \sum N_{ji})] \times 100$ 。其中, N_j 为 j 级植株数, j_{\max} 为耐低温弱光性最高级数, $\sum N_{ji}$ 为总株数。3 次重复,每个重复 50 株。

1.4 叶绿素荧光特性测定

辣椒幼苗叶绿素荧光特性测定参照王春萍等(2012)的方法。将辣椒幼苗暗适应 30 min 后剪下已充分展开的功能叶,在 25 ℃下利用调制叶绿素荧光成像系统(IMAGING-PAM, WALZ, 德国)进行叶绿素荧光参数测定。仪器工作参数设定:检测光强度 $0.1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,光化光强度 $56 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,饱和脉冲强度 $2700 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,脉冲光时间 0.8 s,每隔 20 s 打开一次。参数设定后,首先测叶绿素荧光动力学曲线(Kinetics Curve),获得初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m)、PS II 最大光化学量子产量(F_v/F_m)、光化学淬灭系数(qP)和非光化学淬灭系数(qN)等叶绿素荧光参数。在 IMAGING-PAM 的快速光响应曲线(Rapid Light Curve)窗口设置 PAR 为 0、81、186、281、396、531、701、801、926、1 076 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光合有效辐射强度梯度,相邻光照强度之间间隔 20 s,测定快速光响应曲线,获得 PS II 相对电子传递速率($rETR$)和光化学淬灭系数(qP)等参数随光强的不断增强而不断变化的信息。

相对电子传递速率 $rETR = (F_m' - F_t) / F_m' \times PAR \times 0.5 \times 0.84$,其中 F_m' 代表光适应的样品在饱和脉冲时得到的最大荧光产量, F_t 为实时荧光产量, PAR 为入射到样品的光合有效辐射强度, 0.5 是假设植物吸收的光被两个光系统均分, 0.84 是植物的经验性吸光系数。用公式 $P = P_m \times [1 - \exp(-\alpha \times PAR/P_m)] \times \exp(-\beta \times PAR/P_m)$ 拟合快速光曲线, P_m 为无光抑制时的最大相对电子传递速率($rETR_{\max}$), α 是快速光曲线的初始斜率, β 为快速光曲线在高光强下下降部分的斜率(Platt et al., 1980),半饱和光强 $I_k = P_m/\alpha$ 。采用 Excel 2007 和 SPSS13.0 进行数据分析,各参数数值为 3 次重复处理试验的平均值。

2 结果与分析

2.1 苗期耐低温弱光性鉴定

辣椒幼苗在低温弱光胁迫下会出现一些直观表现,根据其受害程度分级调查计算其耐低温弱光指数,耐低温弱光指数越高,植株的耐低温弱光性越强。

从图 1 可知‘南京早椒’的耐低温弱光指数最高, 显著高于其他 3 个品种, ‘辣椒 2 号’次之, ‘茄门’和‘辣椒 11 号’最低。

2.2 不同时间低温弱光处理辣椒叶片叶绿素荧光特性

低温弱光处理后, 初始荧光 (F_o)、最大荧光 (F_m)、PS II 最大光化学量子产量 (F_v/F_m) 和光化学淬灭系数 (qP) 呈降低趋势 (表 1)。同一参数在不同品种降低的程度存在差异, 例如, 与对照相比, 处理 9 d, ‘辣椒 11 号’ F_o 仅下降了 13.89%, 其他 3 个品种却下降了 32.50%~35.70%。非光化学淬灭系数 (qN) 在处理 3 和 5 d 显著上升, 但处理 7 d ‘辣椒 11 号’和‘茄门’ qN 显著下降, ‘南京早椒’显著上升, ‘辣椒 2 号’ qN 无显著变化。因此, 不同品种的光合机构受低温弱光的影响程度不同。

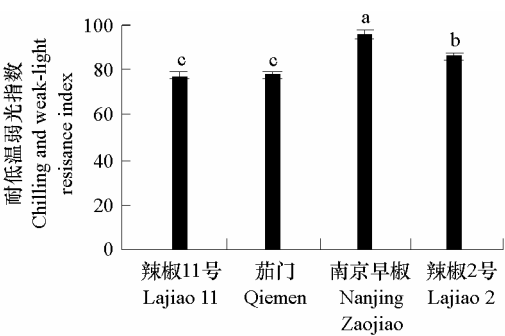


图 1 辣椒苗期耐低温弱光性鉴定
不同小写字母表示差异达 0.05 显著水平。
Fig. 1 Identification of chilling- and weak-light-tolerance of pepper at seedling stage
Values followed by different letters are significantly different at 0.05 level.

表 1 不同时间低温弱光处理辣椒叶片叶绿素荧光参数变化						
Table 1 Changes of chlorophyll fluorescence parameters in pepper leaves after different days of low temperature and weak light						
品种 Variety	处理时间/d Treatment time	F_o	F_m	F_v/F_m	qP	qN
辣椒 11 号 Lajiao 11	0	0.0871 ± 0.0047 a	0.3894 ± 0.0129 a	0.7763 ± 0.0068 a	0.9073 ± 0.0115 a	0.5490 ± 0.0243 c
	1	0.0812 ± 0.0003 a	0.3547 ± 0.0025 ab	0.7712 ± 0.0009 a	0.8530 ± 0.0100 b	0.5347 ± 0.0015 c
	3	0.0747 ± 0.0027 b	0.3177 ± 0.0353 b	0.7631 ± 0.0259 a	0.8083 ± 0.0102 c	0.6300 ± 0.0498 b
	5	0.0810 ± 0.0016 a	0.3180 ± 0.0196 b	0.7443 ± 0.0208 b	0.7520 ± 0.0036 d	0.6733 ± 0.0498 a
	7	0.0736 ± 0.0020 b	0.1906 ± 0.0147 c	0.6131 ± 0.0187 c	0.7597 ± 0.0097 d	0.4527 ± 0.0115 d
茄门 Qiemen	9	0.0750 ± 0.0081 b	0.1415 ± 0.0183 d	0.4689 ± 0.0133 d	0.4800 ± 0.0123 e	0.5357 ± 0.0031 c
	0	0.1070 ± 0.0107 a	0.4735 ± 0.0310 a	0.7743 ± 0.0083 a	0.8877 ± 0.0063 a	0.4800 ± 0.0043 d
	1	0.0972 ± 0.0012 ab	0.4126 ± 0.0062 b	0.7643 ± 0.0063 a	0.8307 ± 0.0040 b	0.5060 ± 0.0030 c
	3	0.0887 ± 0.0040 b	0.3585 ± 0.0308 c	0.7519 ± 0.0141 b	0.7930 ± 0.0091 c	0.6533 ± 0.0078 a
	5	0.0941 ± 0.0080 b	0.3348 ± 0.0387 c	0.7170 ± 0.0324 c	0.7651 ± 0.0105 d	0.5900 ± 0.0087 b
南京早椒 Nanjing zaojiao	7	0.0870 ± 0.0006 b	0.2085 ± 0.0102 d	0.5820 ± 0.0208 d	0.7730 ± 0.0010 d	0.3603 ± 0.1748 f
	9	0.0688 ± 0.0013 c	0.1307 ± 0.0044 e	0.4732 ± 0.0089 e	0.7123 ± 0.0085 e	0.4073 ± 0.0051 e
	0	0.1157 ± 0.0115 a	0.5096 ± 0.0341 a	0.7733 ± 0.0021 a	0.8511 ± 0.0139 a	0.3937 ± 0.0057 f
	1	0.0849 ± 0.0020 b	0.3936 ± 0.0106 b	0.7841 ± 0.0125 a	0.7697 ± 0.0105 b	0.6303 ± 0.0096 b
	3	0.0856 ± 0.0031 b	0.3241 ± 0.0145 c	0.7356 ± 0.0092 b	0.7470 ± 0.0091 c	0.5690 ± 0.0096 c
辣椒 2 号 Lajiao 2	5	0.0866 ± 0.1259 b	0.3286 ± 0.0269 c	0.7370 ± 0.0208 b	0.7017 ± 0.0075 d	0.6570 ± 0.0056 a
	7	0.0781 ± 0.0015 c	0.2170 ± 0.0045 d	0.6398 ± 0.0147 c	0.7100 ± 0.0043 d	0.4820 ± 0.0020 d
	9	0.0781 ± 0.0110 c	0.1857 ± 0.0207 e	0.5870 ± 0.0414 d	0.6983 ± 0.0067 d	0.4380 ± 0.0079 e
	0	0.1029 ± 0.0057 a	0.4358 ± 0.0413 a	0.7723 ± 0.0049 a	0.8730 ± 0.0095 a	0.3687 ± 0.0318 c
	1	0.0949 ± 0.0036 b	0.4268 ± 0.0158 a	0.7777 ± 0.0012 a	0.7973 ± 0.0083 b	0.6067 ± 0.0130 a
	3	0.0833 ± 0.0047 c	0.3425 ± 0.0220 b	0.7554 ± 0.0303 a	0.7587 ± 0.0049 c	0.5330 ± 0.0106 b
	5	0.0809 ± 0.0073 c	0.3163 ± 0.0215 b	0.7438 ± 0.0266 b	0.7373 ± 0.0015 d	0.6240 ± 0.0036 a
	7	0.0745 ± 0.0018 d	0.1757 ± 0.0035 c	0.5760 ± 0.0119 c	0.7220 ± 0.0056 e	0.3907 ± 0.0049 c
	9	0.0685 ± 0.0095 d	0.1566 ± 0.0173 c	0.5632 ± 0.0310 c	0.7283 ± 0.0058 de	0.3973 ± 0.0101 c

注: 同列中同一品种后的不同小写字母表示差异达 0.05 显著水平。
Note: Values followed by different letters within the same trait of the same accession are significantly different at 0.05 level.

2.3 不同时间低温弱光处理快速光响应曲线的变化

快速光响应曲线反映叶片在不同光合有效辐射强度 (PAR) 下各荧光参数特征。由图 2 可以看出, 随着低温弱光处理时间的延长, 最大相对电子传递速率 ($rETR_{max}$) 和快速光响应曲线初始斜率 (α) 整体都呈下降趋势, 但半饱和光强 (I_k) 在不同材料中存在不同变化, ‘辣椒 11 号’ 和 ‘茄门’ 的 I_k 呈下降趋势, ‘南京早椒’ 和 ‘辣椒 2 号’ 的 I_k 却呈上升趋势。表明随着处理时间的延长, 非耐性品种对光强的耐受能力不断降低, 而耐性品种则不断提高。

2.4 不同时间低温弱光处理 qP 对光强的响应

随着光强度不断增强, 各品种的光化学淬灭系数 (qP) 都不断下降, 但发生完全光抑制的光强不同 (图 3)。低温弱光处理 3 d, ‘辣椒 11 号’ 和 ‘茄门’ 在 $1\ 070\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光强下光化学淬灭即被完全光抑制, 而 ‘南京早椒’ 和 ‘辣椒 2 号’ 未出现完全抑制; 处理 9 d 时, ‘辣椒 11 号’ 和 ‘茄门’、‘辣椒 2 号’、‘南京早椒’ 光化学淬灭被完全抑制时的光强分别为 280 、 800 、 $930\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。说明耐性品种对光强的耐受能力大于非耐性品种。

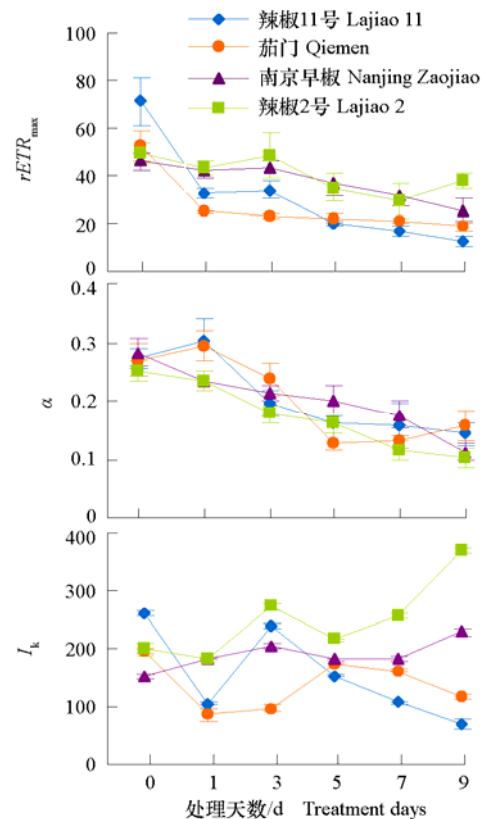


图 2 不同时间低温弱光处理后辣椒叶片 $rETR_{max}$ 、 α 和 I_k 的变化
Fig. 2 Effects of chilling stress on $rETR_{max}$, α and I_k of pepper leaves after different days of low temperature and weak light

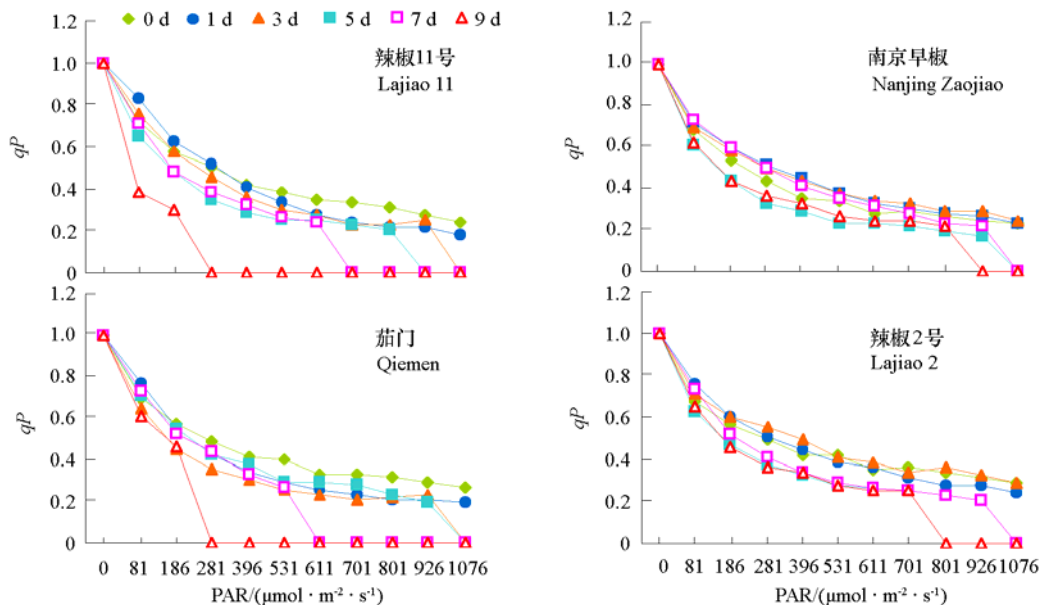


图 3 不同时间低温弱光处理光化学淬灭系数 (qP) 对光强的响应曲线
Fig. 3 Light response curves of qP after different days of low temperature and weak light

2.5 叶绿素荧光特性与耐低温弱光指数间的相关性分析

通过分析叶绿素荧光参数的测定值及其相对于低温弱光处理前的绝对变化值与耐低温弱光指数的相关性 (表 2) 可知, F_o 和 F_m 在处理前的测定值, 处理 1、3、5 和 7 d 的绝对变化值与耐低温弱光指数极显著或显著相关; qN 在处理前和处理 1 d 的测定值, 处理 1、5 和 7 d 的绝对变化值与耐低温弱光指数极显著相关; qP 在处理前和处理 1、3、5 和 7 d 的测定值, 处理 1 d 的绝对变化值与耐低温弱光指数极显著相关; $rETR_{max}$ 与耐低温弱光指数的相关性最高, 除处理后 9 d 外, 其测定值与绝对变化值均与耐低温弱光指数呈极显著或显著相关。

表 2 不同时间低温弱光处理辣椒叶片叶绿素荧光特性与耐低温弱光指数的相关性
Table 2 Correlations between chlorophyll fluorescence characteristics of pepper leaves and the chilling and weak-light resistance indexes after different days of low temperature and weak light

处理时间/d Treatment time	F_o	F_m	F_v/F_m	qP	qN	$rETR_{max}$	α	I_k
0	0.644*	0.671*	-0.269	-0.888**	-0.792**	-0.738**	0.292	-0.839**
1	-0.164	0.259	0.853**	-0.930**	0.889**	0.786**	-0.886**	0.842**
3	0.310	-0.360	-0.381	-0.890**	-0.663*	0.666*	-0.110	0.089
5	-0.086	-0.066	0.071	-0.914**	0.236	0.871**	0.860**	0.549
7	-0.153	0.291	0.450	-0.882**	0.541	0.844**	0.532	0.478
9	0.249	0.157	0.873**	0.504	-0.355	0.555	-0.714**	-0.581*
0~1	0.799**	0.699**	0.090	0.737**	0.870**	-0.896**	-0.570	-0.805**
0~3	0.640*	0.804**	0.246	0.199	0.581*	-0.853**	0.337	0.550
0~5	0.605*	0.599*	-0.144	0.140	0.853**	-0.873**	-0.794**	-0.684*
0~7	0.789**	0.644*	-0.543	0.194	0.950**	-0.803**	-0.202	-0.568
0~9	0.411	0.469	-0.865**	-0.602*	0.092	-0.704*	0.893**	-0.429

注: * 表示该参数与耐低温弱光指数显著相关 ($P < 0.05$), **表示该参数与耐低温弱光指数极显著相关 ($P < 0.01$)。
Note: * indicates significant correlations between chlorophyll fluorescence parameters and chilling and weak-light resistance indexes ($P < 0.05$).
** indicates significant correlations between chlorophyll fluorescence parameters and chilling and weak-light resistance indexes ($P < 0.01$).

3 讨论

F_o 是 PS II 反应中心没有被激发条件下由叶绿素 a 发射的, 与叶绿素含量密切相关 (张守仁, 1999), 会随叶绿素含量的降低而降低 (云菲 等, 2010; 唐秀梅 等, 2011)。同时 F_o 与 PS II 的受损伤也有关, 可以反映类囊体膜结构的变化, 中度的逆境胁迫对类囊体膜结构的作用是可逆的, F_o 变化不显著, 当逆境胁迫达到一定的阈值时可以引起膜蛋白构象的不可逆破坏, 表现为 F_o 升高 (Weis & Berry, 1988; 张会慧 等, 2013)。本研究发现, 随着低温弱光处理时间的延长, 辣椒叶片 F_o 变化存在波动, 但整体呈下降趋势, 表明低温弱光引起了辣椒叶片叶绿素含量的降低, 这与已有的研究结果一致 (何勇 等, 2013)。非光化学淬灭 (qN) 反映 PS II 天线色素吸收的光能以热耗散的形式耗散掉的部分, 当植物受到逆境胁迫 PS II 反应中心利用光能的效率降低而积累了过量的光能时, 如不能及时耗散将对光合机构造成破坏, 因此植物通过不断增加的 qN 来形成自我保护机制 (张守仁, 1999)。非耐性品种 qN 处理 7 d 显著下降, 说明到了处理 7 d 光合机构严重受损, 通过热耗散这一方式来降低伤害的能力下降。

F_v/F_m 反映 PS II 反应中心潜在光能转化效率, 即 PS II 反应中心均处于开放状态时的量子产量。大多数研究表明, 当植物受到单纯的低温胁迫后 F_v/F_m 会显著下降 (Ehlert & Hinch, 2008), 但越来越多的研究表明低温和弱光双重逆境胁迫对植物的 F_v/F_m 影响不显著。颜建明等 (2011) 研究表

明辣椒叶片的 F_v/F_m 在昼/夜温度 15 °C/5 °C、光强 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 低温弱光处理 20 d 后下降不显著。Li 等 (2004) 报道在黑暗条件下低温处理辣椒 F_v/F_m 并无明显变化, 但在光照条件下低温处理辣椒 F_v/F_m 则发生显著下降。已有研究表明弱光能在一定程度上降低低温对叶绿素含量、光合作用相关的酶活性、以及 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 等的影 响 (陈青君 等, 2003; 张志刚和尚庆茂, 2010)。杨广东等 (2002) 发现, 弱光条件下黄瓜叶片的 F_v/F_m 变化不大, 弱光能够减轻光抑制对叶片光合机构的伤害。张国斌等 (2004) 研究表明, 弱光强度能够影响临界低温和偏低温对辣椒幼苗的伤害程度。因此, 日光温室辣椒育种在注重耐低温品种选育的同时, 应加强品种耐寒性与耐弱光性的有机结合。本研究中发现昼/夜温度 10 °C/5 °C, 光强 $70 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的低温弱光处理 1 d 非耐性材料 F_v/F_m 略有下降, 耐性品种 F_v/F_m 略有上升, 但均未达到显著水平, 弱光条件可能在降低低温对 F_v/F_m 的影响过程中发挥了一定作用。但处理 3 d 非耐性品种 ‘茄门’ 的 F_v/F_m 即发生了显著下降, 其他 3 个品种的 F_v/F_m 在处理 5 d 发生了显著下降, 表明不是所有弱光伴随的低温胁迫对 F_v/F_m 影响都不显著, 当低温弱光胁迫达到一定强度时, F_v/F_m 也会显著下降。

快速光响应中荧光参数的变化可以更详细地提供植物受伤害后的光合作用信息 (Van-Kooten & Snel, 1990), 通过快速光响应曲线不仅能够判断当前状态下植物的光合作用能力, 而且能够评估环境中各种光强度对植物潜在光合作用能力的影响 (Ralph & Gademann, 2005)。本研究中发现随着低温弱光的持续, 辣椒 $rETR_{\text{max}}$ 和 α 均呈下降趋势, 说明低温弱光使其 PS II 反应中心光能利用能力和光能捕获能力下降, 这与弱光下生长的小麦 (郭峰 等, 2009) 和低温暗处理后的水稻 (王春萍 等, 2012) 相同。值得关注的是, 随着处理时间的延长, I_k 在非耐性品种中呈下降趋势, 但在耐性品种中呈上升趋势。 I_k 降低说明叶片在较低的光强下即达到光饱和, 因此在较强光照下更容易产生过剩光能而对 PS II 产生伤害。耐性品种采用不断提高自身光强耐受力的方式来减轻光照造成的伤害, 可能是一种自我防御机制。通过分析辣椒在不同光强下的 qP 变化也发现, 耐性品种能耐受的最大光强显著大于非耐性品种, 这与耐性品种在不断增加的 I_k 结果相一致。这一特性可作为一个简便直观的辣椒耐低温弱光筛选指标, 从低温弱光处理 3 d 开始, 即可在 qP 光响应曲线上通过比较荧光淬灭被完全抑制时光强的大小比较出品种耐性的强弱。

相关性分析表明, F_o 、 F_m 、 F_v/F_m 、 qP 、 qN 以及反映光响应特性的 $rETR_{\text{max}}$ 、 α 、 I_k 等叶绿素荧光参数均与耐低温弱光指数极显著或显著相关, 并且各荧光参数受低温弱光处理后的绝对变化值也与耐低温弱光指数极显著或显著相关。 $rETR_{\text{max}}$ 与耐低温弱光指数的相关性最高, 其测定值及其绝对变化值在处理始终都连续保持与耐低温弱光指数极显著或显著相关, 表明在以上参数中, $rETR_{\text{max}}$ 最稳定灵敏。因此, 在实际生产中, 昼/夜温度 10 °C/5 °C, 光强 $70 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 低温弱光条件处理后辣椒叶片的 $rETR_{\text{max}}$ 可与 qP 光响应曲线一起作为辣椒耐低温弱光的主要筛选指标。

References

- Anamika M, Arnd G H, Kumud B M. 2014. Chlorophyll fluorescence emission can screen cold tolerance of cold acclimated *Arabidopsis thaliana* accessions. *Plant Methods*, 10: 38.
- Chen Qing-jun, Zhang Fu-man, Wang Yong-jian, Zhang Hai-ying, Zhang Feng, Zhang Li-rong. 2003. Influence of critical low temperature and poor light on photosynthesis characters and enzyme variance of cucumber. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 18 (4): 31 - 34. (in Chinese)
- 陈青君, 张福漫, 王永健, 张海英, 张 峰, 张丽荣. 2003. 临界低温弱光对黄瓜光合特性及其酶变化的影响. *华北农学报*, 18 (4): 31 - 34.
- Ehlert B, Hinch D K. 2008. Chlorophyll fluorescence imaging accurately quantifies freezing damage and cold acclimation responses in *Arabidopsis* leaves. *Plant Methods*, 4: 12.

- Fracheboud Y, Haldimann P, Leipner J, Stamp P. 1999. Chlorophyll fluorescence as a selection tool for cold tolerance of photosynthesis in maize (*Zea mays* L.). *Journal of experimental botany*, 50 (338): 1533 - 1540.
- Guo Feng, Qu Yan-yan, Xin Chang-peng, Liang Yan, Liang Xue, Tian Ji-chun, Meng Qing-wei, Zhao Shi-jie. 2009. Response of photosynthetic apparatus to different irradiance in flag leaves of high-yielding winter wheat PH01-35 grown under low light conditions. *Acta Agronomica Sinica*, 35 (1): 179 - 184. (in Chinese)
- 郭 峰, 曲妍妍, 信长朋, 梁 艳, 梁 雪, 田纪春, 孟庆伟, 赵世杰. 2009. 弱光下生长的高产小麦品种 PH01-35 旗叶光合机构对不同光强的响应. *作物学报*, 35 (1): 179 - 184.
- He Yong, Fu Qing-gong, Zhu Zhu-jun. 2013. Effects of chilling under low irradiance on photosynthesis, chlorophyll fluorescence quenching and light allocation in pepper leaves. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 27 (4): 479 - 486. (in Chinese)
- 何 勇, 符庆功, 朱祝军. 2013. 低温弱光对辣椒叶片光合作用、叶绿素荧光淬灭及光能分配的影响. *核农学报*, 27 (4): 479 - 486.
- Li X G, Wang X M, Meng Q W, Zou Q. 2004. Factors limiting photosynthetic recovery in sweet pepper leaves after short-term chilling stress under low irradiance. *Photosynthetica*, 42 (2): 257 - 262.
- Liu Hui-ying, Wang Zhen-li, Wang Yu-hua. 2002. Studies on the chilling tolerance of different pepper varieties during germination of seeds and seedling. *Journal of Shihezi University: Natural Science*, 6 (1): 23 - 26. (in Chinese)
- 刘慧英, 王祯丽, 王玉华. 2002. 不同品种辣椒种子发芽和苗期耐冷性差异的研究. *石河子大学学报: 自然科学版*, 6 (1): 23 - 26.
- Liu P, Zhao S J, Meng Q W, Wei Y Y, Zou Q. 2002. Effects of cold-hardening on photosynthetic performance and chilling-induced photoinhibition in sweet pepper leaves. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 28 (1): 51 - 58.
- Liu Xue-mei, Shang Qing-mao, Zhang Zhi-gang. 2010. Low-temperature tolerance of pepper at germination stage and its evaluation method. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 18 (3): 521 - 527. (in Chinese)
- 刘雪梅, 尚庆茂, 张志刚. 2010. 辣椒不同品种种子萌芽期耐低温性及评价方法研究. *中国生态农业学报*, 18 (3): 521 - 527.
- Mao Ai-jun, Geng San-sheng. 2001. Low temperature influence on growth and development of the sweet pepper (*Capsicum annum* L.) and the selection for its cold tolerance. *China Capsicum*, (1): 17 - 21. (in Chinese)
- 毛爱军, 耿三省. 2001. 低温对甜椒生长发育的影响及甜椒耐低温筛选方法的研究. *中国辣椒*, (1): 17 - 21.
- Mu Xiao-lei, Mao Sheng-li, Wang Li-hao, Zhang Bao-xi, Zhang Zhen-xian. 2007. Effects of low light intensity on gas exchange and chlorophyll fluorescence characteristics of *Capsicum* seedlings. *Acta Horticulturae Sinica*, 34 (3): 615 - 622. (in Chinese)
- 睦晓蕾, 毛胜利, 王立浩, 张宝玺, 张振贤. 2007. 弱光条件下辣椒幼苗叶片的气体交换和叶绿素荧光特性. *园艺学报*, 34 (3): 615 - 622.
- Murchie E H, Lawson T. 2013. Chlorophyll fluorescence analysis: A guide to good practice and understanding some new applications. *Journal of Experimental Botany*, 64 (13): 3983 - 3998.
- Platt T, Gallegos C L, Harrison W G. 1980. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *Journal of Marine Research*, 38: 687 - 701.
- Ralph P J, Gadmann R. 2005. Rapid light curves: A powerful tool to assess photosynthetic activity. *Aquatic Botany*, 82: 222 - 237.
- Ren Xu-qin, Cao Bei-sheng, Miu Min, Yang Xiao-lan. 2010. Identification and analysis on chilling tolerance of pepper (*Capsicum annum* L.) varieties at different development stages. *Journal of Anhui Agriculture University*, 37 (1): 141 - 144. (in Chinese)
- 任旭琴, 曹磊生, 缪 珉, 杨晓兰. 2010. 辣椒不同生育期耐低温性鉴定及相关分析. *安徽农业大学学报*, 37 (1): 141 - 144.
- Tang Xiu-mei, Zhong Rui-chun, Jie Hong-ke, Liu Chao, Wang Ze-ping, Han Zhu-qiang, Jiang Jing, He Liang-qiong, Li Zhong, Tang Rong-hua. 2011. Effect of shading on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristic of peanut under different inter-row space in cassava-peanut intercropping. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 24 (5): 1073 - 1077. (in Chinese)
- 唐秀梅, 钟瑞春, 揭红科, 刘 超, 王泽平, 韩柱强, 蒋 菁, 贺梁琼, 李 忠, 唐荣华. 2011. 间作遮荫对花生光合作用及叶绿素荧光特性的影响. *西南农业学报*, 24 (5): 1073 - 1077.
- Van-Kooten O, Snel J F H. 1990. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research*, 25: 147 - 150.
- Wang Chun-ping, Lei Kai-rong, Li Zheng-guo, Lin Qing, Wu Hong. 2012. Effects of chilling stress on chlorophyll fluorescence characteristics of

- seedling leaves with different leaf ages of *Oryza sativa*. Journal of Plant Resources and Enviroment, 21 (3): 38 - 43. (in Chinese)
- 王春萍, 雷开荣, 李正国, 林 清, 吴 红. 2012. 低温胁迫对水稻幼苗不同叶龄叶片叶绿素荧光特性的影响. 植物资源与环境学报, 21 (3): 38 - 43.
- Weis E, Berry J A. 1988. Plant and high temperature stress. Symposia of Society for Experimental Biology, 42: 329 - 346.
- Xie Jian-ming, Yu Ji-hua, Huang Gao-bao, Feng Zhi. 2011. Correlations between changes of absorption and transformation of light energy by PS II in pepper leaves and the variety tolerance under low temperature and weak light. Scientia Agricultura Sinica, 44 (9): 1855 - 1862. (in Chinese)
- 颀建明, 郁继华, 黄高宝, 冯 致. 2011. 低温弱光下辣椒叶片 PSII 光能吸收和转换变化及品种耐性的关系. 中国农业科学, 44 (9): 1855 - 1862.
- Yang Guang-dong, Zhu Zhu-jun, Ji Yu-mei, 2002. Effect of light intensity and magnesium deficiency on chlorophyll fluorescence and active oxygen in cucumber leaves. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 8 (1): 115 - 118. (in Chinese)
- 杨广东, 朱祝军, 计玉妹. 2002. 不同光强和缺镁胁迫对黄瓜叶片叶绿素荧光特性和活性氧产生的影响. 植物营养与肥料学报, 8 (1): 115 - 118.
- Yun Fei, Liu Guo-shun, Shi Hong-zhi, Song Jing. 2010. Effects of light and nitrogen interaction on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics in flue-cured tobacco. Scientia Agricultura Sinica, 43 (5): 932 - 941. (in Chinese)
- 云 菲, 刘国顺, 史宏志, 宋 晶. 2010. 光氮互作对烤烟光合作用及叶绿素荧光特性的影响. 中国农业科学, 43 (5): 932 - 941.
- Zhang Guo-bin, Yu Ji-hua, Xu Yao-zhao, Zhong Xin-rong. 2004. Effects of low temperature and poor light stress on the chlorophyll fluorescence parameters in the seedling of pepper. Journal of Gansu Agricultural University, 39 (6): 614 - 619. (in Chinese)
- 张国斌, 郁继华, 许耀照, 钟新榕. 2004. 低温弱光对辣椒幼苗叶绿素 a 荧光参数的影响. 甘肃农业大学学报, 39 (6): 614 - 619.
- Zhang Hui-hui, Tian Qi, Liu Guan-jun, Hu Yan-bo, Wu Xiang-yu, Tian Ye, Li Xin, Sun Guang-yu. 2013. Responses of antioxidant enzyme and PSII electron transport in leaf of transgenic tobacco carrying 2-Cys *Prx* to salt and light stresses. Acta Agronomica Sinica, 39 (11): 2023 - 2029. (in Chinese)
- 张会慧, 田 祺, 刘关君, 胡彦波, 吴翔宇, 田 野, 李 鑫, 孙广玉. 2013. 转 2-Cys *Prx* 基因烟草抗氧化酶和 PSII 电子传递对盐和光胁迫的响应. 作物学报, 39 (11): 2023 - 2029.
- Zhang Shou-ren. 1999. A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance. Chinese Bulletin of Botany, 16 (4): 444 - 448. (in Chinese)
- 张守仁. 1999. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论. 植物学通报, 16 (4): 444 - 448.
- Zhang Zhi-gang, Shang Qing-mao. 2010. Photosynthetic characteristics of pepper leaves under low temperature, weak light and salt stress. Scientia Agricultura Sinica, 43 (1): 123 - 131. (in Chinese)
- 张志刚, 尚庆茂. 2010. 低温、弱光及盐胁迫下辣椒叶片的光合特性. 中国农业科学, 43 (1): 123 - 131.
- Zou Zhi-rong, Lu Guo-yi. 1995. Appraisal of chilling tolerance of pepper (*Capsicum annum* L.) at seed germination stage. Acta Univ Agric Boreali-Occidentalis, 23 (1): 30 - 34. (in Chinese)
- 邹志荣, 陆帼一. 1995. 辣椒种子萌发期耐冷性鉴定. 西北农业大学学报, 23 (1): 30 - 34.