文章编号:1000-7601(2022)02-0087-09 doi:10.7606/j.issn.1000-7601.2022.02.11

叶面喷施褪黑素对 $NaHCO_3$ 胁迫下番茄幼苗光合特性的影响

蒋希瑶,牛 宁,崔洪鑫,魏少伟,熊 航,刘慧英,刁 明

(石河子大学农学院,特色果蔬栽培生理与种质资源利用兵团重点实验室,新疆 石河子 832003)

摘 要:采用营养液水培番茄幼苗的方式,研究了叶面喷施不同浓度褪黑素(MT)对 $NaHCO_3$ 胁迫(50 mmol·L^{-1})下'里格尔 87-5'加工番茄幼苗叶片的光合色素、光合气体交换参数和快速叶绿素荧光动力学特性的影响。结果表明:$NaHCO_3$ 胁迫(MT_0 处理)导致番茄幼苗供体侧 OEC(放氧复合体)和 PSII 受体侧受到损伤,PSII 反应中心活性、电子传递效率和光化学效率均下降,导致 *Pn*、*Gs* 分别降低了 66.21%和 82.36%。叶面喷施 100~400 μmol·L^{-1} MT 可在不同程度上改变 $NaHCO_3$ 胁迫下的番茄幼苗 OJIP 曲线形状,降低 K 与 J 相趋势。MT_0 分别降低了番茄叶片的最大荧光(F_m)、最大量子效率(F_v/F_m)27.28%和 18.53%,而 100~400 μmol·L^{-1} MT 分别提高了 F_m 与 F_v/F_m 38%~56%与 18.85%~21.22%;碱胁迫导致反应中心捕获电子传递到 Q_A 后的效率(Ψ_o)、光合性能指数(PI_{ABS})分别降低了 19.23%与 78.27%,而 MT 处理使其分别提高了 29.51%~47.80%、2.54~3.43 倍,同时均使 $NaHCO_3$ 胁迫下单位反应中心的光能吸收量(*ABS/RC*)、热能量耗散(DI_o/RC)、捕获能量(TR_o/RC)降低了 20.67%~26.79%和 51.44%~57.38%,单位受光面积的光能吸收(ABS/CS_o)、热耗散(DI_o/CS_o)的作用降低了 0.65%~8.67%、39.02%~40.32%。说明 100~400 μmol·L^{-1} MT 处理可通过增强碱胁迫下电子传递速率和光反应活性,优化单位反应中心和单位受光面积的能量流分配,稳定和保护碱胁迫下番茄叶片的光合机构,最终提高其 *Pn*,其中,尤以 150 mmol·L^{-1} MT(MT_{150})处理的缓解效应最为显著,达到有效缓解碱胁迫对番茄幼苗的伤害作用。

关键词:番茄幼苗;溶液培养;$NaHCO_3$ 胁迫;褪黑素;光合;OJIP 曲线

中图分类号:S641.2;Q945.78 **文献标志码**:A

Effects of leaf surface melatonin spray on photosynthetic properties of tomato seedlings under $NaHCO_3$ stress

JIANG Xiyao, NIU Ning, CUI Hongxin, WEI Shaowei, XIONG Hang, LIU Huiying, DIAO Ming

(*Key Laboratory of Physiology and Germplasm Resources Utilization Corps of Special Fruit and Vegetable Cultivation, School of Agriculture, Shihezi University, Shihezi, Xinjiang* 832003, *China*)

Abstract: The effects of different concentrations of melatonin (MT) on photosynthetic pigments, photosynthetic gas exchange parameters and rapid chlorophyll fluorescence kinetics of leaves of 'Rigel 87-5' processed tomato seedlings under $NaHCO_3$ stress (50 mmol·L^{-1}) were studied. The results showed that $NaHCO_3$ stress (MT_0 treatment) caused damage to OEC (Oxygen releasing complex) and to PSII receptor side of tomato seedlings, decreased PSII reaction center activity, electron transfer efficiency and photochemical efficiency, and reduced *Pn* and *Gs* by 66.21% and 82.36%, respectively. Foliar spraying 100~400 μmol·L^{-1} MT could change the shape of OJIP curve of tomato seedlings under $NaHCO_3$ stress and reduce the trend of K and J phase. MT_0 reduced the maximum fluorescence (F_m) and maximum quantum efficiency (F_v/F_m) of tomato leaves by 27.28% and 18.53%, but 100~400 μmol·L^{-1} of MT increased F_m and F_v/F_m by 38%~56% and 18.85%~21.22%, respectively. Alkali stress led to the efficiency of electron capture in the reaction center after transfer to Q_A(Ψ_o). The photosynthetic

收稿日期:2021-05-19 **修回日期**:2021-12-14

基金项目:国家自然科学基金(U19031)

作者简介:蒋希瑶(1996-),女,新疆石河子人,硕士,研究方向为设施园艺。E-mail:jiangxiyaoshzu@163.com

通信作者:刁明(1968-),男,河南商丘人,教授,主要从事园艺作物生理生态与信息农业研究。E-mail:diaoming@shzu.edu.cn

刘慧英(1970-),女,河南舞阳人,教授,主要从事蔬菜抗逆生理与设施园艺研究。E-mail:hyliuok@aliyun.com

performance index (PI_{ABS}) decreased by 19.23% and 78.27%, respectively, while MT treatment increased it by 29.51%~47.80% and 2.54~3.43 times, respectively. At the same time, the light energy absorption (ABS/RC), thermal energy dissipation (DI_o/RC) and capture energy (TR_o/RC) per unit reaction center under $NaHCO_3$ stress decreased by 20.67%~26.79% and 51.44%~57.38%. The light energy absorption per unit light receiving area (ABS/CS_o) and the effect of heat dissipation (DIO/CS_o) decreased by 0.65%~8.67%, 39.02%~40.32%. The findings indicated that the 100~400 μmol · L^{-1} MT treatment enhanced the electron transfer rate and light reaction activity under alkali stress, optimized the energy flow distribution per unit reaction center and per unit light receiving area, stabilized and protected the photosynthetic mechanism of tomato leaves under alkali stress, and finally improved its Pn. Of which the 150 mmol · L^{-1} MT (MT_{150}) had the most significant mitigation effect, which effectively alleviated the damage of alkali stress to tomato seedlings.

Keywords: tomato seedlings; solution culture; $NaHCO_3$ stress; melatonin; photosynthesis; OJIP curve

加工番茄产业是新疆特色优势产业。目前新疆已成为继意大利、美国之后的世界第三大番茄酱产区,是亚洲最大的番茄生产和加工基地[1]。但在新疆加工番茄的种植中,受“三山夹二盆”独特的自然地理环境和气候条件影响,新疆成为盐碱地重发区,土地盐渍化和次生盐渍化严重制约了加工番茄的生产,其中碱性盐的高 pH 值对番茄造成的伤害远比中性盐胁迫更为严重[1-2]。因此,研究加工番茄耐碱机制、提高番茄耐碱能力,对新疆加工番茄产业具有重要意义。

褪黑素(Melatonin,MT)是一种存在于动植物体内的多效性分子,在植物细胞中主要作为抗氧化剂,对细胞中的活性氧(ROS)和活性氮(RNS)以及其他自由基和有害氧化分子具有重要的控制作用,可缓解非生物胁迫对植物的伤害[3]。研究表明,MT 预处理可激发保护酶的活性,有效抑制高温下黄瓜幼苗 ROS 的产生,从而显著缓解高温胁迫对黄瓜幼苗光合器官的伤害,提高黄瓜光合能力[4-5]。MT 也能有效应对水分亏缺对番茄幼苗的胁迫,缓解其受到的氧化损伤,提高番茄的干旱适应性,并促进番茄生长,最终提高果实的品质[6]。KAMIAB F[7] 发现使用 100 μmol · L^{-1} MT 对 150 mmol · L^{-1} 盐胁迫下阿月浑子的保护作用最为显著,MT 可通过增强抗氧化能力、渗透调节能力、养分吸收和多胺生物合成而达到减轻盐胁迫目的。LIU 等[8] 发现根施 0.5 μmol · L^{-1} 的 MT 可有效缓解 $NaHCO_3$(75 mmol · L^{-1})胁迫对番茄生长的抑制作用。现有研究对于叶面喷施 MT 对 $NaHCO_3$ 胁迫下加工番茄的调控作用机理尚少见报道,而 MT 的施用效果及调控作用又因施用方法和施用浓度的不同而存在差异。因此本试验以加工番茄品种‘里格尔 87-5’为材料,对 $NaHCO_3$(50 mmol · L^{-1})胁迫下的番茄幼苗叶面喷施不同浓度的 MT,通过测量幼苗光合色素含量、光合气体交换参数以及快速叶绿素荧光动力学特性,探讨外源喷施不同浓度 MT 对 $NaHCO_3$ 胁迫下加工番茄的影响效应,并筛选出提高番茄耐碱能力的适宜 MT 浓度。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料为加工番茄品种‘里格尔 87-5’(石河子蔬菜研究所提供)。试验所用褪黑素(MT)购于上海源叶公司。

1.2 试验设计

1.2.1 *番茄幼苗的培育* 试验于 2020 年 9 — 11 月在新疆石河子大学农学院试验站温室内进行。选取健康饱满的种子播于盛装有泥炭∶蛭石=2∶1(V/V)基质的 72 孔穴盘中。待幼苗长至三叶一心期时,选取长势基本一致的幼苗移栽于装有 12 L 50% Hogland 营养液的水桶中预培养 7 d 后,再移栽于盛装有 100% Hogland 营养液的水桶中培养并进行处理。

1.2.2 *胁迫处理* 试验共设置 9 个处理,分别为:(1)CK:营养液+叶面喷施蒸馏水;(2)MT_0:$NaHCO_3$ 胁迫处理+叶面喷施蒸馏水;(3)MT_{50}:$NaHCO_3$ 胁迫处理+50 μmol · L^{-1} MT;(4)MT_{100}:$NaHCO_3$ 胁迫处理+100 μmol · L^{-1} MT;(5)MT_{150}:$NaHCO_3$ 胁迫处理+150 μmol · L^{-1} MT;(6)MT_{200}:$NaHCO_3$ 胁迫处理+200 μmol · L^{-1} MT;(7)MT_{300}:$NaHCO_3$ 胁迫处理+300 μmol · L^{-1} MT;(8)MT_{400}:$NaHCO_3$ 胁迫处理+400 μmol · L^{-1} MT;(9)MT_{500}:$NaHCO_3$ 胁迫处理+500 μmol · L^{-1} MT。以上处理中,$NaHCO_3$ 的施用浓度为 50 mmol · L^{-1},直接添加至营养液中。MT 以叶面喷施的方式施用,于每天 20∶30 进行喷施处理,喷施标准以刚刚形成水滴滴落为宜。试验采用单因素完全随机区组设计,每个处理 3 次重复,每个重复测定 5 株。于处理 6 d 后测定各项指标。

1.3　测定项目及方法

1.3.1　叶绿素及类胡萝卜素含量的测定　采用95%乙醇浸提色素法:用95%乙醇浸提叶片,避光待测。提取液分别在665、649 nm及470 nm下测定吸光度,参照严衍禄等[9]方法计算叶绿素a、叶绿素b、叶绿素(a+b)及类胡萝卜素含量。

$$\text{叶绿素 a 浓度}(C_a) = 13.95A_{665} - 6.8A_{649}$$

$$\text{叶绿素 b 浓度}(C_b) = 24.96A_{649} - 7.32A_{665}$$

$$\text{叶绿素 a+b 浓度}(C_{a+b}) = 18.16A_{469} + 6.63A_{665}$$

$$\text{类胡萝卜素浓度} = (1000A_{470} - 2.05C_a - 114.8C_b)/248$$

$$\text{叶绿体色素含量} = \frac{C \times V \times N}{W}$$

式中,C 为色素浓度(mg · L^{-1});V 为提取液体积(L);N 为稀释倍数;W 为样品鲜重(g)。

1.3.2　光合气体交换参数的测定　于上午10:00—12:00进行光合气体交换参数的测定。选番茄幼苗第四片功能叶,使用Li-6800便携式光合仪(美国LI-COR公司生产)测定其净光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)和胞间 CO_2 浓度(Ci),并计算气孔限制值 Ls($Ls = 1 - Ci/C_{CO_2}$)(C_{CO_2} 为大气 CO_2 浓度,取 350±5 μmol · mol^{-1})。每个处理重复3次,每个重复测量3次。测量环境:温度为25℃,光照强度为1 000±10 μmol · m^{-2} · s^{-1}。

1.3.3　快速叶绿素荧光诱导动力学曲线的测定与JIP-test计算　将番茄整株采回,暗处理2 h后,采用M-PEA(Multi-function plant efficiency analyser)多功能植物效率分析仪(Hansatech,英国),在饱和脉冲光(5 000 μmol · m^{-2} · s^{-1})下,对被标记的第四片功能叶进行快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(OJIP曲线)的测定和绘制,荧光信号记录至3 s结束,记录的初始速率为每秒 1×10^5 个数据。参照SCHANSKER等[10]的方法进行叶绿素荧光诱导动力学参数分析(JIP-test),JIP-test快速叶绿素荧光诱导动力学曲线的参数含义及推导公式见表1。

表 1　JIP-test 快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(OJIP)的参数

Table 1　Parameters of the JIP-test rapid chlorophyll fluorescence-induced kinetic curve (OJIP)

荧光参数 Fluorescence parameters	生物学意义 Biological significance
F_o	暗适应最小荧光 Minimal recorded fluorescence intensity
F_m	暗适应最大荧光 Maximal recorded fluorescence intensity
$F_v = F_m - F_o$	在 t 时间时的可变荧光 Variable fluorescence
F_v/F_m	PSII 最大光化学效率 Maximal photochemical efficiency of PSII
PI_{ABS}	光合性能指数 Performance index
RC	反应中心 Reaction centre
CS_o	单位受光面积($t=0$) Cross section of the sample
ABS/RC	单位反应中心吸收的光能 Absorption flux per RC
TR_o/RC	单位反应中心捕获的光能 Trapped energy flux per RC at $t=0$
ET_o/RC	单位反应中心用于电子传递的能量 Electron transport flux per RC at $t=0$
DI_o/RC	单位反应中心耗散掉的能量 Dissipated energy flux per RC at $t=0$
RC/CS_o	单位面积上的反应中心的数量(在 $t=0$ 时) Density of reaction centers per cross-section
TR_o/CS_o	单位面积捕获的光能 Trapped energy flux per CS at $t=0$
ET_o/CS_o	单位面积电子传递的量子产额 Electron transport flux per CS at $t=0$
DI_o/CS_o	单位面积耗散掉的能量 Dissipated energy flux per CS at $t=0$
ABS/CS_o	单位面积吸收的光能 Absorption flux per CS_o
$V_J = (F_J - F_o)/(F_m - F_o)$	J点的相对可变荧光强度,可表示电子经过质体醌A(Q_A)时的能量耗散比率 The relative variable fluorescence intensity of the J point, which represents the energy dissipation ratio of the electron as it passes through plastid quinone A(Q_A)
$V_I = (F_I - F_o)/(F_m - F_o)$	I点时的相对可变荧光强度,表示电子经过质体醌B(Q_B)时的能量耗散比率 The relative variable fluorescence intensity at point I represents the energy dissipation ratio of electrons passing through plastid quinone B(Q_B)
S_m	标准化后的J~P相和直线 $F=F_m$ 之间的面积 The normalized area between the J~P phase and the line $F=F_m$
$\Psi_o = 1 - V_J$	捕获的激子将电子传递到电子传递链中超过 Q_A 的其他电子受体的概率(在 $t=0$ 时) Probability that a trapped exciton moves an electron into the electron transport chain beyond Q_A (at $t=0$)
ΦP_o	PSII 最大光化学效率 Maximum quantum yield for primary photochemistry (at $t=0$)
ΦE_o	PSII 电子传递的量子比率 Quantum yield for electron transport (at $t=0$)
$W_k = (F_t - F_{50\mu s})/F_{300\mu s} - F_{50s}$	K相可变荧光占J相可变荧光 的比例 Proportion of K-phase to J-phase variable fluorescence
dV/dt_o	反应中心关闭净速率 Net rate of closure of reaction centers

1.4 数据分析

利用 Microsoft Excel 2010 和 SPSS 19 对数据进行统计分析,利用 Origin 2018 绘图。

采用单因素方差分析(One-way ANOVA)和 Duncan 多重比较法分析各处理间的差异显著性($P<0.05$)。

2 结果与分析

2.1 不同浓度褪黑素处理对 $NaHCO_3$ 胁迫下番茄幼苗叶片叶绿素含量的影响

由表 2 可知,与 CK 相比,MT_0处理下番茄叶片的叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素 a+b 以及类胡萝卜素含量均无显著变化;与 MT_0胁迫相比,MT_{150}处理的叶绿素 a 和叶绿素 a+b 含量显著提高。其他处理对叶绿素 a、叶绿素 b 和叶绿素 a+b 含量无显著影响。此外,与 MT_0胁迫相比,7 个不同浓度的 MT 处理对类胡萝卜素含量均无显著影响。

2.2 不同浓度褪黑素处理对 $NaHCO_3$ 胁迫下番茄幼苗光合特性的影响

如图 1 所示,与 CK 相比,MT_0处理下的净光合速率(Pn)显著下降了 66.21%;与 MT_0 相比,除 MT_{500}处理外,其他浓度的 MT 处理均可显著提高番茄幼苗叶片的 Pn,说明一定浓度(50~400 μmol·L^{-1})的 MT 可缓解碱胁迫对番茄幼苗叶片 Pn 的抑制作用,其中又以 MT_{100}、MT_{150}和 MT_{300}3 个处理的效果最好,且 3 个处理间无显著差异。

表 2 不同浓度褪黑素对 $NaHCO_3$胁迫下番茄幼苗叶片叶绿素含量的影响

Table 2 Effects of different melatonin concentrations on chloroplast pigments in tomato leaves under $NaHCO_3$ stress

处理 Treatment	叶绿素 a 含量/(mg·g^{-1}) Chlorophyll a content	叶绿素 b 含量/(mg·g^{-1}) Chlorophyll b content	叶绿素 a+b 含量/(mg·g^{-1}) Chlorophyll a+b content	类胡萝卜素含量/(mg·g^{-1}) Carotenoid content
CK	0.898±0.084c	0.389±0.039ab	1.287±0.123cd	0.181±0.008b
MT_0	0.972±0.066bc	0.433±0.036a	1.405±0.102bc	0.208±0.008ab
MT_{50}	0.944±0.062bc	0.421±0.039a	1.365±0.100bcd	0.219±0.015ab
MT_{100}	1.082±0.030ab	0.477±0.018a	1.559±0.035ab	0.239±0.006ab
MT_{150}	1.184±0.017a	0.497±0.012a	1.681±0.028a	0.223±0.003ab
MT_{200}	0.881±0.114c	0.297±0.100b	1.179±0.043d	0.255±0.078a
MT_{300}	1.107±0.142ab	0.459±0.067a	1.565±0.208ab	0.239±0.023ab
MT_{400}	1.001±0.088bc	0.448±0.074a	1.450±0.158abc	0.225±0.015ab
MT_{500}	0.978±0.155bc	0.415±0.071a	1.392±0.225bcd	0.232±0.041ab

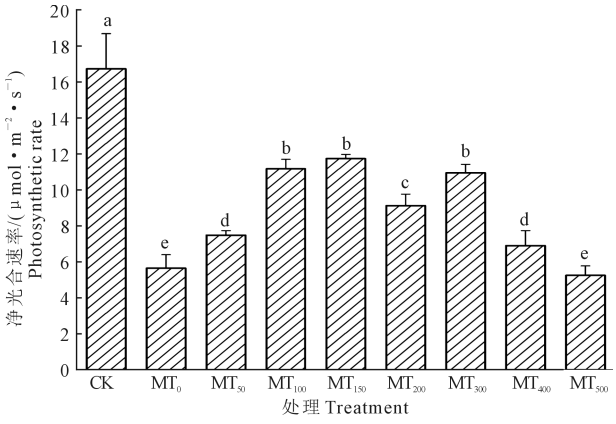
注:同列不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。

Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant differences between treatments($P<0.05$).

由图 2 可知,与 CK 相比,MT_0处理下番茄幼苗的气孔导度(Gs)显著降低了 82.36%;与 MT_0相比,MT_{100}、MT_{150}、MT_{300}和 MT_{400} 4 个处理下的 Gs 值显著提高,MT_{50}和 MT_{500}处理下的 Gs 值显著降低。其中 MT_{100}和 MT_{150}处理的 Gs 值最高,显著高于其他浓度的 MT 处理,且 MT_{100}和 MT_{150}处理间无显著性差异。

由图 3 可知,与 CK 处理相比,MT_0处理导致番茄幼苗的胞间 CO_2浓度(Ci)显著提高、气孔限制值(Ls)显著降低;与 MT_0处理相比,7 个不同浓度的 MT 处理的 Ci 和 Ls 值分别均显著降低和提高,其中 MT_{100}处理的 Ci 值最高,但与 MT_{400}处理间无显著性差异,却显著高于其他浓度的 MT 处理。MT_{200}和 MT_{500}处理的 Ci 值最低,且两处理间无显著性差异。

以上结果说明 MT_{100}、MT_{150}、MT_{300}和 MT_{400}处理可通过保持较高 Gs 和降低 Ci 而提高 Pn,从而有效缓解了碱胁迫带来的光合伤害和光合速率降低。



注:不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$),下同。

Note: Different lowercase letters meant significant difference among treatments ($P<0.05$), the same below.

图 1 不同浓度 MT 对 $NaHCO_3$胁迫下番茄幼苗叶片净光合速率的影响

Fig.1 Effects of different MT concentration on Pn of tomato seedlings under $NaHCO_3$ stress

2.3　不同浓度褪黑素对 $NaHCO_3$ 胁迫下番茄幼苗 OJIP 曲线的影响

快速叶绿素荧光信号的瞬时变化反映了暗反应活化前 PSⅡ的光化学反应过程。图 4(A)(见 92 页)为 O 相(F_o 点)与 P 相(F_m 点)之间的快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(OJIP 曲线)。由图 4(A)可知,与 CK 相比,碱胁迫处理(MT_0处理)导致 O 和 K 相提高,J、I 和 P 相及 J~P 间的振幅降低,从而使 OJIP 曲线变缓;与 MT_0相比,7 个不同浓度的 MT 处理均使 OJIP 曲线的 J、I 和 P 相及 J~P 间的荧光强度振幅提高,其中尤以 MT_{200}处理的 OJIP 曲线的 J~P 间的荧光强度增幅与 I 和 P 相最高。此外,除 M_{50} 处理下的 O 相较 MT_0降低外,其他浓度处理均不同程度提高了 O 相。

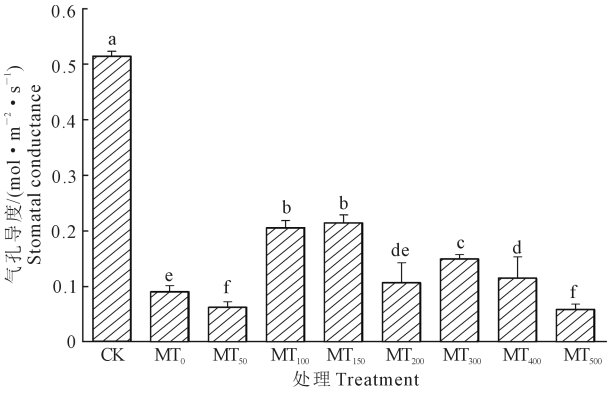


图 2　不同浓度 MT 对 $NaHCO_3$胁迫下番茄幼苗叶片气孔导度的影响

Fig.2　Effects of different MT concentration on *Gs* of tomato seedlings under $NaHCO_3$ stress

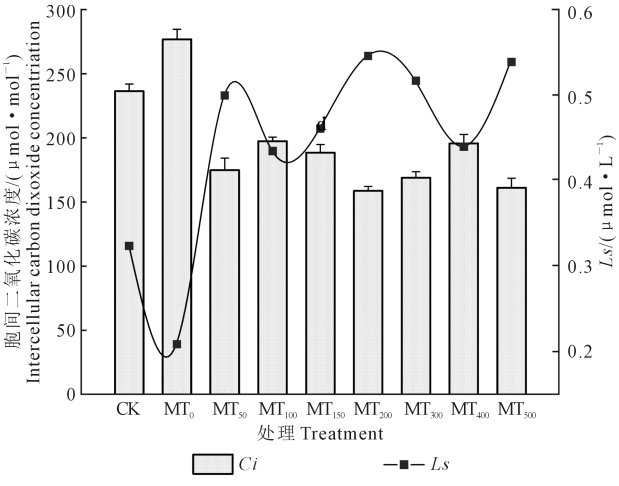


图 3　不同浓度 MT 对 $NaHCO_3$胁迫下番茄幼苗叶片胞间 CO_2浓度与 *Ls* 值的影响

Fig.3　Effects of different MT concentration on *Ci* and *Ls* of tomato seedlings under $NaHCO_3$ stress

由图 4(B)(见 92 页)可知,与 CK 相比,MT_0处理的最小荧光产额(F_o)增加,最大荧光(F_m)和最大量子效率(F_v/F_m)显著下降;与 MT_0相比,7 个不同浓度的 MT 处理均可不同程度提高 F_m 和 F_v/F_m,其中以 MT_{200}的 F_v/F_m 与 F_m 值最高,分别提高了 56.48%和 21.22%。

图 5 为不同处理下达到最大荧光(F_m)所需的时间(T_{fm})。当植物受到伤害时,会造成 F_m 值降低,T_{fm}值提高。由图 5 可以看出,与 CK 相比,MT_0 处理显著提高 T_{fm};与 MT_0处理相比,除 MT_{150}处理外,其他不同浓度的 MT 处理的 T_{fm}值均较 MT_0处理显著降低,其中尤以 MT_{100}的 T_{fm}值最低。

以上结果表明碱胁迫导致番茄幼苗叶片光合机构破坏、PSII 之间的电子传递和光化学效率下降,而外源施用不同浓度的 MT 可不同程度保护碱胁迫下番茄叶片光合机构和提高 PSII 的电子传递和光化学效率。

为了更清楚地分析不同浓度 MT 对 $NaHCO_3$胁迫下番茄幼苗叶片 OJIP 曲线中 O~J、J~I 和 I~P 相过程的影响及识别 PSII 受体侧电子传递链被作用的位点,本研究将不同处理下的荧光强度数据进行归一化处理,并将其显示为任意时刻的相对可变荧光[V_t,$V_t=(F_t-F_o)/(F_m-F_o)$](F_t 为任意时刻的荧光值),并计算相对荧光强度的差异(ΔV_t,$\Delta V_t=V_{t处理}-V_{t对照}$)。ΔK 和 ΔJ 分别反映在 300 μs 和 2 ms 处的 ΔV_t 值。根据 V_t、ΔV_t 绘制出图 6。由图 6(B)可以看出,与 CK 相比,MT_0处理下 K 相和 J 相出现且 ΔK 和 ΔJ 值提高并>0,说明放氧复合体(OEC)在碱胁迫下遭受破坏以及电子越过质体醌(Q_A)的效率下降,导致 Q_A^- 大量积累,即不仅供体侧,PSⅡ受体侧

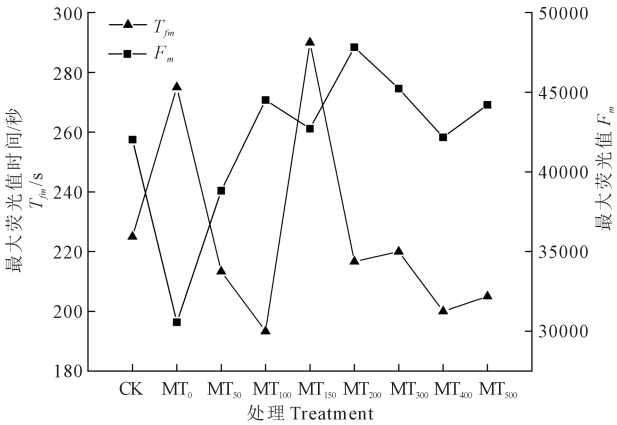
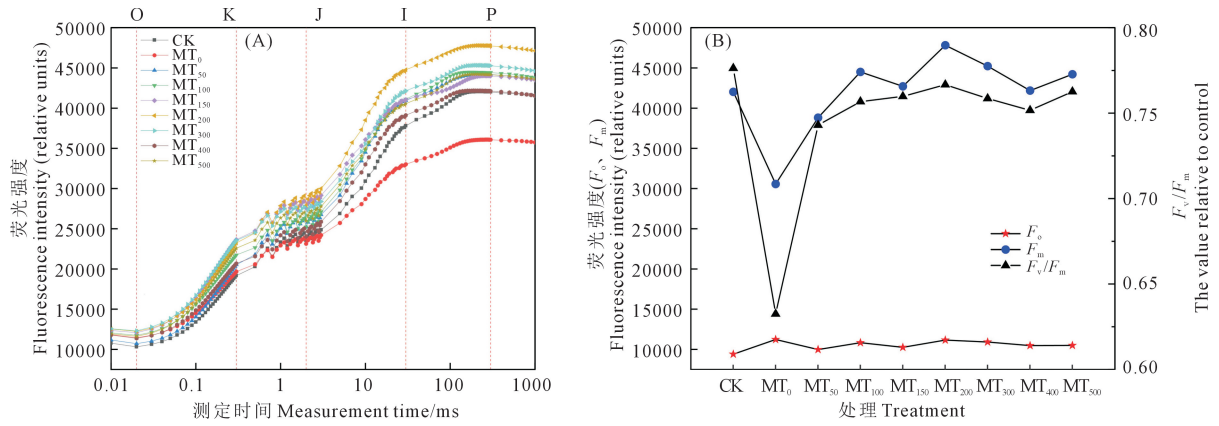


图 5　不同浓度 MT 对 $NaHCO_3$胁迫下番茄幼苗叶片 T_{fm}与 F_m 的影响

Fig.5　Effects of different melatonin concentrations on T_{fm} and F_m of tomato seedlings under $NaHCO_3$ stress



注：O：t=20 μs 时的荧光；K：t=300 μs 时荧光；J：t=2 ms 时荧光；I：t=30 ms 时荧光；P：t=300 ms 时荧光。下同。

Note: O: Fluorescence at t=20 μs; K: Fluorescence at t=300 μs; J: Fluorescence at t=20 ms; I: Fluorescence at t=30 ms; P: Fluorescence at t=300 ms. The same below.

图 4 不同浓度 MT 对 $NaHCO_3$ 胁迫下番茄幼苗叶片荧光强度、F_o、F_m、F_v/F_m 的影响

Fig.4 Effects of different melatonin concentrations on the fluorescence intensity and F_o, F_m, F_v/F_m of tomato seedlings under $NaHCO_3$ stress

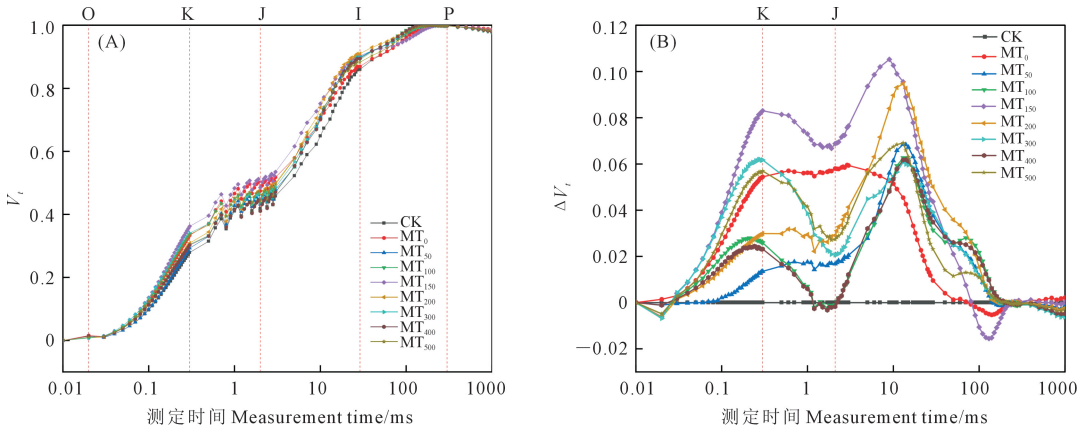


图 6 不同浓度 MT 对 $NaHCO_3$ 胁迫下番茄幼苗叶片 V_t、ΔV_t 的影响

Fig.6 Effects of different melatonin concentrations on V_t、ΔV_t of tomato seedlings under $NaHCO_3$ stress

的电子传递亦受到严重破坏和抑制；与 MT_0 相比，MT_{50}、MT_{100}、MT_{200} 和 MT_{400} 处理下 ΔK 值降低，说明 MT_{50}、MT_{100}、MT_{200} 和 MT_{400} 处理可缓解碱胁迫下 OEC 遭受破坏的程度。而不同浓度 MT 处理（除 MT_{150} 处理外）的 ΔJ 值显著降低，说明这些处理下电子越过质体醌 Q_A 的传递效率提升。

2.4 不同浓度褪黑素对 $NaHCO_3$ 胁迫下番茄叶片 JIP-test 参数的影响

2.4.1 PSⅡ 逆境胁迫会造成番茄叶片受体侧与供体侧的变化。由图 7 可知，与 CK 相比，MT_0 处理下的 S_m、Ψ_o、φP_o、φE_o、F_v/F_m 和 PI_{ABS} 值显著下降，而 F_o/F_m、V_J、dV/dt_o 和 W_K 值则显著提高，说明碱胁迫（MT_0）处理使番茄叶片 PSII 反应中心受体侧 PQ 库容量减小，电子从 Q_A 传到下游 Q_B 的概率降低，因此 Q_A^- 被过度还原，Q_A^- 向下传递受到了限制，最终导致量子产额和光合性能下降，即 PSII 受体侧受到了严重的伤害。而与 MT_0 相比，7 个不同浓度的 MT 处理均可不同程度提高 Ψ_o 和 PI_{ABS} 值，MT 处理下 Ψ_o 的增幅在 29.51%～47.80%范围，PI_{ABS} 值提高了 2.54～3.43 倍，说明激子从初级受体 Q_A 传递 Q_B 的概率受 MT 浓度高低的影响较小，而 PSⅡ反应中心的效率和光合机构的状态对 MT 比较敏感。此外，与 MT_0 相比，7 个不同浓度 MT 处理对 V_I 无显著影响，但可显著降低 V_J、dV/dt_o、W_k，且 MT 各处理间无显著差异，表明一定浓度的 MT（50～500 μmol·L^{-1}）可缓解碱胁迫下电子在传递过程所受到的抑制，从而提升电子传递效率，最终提升 PSⅡ光合性能，缓解碱胁迫对植株所造成的伤害。

2.4.2 PSII 比活性和能量分配 PSII 的比活性参数可以反映光合器官结构的活性大小，通过活跃的

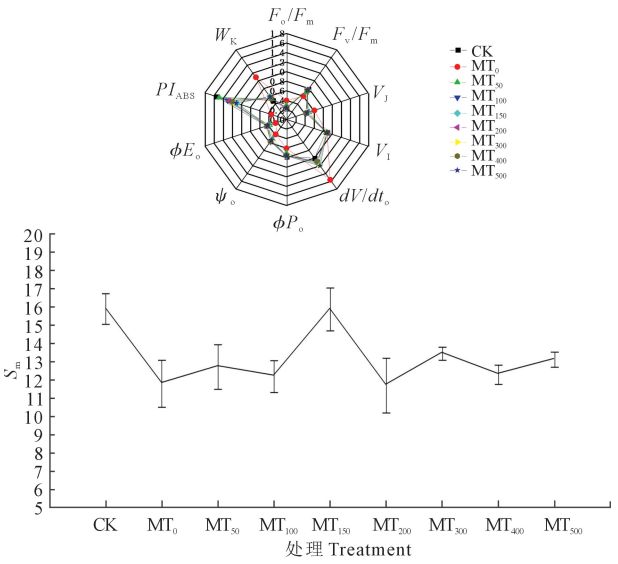


图 7　不同浓度 MT 对 $NaHCO_3$ 胁迫下番茄幼苗叶片 JIP-test 参数的影响

Fig.7　Effects of different melatonin concentrations on JIP-test parameters of tomato seedlings under $NaHCO_3$ stress

单位反应中心(*RC*)和单位受光面积(*CS*)的量子效率来比较不同处理下光合结构的状态。由图 8(A)可知,与 CK 相比,MT_0 下单位反应中心吸收的能量(*ABS/RC*)、捕获的能量(TR_o/RC)和热耗散能量(DI_o/RC)分别提高了 46.17%、10.96%和 68.00%,而单位反应中心传递的能量(ET_o/RC)下降了 23.99%,表明碱胁迫处理降低了番茄幼苗叶片反应中心活性和用于电子传递的能量份额,而增加了热耗散的能量份额以降低碱胁迫引起的对光合机构的伤害;与 MT_0 相比,除 MT_{50} 与 MT_{500} 处理对 *ABS/RC*、DI_o/RC、TR_o/RC 和 ET_o/RC 无显著影响外,其他浓度的 MT 处理均降低了 *ABS/RC*、DI_o/RC,提高了 ET_o/RC。说明 100~400 μmol · L^{-1}MT 处理能优化碱胁迫下叶片光能的分配,增强电子传递的能力。

由图 8(B)可以看出,MT_0 处理下单位受光面积吸收的能量(ABS/CS_o)和热耗散能量(DI_o/CS_o)均较 CK 显著上升,而单位受光面积的捕获的能量(TR_o/CS_o)、传递的能量(ET_o/CS_o)分别较 CK 下降

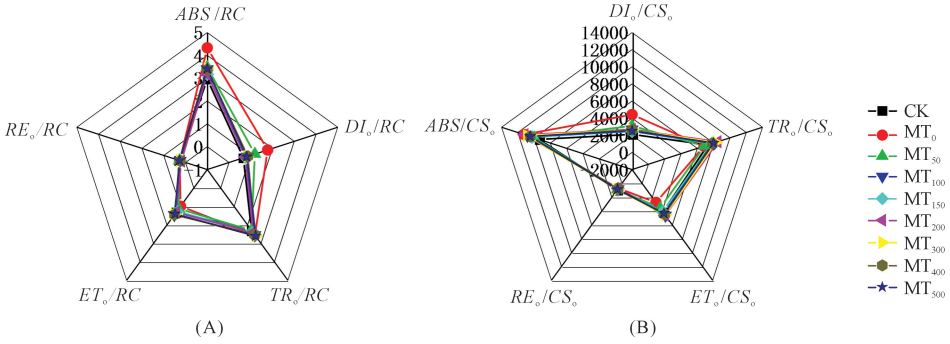


图 8　不同浓度 MT 对 $NaHCO_3$ 胁迫下番茄幼苗叶片 PSII 比活性参数的影响

Fig.8　Effects of different melatonin concentrations on specific activity parameters of tomato seedlings under $NaHCO_3$ stress

了 6.65%与 33.71%;与 MT_0 相比,7 个不同浓度 MT 处理均逆转了碱胁迫对 ABS/CS_o、DI_o/CS_o、TR_o/CS_o 和 ET_o/CS_o 的影响,其中尤以 MT_{150} 处理的作用最大。说明碱胁迫下叶片单位受光面积用于电子传递的能量份额减少,电子传递受阻,导致热耗散的能量份额增加,而外源施用 MT 可缓解碱胁迫对单位受光面积的能量流分配和电子传递效率的影响。

3　讨　论

新疆属于盐碱多发地区,土壤盐渍化是植株受到盐碱伤害的关键胁迫因子,通常情况下盐碱胁迫会阻碍植株叶片叶绿体色素的合成与积累[11],加速叶绿素的降解。在本研究中发现,50 mmol · L^{-1} $NaHCO_3$ 胁迫对番茄幼苗的叶绿素含量无显著影响(表 2),主要原因可能由于 $NaHCO_3$ 胁迫浓度偏低或胁迫未达到一定的处理时间,因此低浓度或短时间处理后番茄表现出补偿生长效应[12],使得胁迫下的叶绿素仍保持了一定的合成量,这与李子英等[13]对低盐浓度条件下(50、100 mmol · L^{-1})柳树幼苗叶绿素 a、b 质量分数研究的结论一致。

叶片是植株光合作用的重要部位,为植株提供光合产物与能量,保证了植物的正常生长与发育。本试验表示,$NaHCO_3$ 的胁迫导致了叶片 *Gs* 与 *Ls* 降低,提高了 *Ci*,最终显著抑制了番茄的 *Pn*,FARQUHAR[14]等提出,若 *Ls* 下降说明光合能力的限制因素是非气孔限制,本试验中,$NaHCO_3$ 的胁迫降低了 *Ls*,说明胁迫使 *Pn* 下降的主要原因是由于非气孔限制导致了番茄光合能力的下降,此结论与高冠龙、王芳等[15-16]的结论一致。同时,也有研究认为,气孔限制也会导致植物的净光合速率降低,如张远兰

等[17]研究证明气孔限制是苦楝受盐胁迫后光合速率降低的主要因素,李海波等[18]研究盐胁迫下'秋光剑叶'的光合参数变化结果也与张远兰等的研究一致,尹赜鹏等[19]也发现盐胁迫下的番茄幼苗由于根系活力受到影响,导致部分气孔关闭,最终使光合速率下降,说明导致净光合速率下降的主要原因是气孔限制还是非气孔限制,还需要以特定的材料与环境而具体分析。但在本研究中,碱胁迫下的幼苗经 100、150、300 mmol · L^{-1}和 400 mmol · L^{-1} MT 处理后可通过保持较低细胞 CO_2浓度和增加气孔导度而提高净光合速率,从而缓解了碱胁迫带来的非气孔限制(图 1~图 3)。

$NaHCO_3$胁迫造成番茄幼苗光合速率显著下降,必然会影响植物对光能的吸收、传递和转化效率,最终植株整体表现为光化学活性下降[20],叶绿素荧光的动态变化可直接反映出外界环境因素对植物光化学活性的影响,同时可间接或直接影响 PSII 供体侧和受体侧的光化学变化[21],并在快速荧光动力学典型曲线为 O、J、I、P 相中表现出明显差异,而荧光参数亦可反映 PSII 变化情况,是反映植物荧光生理特性与胁迫之间的内在探针[22];O 点代表植物 PSII 反应中心初始荧光 F_o,P 点代表 PSII 反应中心全部关闭时的 F_m。K 点出现,表明 PSII 的供体侧 OEC 受到伤害[23];J 点与质体醌 Q_A有着密切的关系,胁迫会导致电子越过质体醌 Q_A的效率显著下降,叶片叶绿素荧光的光化吸收、反射和重吸收决定着 F_m 的值[24];V_J上升说明 Q_A^-的积累量增加。

本试验表明,O 点后 J 相的代表参数迫使 F_m、F_v/F_m 显著下降,证明 PSII 反应中心遭受到了破坏或者造成了可逆失活[25],最后使番茄叶片发生了光抑制现象[26]。碱胁迫导致番茄幼苗 F_o 增加,外施 MT 后,不仅阻止了碱胁迫对 PSII 反应中心的损坏,提高电子的传递效率还通过增加 S_m、Ψ_o、ΦP_o、ΦE_o、F_v/F_m和 PI_{ABS},来提高激子在电子传递中的效率,加快 Q_A^-被还原,降低 Q_A^- 的积累量、增大受体侧 PQ 库的容量,PI_{ABS}是以吸收光能为基础的性能指数,可衡量 PSII 整体性能[27],PI_{ABS}升高也进一步说明了 MT 最终对缓解 PSII 的活性存在明显作用(图 4~图 8)。

大量研究表明,一定程度的胁迫会使 PSII 反应中心受损,最终导致光合速率下降。比活性的值也可以确切地反映植物光合器官对光能的吸收、转化和耗散情况[28]。本试验研究发现,$NaHCO_3$ 胁迫对 PSII 反应中心抑制作用显著,同时也造成了光合效率的降低,而外源 MT 处理可通过降低单位反应中心 ABS/RC、DI_o/RC、TR_o/RC,提高 ET_o/RC,说明外源 MT 使热耗散降低,增加电子传递效率,此结论与魏晓东等[29]研究干旱胁迫下银杏叶片荧光特性结论类似,单位受光面积(CS)中 ABS/CS_o、DI_o/CS_o、TR_o/CS_o、ET_o/CS_o降低和增加的趋势与单位反应中心(RC)变化相似,MT_{150}与 MT_{200}处理对碱胁迫处理均有缓解作用,它们优化了 MT_0下叶片光能的分配,最终缓解了胁迫带来的伤害。

4 结 论

综上所述,50 mmol · L^{-1} $NaHCO_3$(MT_0)胁迫处理导致番茄幼苗叶片的 OEC 和 PSII 受体侧损伤、PSII 反应中心活性、电子传递效率和光化学效率降低,从而使 Pn 降低。而 100~400 μmol · L^{-1} MT 处理能不同程度地缓解 $NaHCO_3$对番茄幼苗带来的伤害,表现为不同程度增强了 PSII 的电子传递和光化学效率,优化了碱胁迫下叶片单位反应中心和单位受光面积的能量流分配,稳定和保护了碱胁迫下光合机构,从而缓解了碱胁迫诱导的 PSII 反应中心伤害,最终导致 Pn 在一定程度上的提高。经综合比较分析,以 150 mmol · L^{-1}MT 处理(MT_{150}处理)的缓解效应最为显著。

参 考 文 献:

[1] 刘超. 新疆番茄加工产业的现状及发展前景分析[J]. 现代食品. 2018,(13):4-5,9.
LIU C. Analysis on the status quo and development prospect of processing tomato industry in Xinjiang. [J].Morden Food, 2018,(13):4-5,9.

[2] 石德成,殷立娟. 盐(NaCl)与碱(Na_2CO_3)对星星草胁迫作用的差异[J]. 中国植物学报(英文版),1993,(2):144-149.
SHI D C, YIN L J. Difference between salt (NaCl) and alkaline (Na_2CO_3) stress on *puccinellia tenuiflora* (griseb) scribn.et merrr. plants. [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 1993,(2):144-149.

[3] ARNAO M B, HERNÁNDEZ-RUIZ J. Melatonin: A new plant hormone and/or a plant master regulator? [J]. Trends in Plant Science. 2019, 24(1):38-48.

[4] 徐向东,孙艳,郭晓芹,等. 高温胁迫下外源褪黑素对黄瓜幼苗光合作用及叶绿素荧光的影响[J]. 核农学报, 2011, 25(1):179-184.
XU X D, SUN Y, GUO X Q, et al. Effect of exogenous melatonin on photosynthesis and chlorophyll fluorescence parmenters in leaves of cucumber seedlings under high temperature stress[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2011, 25(1):179-184.

[5] 徐向东,孙艳,孙波,等. 高温胁迫下外源褪黑素对黄瓜幼苗活性氧代谢的影响[J]. 应用生态学报,2010, 21(5):1295-1300.
XU X D, SUN Y, SUN B, et al. Effect of exogenous melatonin on active oxygen metabolism of cucumber seedlings under high temperature stress [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2010, 21(5):1295-1300.

[6] MOUSTAFA-FARAG M, MAHMOUD A, ARNAO M B, et al. Melato-

nin-induced water stress tolerance in plants: recent advances [J]. Antioxidants, 2020, 9(9): 809.

[7] KAMIAB F. Exogenous melatonin mitigates the salinity damages and improves the growth of pistachio under salinity stress [J]. Journal of Plant Nutrition, 2020, 43(10): 1468-1484.

[8] LIU N, JIN Z Y, WANG S S, et al. Sodic alkaline stress mitigation with exogenous melatonin involves reactive oxygen metabolism and ion homeostasis in tomato [J]. Scientia Horticulturae, 2015, 181: 18-25.

[9] 严衍禄,刘心生.叶绿素测定方法的研究 [J].北京农业大学学报, 1982,(2):53-67.
YAN Y L, LIU X S. Study of chlorophyll determination methods[J]. Journal of Beijing Agricultural University, 1982,(2):53-67

[10] SCHANSKER G, SRIVASTAVA A, GOVINDJEE, et al. Characterization of the 820 nm transmission signal paralleling the chlorophyll a fluorescence rise (OJIP) in pea leaves [J]. Functional Plant Biology, 2003, 30(7): 785-796.

[11] 宋雪飞. 褪黑素调控番茄幼苗耐盐性的浓度效应及其生理机制的研究[D]. 扬州:扬州大学, 2018.
SONG X F. Study on the concentration effect of melatonin on salt tolerance of tomato seedlings and its physiological mechanism[D]. Yangzhou: Yangzhou university, 2018.

[12] 温刘君,朴顺姬,易津. 4 种小麦族牧草种子耐盐补偿生长特性研究[J]. 中国草地学报. 2009, 31(6): 30-32.
WEN L J, PARK S J, YI J. Studies on the salt tolerance compensatory growth characteristics of four triticeae Accessions' seeds [J]. Chinese Journal of Grassland, 2009, 31(6): 30-32.

[13] 李子英,李佳迪,刘铎,等. 混合盐碱胁迫对柳树幼苗生理指标的影响[J]. 东北林业大学学报, 2021, 49(4): 1-4.
LI Z Y, LI J D, LIU W, et al. Effect of mixed saline stress on the physiological indexes of willow seedlings [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2021, 49(4): 1-4.

[14] Farquhar G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. Annual Review of Plant Physiol, 1982,33: 317-345.

[15] 高冠龙,冯起,张小由,等. 植物叶片光合作用的气孔与非气孔限制研究综述[J]. 干旱区研究,2018,35(4): 929-937.
GAO G H, FENG Q, ZHANG X S, et al. An overview of stomatal and non-stomatal limitations to photosynthesis of plants [J]. Arid Zone Research, 2018, 35(4): 929-937.

[16] 王芳,刘燕,王铁兵,等. 外源褪黑素对玉米幼苗盐胁迫的缓解效应研究[J]. 中国草地学报,2020, 42(5): 14-21.
WANG F, LIU Y, WANG T B, et al. Mitigating effect of exogenous melatonin on maize seedlings under salt stress[J]. Chinese Journal of Grassland, 2020, 42(5): 14-21.

[17] 张远兰,胡鑫,蔡金峰,等. Na_2SO_4 和 Na_2CO_3 胁迫下苦楝幼苗的形态及光合生理特性[J]. 广西植物,2021, 41(42): 76-85.
ZHANG Y L, HU X, CAI J F, et al. Effects of Na_2SO_4 or Na_2CO_3 on osmotic regulation characteristics and ion distribution in *Melia azedarach* seedlings[J] .Guangxi Plants, 2021, 41(4):76-85.

[18] 李海波,陈温福,李全英. 盐胁迫下水稻叶片光合参数对光强的响应[J]. 应用生态学报, 2006,(9): 1588-1592.
LI H B, CHEN W F, LI Q Y. Responses of rice leaf photosynthetic parameters to light intensity under NaCl stress [J]. Chinese Journal of Applied Ecology,2006,(9): 1588-1592.

[19] 尹赟鹏,王珍琪,齐明芳,等. 外施褪黑素对盐胁迫下番茄幼苗光合功能的影响[J]. 生态学杂志,2019, 38(2): 467-475.
YU P, WANG J Q, QI M F, et al. Effects of melatonin application on photosynthetic function in tomato seedlings under salt stress [J]. Chinese Journal of Ecology, 2019, 38(2): 467-475.

[20] FOYER C H. Oxygen processing in photosynthesis[J]. Biochemical Society Transactions, 1996, 24(2): 427-433.

[21] JIANG C D, GAO H Y, ZOU Q. Changes of donor and acceptor side in photosystem 2 complex induced by iron deficiency in attached soybean and maize leaves [J]. Photosynthetica. 2003, 41(2): 267.

[22] 自海云,李琬婷,程小毛,等. 镉胁迫对洋常春藤叶绿素荧光特性的影响[J]. 西南林业大学学报(自然科学),2018, 38(5): 7-12.
ZI H Y, LI W, CHENG X M, et al. Effects of cadmium stress on chlorophyll fluorescence characteristics of hedera helix[J]. Journal of Southwest Forestry University (Natural Sciences), 2018, 38 (5): 7-12.

[23] 李鹏民,高辉远,Strasser Reto J. 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2005, 31(6): 559-566.
LI P M, GAO H Y, STRASSER RETO J. Application of the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics analysis in photosynthesis[J]. Study Journal of Plant Physiology and Molecular Biology, 2005, 31(6): 559-566.

[24] PAUNOV M, KOLEVA L, VASSILEV A, et al. Effects of different metals on photosynthesis: cadmium and zinc affect chlorophyll fluorescence in durum wheat [J]. Intemational Journal of Mdecular Sciences, 2018, 19(3): 787.

[25] 吴佩,崔金霞,杨志峰,等. 外源一氧化氮对低温下黄瓜幼苗光系统Ⅱ原初光化学反应及光合机构活性的影响[J]. 植物生理学报, 2019,55(6): 745-755.
WU P, CUI J X, YANG Z F, et al. Effect of exogenous nitric oxide on primary photochemical reaction and photosynthetic activity of photosystem Ⅱ in cucumber seedlings under chilling stress [J]. Plant Physiology Journal, 2019,55(6): 745-755.

[26] XU C C, LI D Q, Zou Q, et al. Effect of drought on chlorophyll fluorescence and xanthophyll cycle components in winter wheat leaves with different ages[J]. Acta Photophysiologica Sinica, 1999,25(1): 29-37.

[27] 时丽冉,孙立永,李明哲. 干旱胁迫对不同品种谷子光合性能及叶绿素荧光动力学参数的影响[J]. 农业科学, 2020, 10(12): 1014-1019.
SHI L R, SUN L Y, LI M Z. Effects of drought stress on chlorophyll fluorescence parameters of different varieties of millet [J]. Hans Journal of Agricultural Sciences, 2020, 10(12): 1014-1019.

[28] STRASSER R J, SRIVASTAVA A, TSIMILLI-MICHAEL M. The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples [C] // Probing Photosynthesis: Mechanism, Regulation & Adaptation, 2000:443-480. 2000.

[29] 魏晓东,陈国祥,施大伟,等. 干旱胁迫对银杏叶片光合系统Ⅱ荧光特性的影响[J]. 生态学报. 2012, 32(23): 7492-7500.
WEI X D, CHEN G X, SHI D W, et al. Effects of drought on fluorescence characteristics of photosystem Ⅱ in leaves of *Ginkgo biloba* [J]. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(23): 7492-7500.