

外源亚精胺对干旱胁迫下不同品种番茄幼苗光合作用的影响

张春梅^{1,2}, 邹志荣², 黄 志², 张志新²

(1. 河西学院农学系, 甘肃 张掖 734000; 2. 西北农林科技大学园艺学院, 陕西 杨凌 712100)

摘 要: 以耐旱性不同的 2 个品种番茄(‘毛粉 802’和‘皇冠’)为试材, 采用营养液栽培, 研究了 7.5% 聚乙二醇(PEG)模拟的干旱胁迫下喷施外源亚精胺(Spd)对番茄幼苗植株光合作用的影响。结果表明, 干旱胁迫下, 与对照相比, 番茄幼苗叶片的净光合速率(P_n), 气孔导度(G_s), 蒸腾速率(T_r)都显著下降; 在胁迫后期, 胞间 CO_2 浓度(C_i)显著高于对照。表明在胁迫前期番茄幼苗叶片净光合速率的降低是由气孔限制所造成, 而在胁迫后期则是由非气孔限制所造成。喷施 0.1 mM Spd 能提高干旱胁迫下番茄幼苗叶片的 P_n , G_s 和 T_r , 在胁迫后期能减缓 C_i 的升高, 表明在干旱胁迫下, 外源 Spd 能缓解叶片气孔的关闭, 促进植株对 CO_2 的吸收, 提高植株的光合能力, 外源 Spd 对不耐旱品种‘皇冠’的效果更显著。

关键词: 干旱胁迫; 番茄; 亚精胺; 光合作用

中图分类号: S641.2; Q945.78

文献标识码: A

文章编号: 1000-7601(2010)03-0182-06

众所周知, 光合作用是植物生物产量的主要决定因素之一。任何逆境条件都会对植物的光合能力造成影响。逆境中植物的光合生理是目前研究的热点之一。不同植物、不同环境胁迫中光合障碍的机理各不相同^[1~4]。氧是细胞线粒体膜上电子传递的最终受体, 驱动能量梭子 ATP 合成, 构成整个植物生命体代谢的核心, 所以植物活细胞生长代谢等需要适当浓度的氧^[5]。干旱逆境是植物遭受的非生物胁迫的重要因子。干旱胁迫使植株光能利用能力下降, 光能不能及时有效地被植物利用或耗散时, 植物就会遭受强光胁迫, 引起光合能力下降, 主要表现为植株矮小、生长缓慢、光合作用降低、叶片失绿等。利用外源物质提高植物抗逆性是简便、有效、可行的方法之一^[6]。

多胺(polyamine, PA)是生物代谢过程中产生的一类具有强烈生理活性的低分子量脂肪族含氮碱, 常见的 PAs 主要包括腐胺(Putrescine, Put)、亚精胺(spermidine, Spd)和精胺(Spermine, Spm), 其中 Spd 不仅作为直接的胁迫保护物质, 而且在胁迫信号转导中作为信号分子参与植物胁迫抗性机制的构建^[7], 因其独特的分子结构而与逆境胁迫关系最为密切^[8]。研究表明, PA 参与植物的生物和非生物因素胁迫^[8], 并且对逆境胁迫的叶绿体片层破坏具有修复作用^[9], 具有强烈的保绿作用, 能维持植物正常的

光合作用^[10]。目前关于干旱胁迫下外源 PA 对耐旱性不同的植物光合作用的影响尚未见报道。本文以不同耐旱性的 2 个番茄品种为试材, 采用向营养液中加入聚乙二醇(PEG-6000)模拟干旱胁迫的方法, 研究 Spd 对干旱胁迫下番茄幼苗光合作用的影响, 以期探讨 Spd 缓解干旱胁迫对番茄幼苗的伤害与光合作用的关系, 以期利用外源 PAs 缓解胁迫伤害提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验于 2008 年 6 月~8 月在西北农林科技大学园艺学院模型温室内进行。采用营养液水培法, 以 PEG-6000 为渗透剂模拟干旱胁迫, 对分别购自陕西杨凌农城种业公司和广州农科院蔬菜所的 6 个具有地域性差异的番茄(*Lycopersicon esculentum* Miller)进行室内品种间耐旱性筛选, 确定品种‘毛粉 802’的耐旱性比较强, 品种‘皇冠’的耐旱性弱。

1.2 试验处理

两个品种的种子经消毒、浸种、催芽后, 选取发芽一致的饱满种子点播在带孔的营养钵中育苗, 培养室中控制昼温为 25℃~30℃, 夜温为 15℃~18℃。光照强度为 130 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 每天光照 12 h, 子叶展平后浇 1/2 的 Hoagland 营养液。第 4 片真叶

收稿日期: 2009-09-29

基金项目: 国家“十一五”攻关项目(2007BAD79B04)

作者简介: 张春梅(1978—), 女, 甘肃酒泉人, 副教授, 博士, 主要从事设施园艺与逆境生理研究。E-mail: zazcm197828 @ 163.com。

展开时挑选整齐一致的幼苗定植到水培槽中,调节营养液的 pH 为 (6.5 ± 0.1) , 营养液浓度(EC)为 $2.2 \sim 2.5 \text{ ms/cm}$, 用通气泵间歇通气供氧(40 min/h), 每隔 5 d 更换一次营养液, 幼苗长到六叶一心时进行预培养。

预培养 7 d 后进行处理: (1) 正常营养液栽培即对照, 叶面喷施蒸馏水; (2) 营养液中添加 7.5% PEG-6000(分析纯), 叶面喷施蒸馏水; (3) 7.5% PEG-6000 + 0.1 mmol/L Spd(Sigma 公司产品), 叶面喷施 0.1 mmol/L Spd。每天 9:00 和 18:00 叶面喷施 Spd, 喷至叶片正反面至滴水为止(加入粘着剂 tween20)。

每个处理 40 株苗, 每处理每次取样 6 株, 3 次重复, 酶活性测定采用 UV-1700 分光光度计, 数据统计分析采用 Excel 和 DPS 数据处理系统, 以平均值 $\pm$ 标准差反应每个处理各指标的大小。

1.3 测定项目及方法

分别于胁迫后的 0、1、3、5 d 的上午 8:00 ~ 11:00, 用美国 LI-COR 公司产 LI-6400 型光合仪进行测量, 每处理选取 3 片完好的真叶, 每叶片重复测量 3 次。用 LI-6400 便携式光合作用测定仪测定净光合速率 [$P_n, \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]、蒸腾速率 [Tr ,

$\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]、气孔导度 [$G_s, \text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]、胞间 CO_2 浓度 [$C_i, \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] 以及叶温 ($T_l, ^\circ\text{C}$) 等, 水分利用率按照 $WUE = P_n/Tr$ 计算。测定光强为 $800 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 测量时采用开放气路, CO_2 气体采自相对稳定的 3~4 m 的空中, 叶室温度 25°C 。

2 结果与分析

2.1 外源 Spd 对干旱胁迫下番茄叶片净光合速率的影响

由图 1 可见, 耐旱品种‘毛粉 802’的 P_n 初始值高于耐旱性弱的‘皇冠’, 随胁迫时间的延长, 2 个品种的对照幼苗叶片的 P_n 不断升高, 在 5 d 后处理结束达到最高。与对照相比, 单纯干旱胁迫下的‘毛粉 802’和‘皇冠’叶片的 P_n 在胁迫处理 1 d 后就开始下降; 随胁迫时间的延长, 2 个品种叶片的净光合速率始终在下降, 到 5 d 时 2 个品种的净光合速率分别降低了 72.84% 和 76.37%, 耐旱品种‘毛粉 802’下降幅度小于耐旱性弱的‘皇冠’。喷施 0.1 mM 外源 Spd 减轻了干旱胁迫下 2 个品种幼苗叶片净光合速率的下降幅度, ‘毛粉 802’和‘皇冠’叶片的净光合速率在 5 d 时分别比单纯胁迫时增加了 24.09% 和 32.30%。

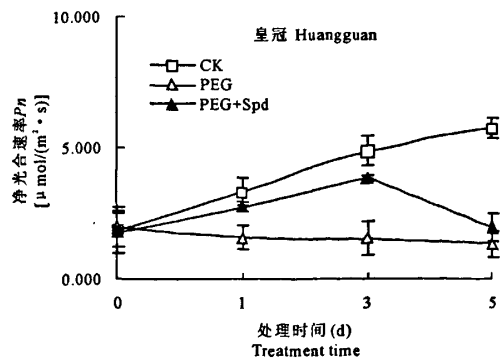
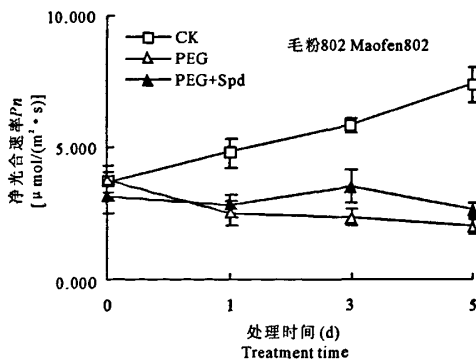


图 1 外源 Spd 对干旱胁迫下 2 个品种番茄幼苗净光合速率的影响

Fig. 1 Effects of exogenous Spd on P_n of tomato seedlings under PEG stress

2.2 外源 Spd 对干旱胁迫下番茄叶片气孔导度的影响

气孔导度是表征植物叶片气孔与外界进行气体交换的畅通程度。由图 2 可见, 干旱胁迫处理 1 d 后, ‘毛粉 802’和‘皇冠’叶片的气孔导度就低于对照; 在胁迫处理 5 d 后‘皇冠’气孔导度的降低较‘毛粉 802’更为显著。喷施 0.1 mM 外源 Spd 缓解了干旱胁迫下 2 个品种幼苗叶片气孔导度的降低, 对‘皇冠’的效果更显著。

2.3 外源 Spd 对干旱胁迫下番茄叶片蒸腾速率的影响

由图 3 可见, 对照处理的蒸腾速率基本维持不变(1 d 除外)。与对照相比, 单纯干旱胁迫下的‘毛粉 802’和‘皇冠’叶片的蒸腾速率在胁迫处理 1 d 后就始终在下降, 在整个胁迫期间就显著低于对照处理。其中, ‘毛粉 802’的下降幅度要小于‘皇冠’。喷施 0.1 mM 外源 Spd 显著缓解了干旱胁迫下 2 个品种幼苗叶片蒸腾速率的降低, 对‘皇冠’的提高幅度略大于‘毛粉 802’。

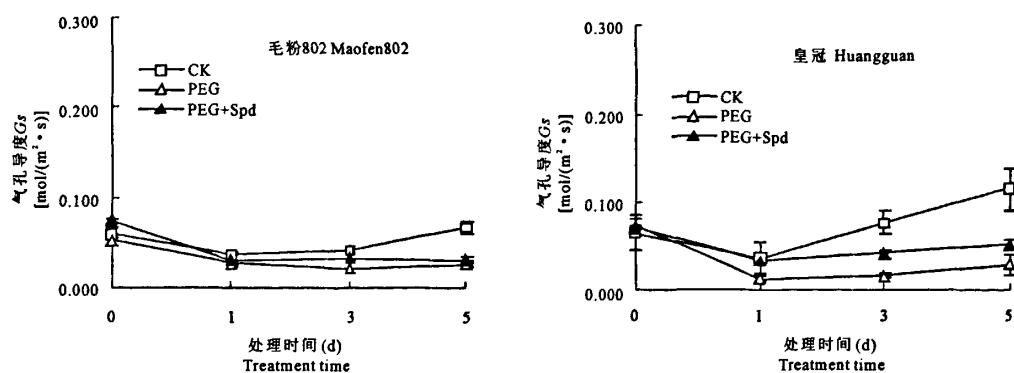


图 2 外源 Spd 对干旱胁迫下 2 个品种番茄气孔导度的影响

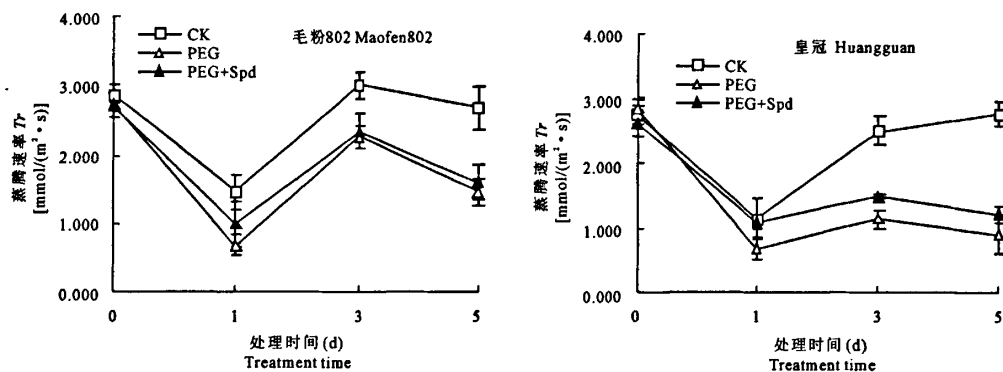
Fig. 2 Effects of exogenous Spd on G_s of tomato seedlings under PEG stress

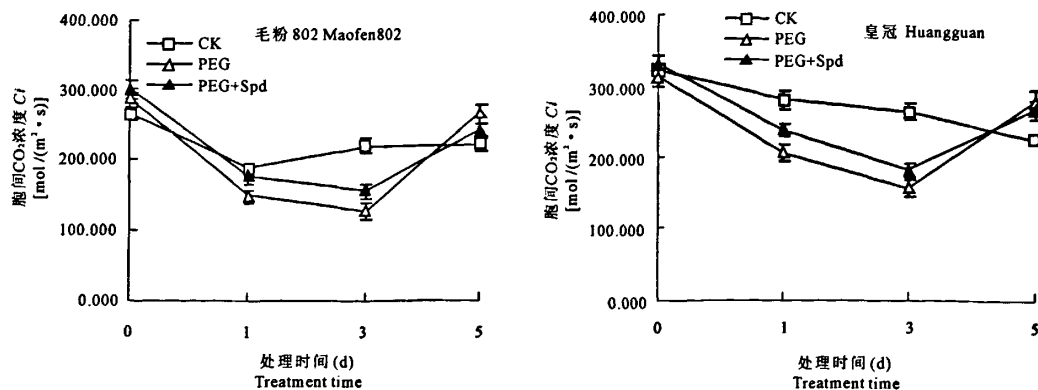
图 3 外源 Spd 对干旱胁迫下 2 个品种番茄幼苗蒸腾速率的影响

Fig. 3 Effects of exogenous Spd on T_r of tomato seedlings under PEG stress

2.4 外源 Spd 对干旱胁迫下番茄叶片胞间 CO_2 浓度的影响

由图 4 可见,就胞间 CO_2 浓度而言,干旱胁迫下 C_i 显著降低,总的趋势是“先降后升”,‘毛粉 802’和‘皇冠’叶片的胞间 CO_2 浓度在胁迫前 1~3 d 低于

对照,处理 5 d 时略高于对照。喷施 0.1 mM 外源 Spd,在胁迫前期缓解了 2 个品种幼苗叶片胞间 CO_2 浓度的降低,而在胁迫后期则缓解了胞间 CO_2 浓度的提高。

图 4 外源 Spd 对干旱胁迫下 2 个品种番茄胞间 CO_2 浓度的影响Fig. 4 Effects of exogenous Spd on C_i of tomato seedlings under PEG stress

2.5 外源 Spd 对干旱胁迫下番茄幼苗水分利用率的影响

由图5可以看出,对照的水分利用率除1 d外,其它时间变化幅度不大。干旱胁迫降低了‘毛粉802’和‘皇冠’的水分利用率。随着胁迫时间的延长,单纯干旱胁迫下2个品种叶片水分利用率没有

发生显著变化。喷施0.1 mM 外源 Spd,提高了干旱胁迫下2个品种幼苗叶片的水分利用率,2个品种的水分利用率都有所恢复。对‘毛粉802’水分利用率的提高更为明显。相同条件下,耐旱性强的品种‘毛粉802’的水分利用率均大于抗旱性弱的‘皇冠’。

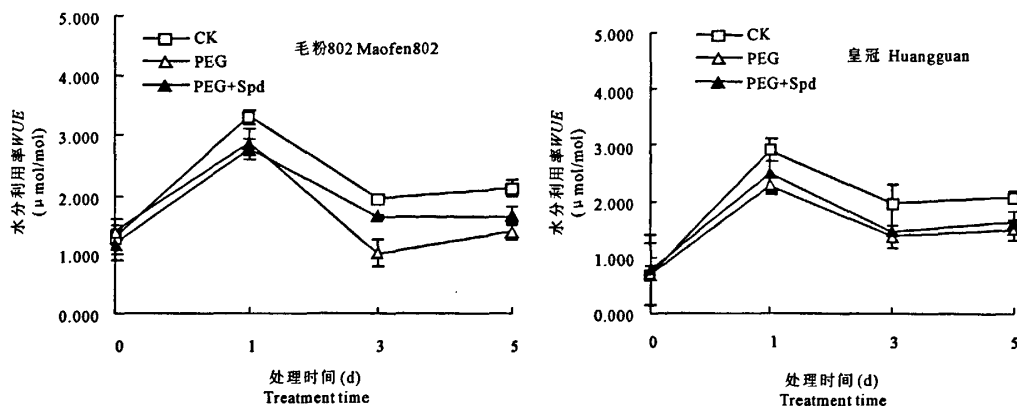


图5 外源 Spd 对干旱胁迫下2个品种番茄幼苗水分利用率的影响

Fig.5 Effects of exogenous Spd on WUE of tomato seedlings under PEG stress

3 讨论

干旱胁迫对光合作用的影响可以从气孔因素和非气孔因素两方面进行考察。前者是指水分胁迫使气孔关闭,CO₂供应受阻,表现为细胞间隙CO₂浓度(Ci)降低;后者是叶肉细胞使气体扩散的阻抗增加,叶绿体光合活性下降,表现为Ci升高。不论是通过气孔因素还是非气孔因素起作用,水分胁迫的后果都是使碳同化速率降低,从而导致光能过剩和光合作用光抑制,最终演变成非气孔因素起主导作用^[11]。Ci值的大小是评判气孔限制和非气孔限制的依据,Pn、Gs和Ci同时下降时,Pn的下降为气孔限制,相反,如果Pn的降低伴随着Ci值的提高,说明光合作用的限制因素为非气孔限制。本试验结果表明,在干旱胁迫初期(1~3 d),叶片Ci降低,虽然叶肉细胞仍在活跃地进行光合作用,但CO₂由外界向细胞内扩散的阻力增加,光合碳同化固定的底物减少,光合速率下降,这是典型的气孔限制所致;在第5 d,叶片Ci升高,这表明,在干旱胁迫初期番茄幼苗净光合速率的降低是由于气孔因素造成的,而在胁迫后期净光合速率的降低是由于非气孔因素造成。本试验结果也表明,在干旱胁迫下,叶片气孔导度降低,导致了植株蒸腾速率的降低,从而导致了植株水分利用率的提高。丁燕芳等^[12]报道,干旱胁迫条件下,小麦幼苗的生长和光合作用显著受到抑制,

Pn、Tr、WUE下降。王晓磊等^[13]报道,耐旱型玉米基因型的植株水分利用效率上升,敏感型玉米基因型水分利用率则下降。说明耐旱型玉米叶片内外保持相对较高的气体交换,植株水分利用效率高,能够有效控制体内水分的损失,有利于其适应干旱胁迫。水分利用率的大小取决于光合速率的大小,二者之间存在着一定的内在联系,光合速率越高,其水分利用率也高,水分利用率与光合速率呈极显著的正相关^[14]。本试验中,2个品种对照处理的光合速率高于单纯胁迫处理,其对应的水分利用率也高于单纯胁迫处理,而且抗旱性较强的‘毛粉802’在相同条件下,水分利用率均大于抗旱性弱的‘皇冠’。

多胺不仅可刺激植物生长发育,同时多胺在逆境胁迫下对光合机构有一定的保护作用,可以缓解逆境对光合作用的影响。Spd以带电荷的氨基和亚氨基通过离子键、氢键和疏水作用等非共价键形式与核酸、蛋白质及带电荷的磷脂等相互作用,通过稳定类囊体组成,参与膜的构建进而阻止膜脂过氧化及膜蛋白的水解作用,从而达到保绿的目的^[11]。高含量的Spd和Spm可显著阻止由盐胁迫诱导产生的电解质泄漏,抑制叶绿素的丧失,缓和光合系统的电化学反应受到的抑制^[15]。He等^[8]研究表明,在黄瓜上用Spd预处理能缓解冷胁迫下叶片叶绿素荧光产量(Fv/Fm),类囊体膜上的电子传递活性,碳代谢途径中Rubisco酶活性的降低,提高叶中光合系统

的稳定。Dondini 等^[16]研究光合膜时,认为内囊体膜上多胺的掺入有利于抵抗强光的伤害。刘俊^[17]报道,外源多胺增加了盐胁迫玉米幼苗生长量和叶绿体内结合态多胺的含量,提高了光合速率和 PS II 的光化学效率。李军等^[18]报道,外源施加 Spd 可增强盐胁迫下黄瓜植株的光合能力,主要是由于减弱了盐胁迫对植株的气孔限制,且叶面喷施比根施对改善盐胁迫下植株的生长和光合作用更有效。而汪天^[19]报道,在低氧胁迫下黄瓜幼苗的光合抑制主要是由非气孔限制所引起的,而外源 Spd 可通过对光系统的修饰减轻黄瓜幼苗的低氧胁迫伤害;外源施加 Spd 可增强盐胁迫下黄瓜植株的光合能力,主要是由于减弱了盐胁迫对植株的气孔限制^[18]。本试验结果表明,在干旱胁迫下,番茄幼苗的净光合速率和气孔导度均下降,‘毛粉 802’的降低幅度小于耐旱性弱的品种‘皇冠’。通过叶面喷施 0.1 mM Spd 可提高番茄幼苗的净光合速率和气孔导度,Spd 增加‘皇冠’的耐旱性可能主要体现在提高气孔导度的效果更明显,从而能够显著提高幼苗叶片的净光合速率,进而显著提高叶片水分利用效率。与‘毛粉 802’相比,外源 Spd 对‘皇冠’的缓解作用更明显。在胁迫后期,可缓解胁迫情况下植株叶片 CO₂ 吸收能力的减弱,降低植株的胞间 CO₂ 浓度;同时,外源 Spd 还略微提高了植株的水分利用率。

参 考 文 献:

- [1] Comic G. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture - not by affecting ATP synthesis[J]. Trends Plant Science, 2000, 5: 187—188.
- [2] 接玉玲,杨洪强,崔明刚,等.土壤含水量与苹果叶片水分利用率的关系[J].应用生态学报,2001,12(3):387—390.
- [3] 马新明,李春明,袁祖丽,等.镉和铅污染对烤烟根区土壤微生物及烟叶品质的影响[J].应用生态学报,2005,16(1):83—87.
- [4] 张振贤,郭延奎,艾希珍,等.日光温室光温因子对黄瓜叶绿体超微结构及其功能的影响[J].应用生态学报,2003,14(8):1287—1290.
- [5] 王文泉,张福锁.高等植物厌氧适应的生理及分子机制[J].植物生理学通讯,2001,37(1):63—70.
- [6] 王 森,李秋荣,付士磊,等.外源一氧化氮对干旱胁迫下杨树光合作用的影响[J].应用生态学报,2005,16(2):218—222.
- [7] Kasukabe Y, He L, Nada K, et al. Over expression of spermidine synthase enhances tolerance to multiple environmental stresses and up-regulates the expression of various stress-regulated genes in transgenic *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant Cell Physiol, 2004, 45(6): 712—722.
- [8] He L, Nada K, Kasukabe Y, et al. Enhanced susceptibility of Photosynthesis to low-temperature photoinhibition due to interruption of chill-induced increase of S-Adenosylmethionine decarboxylase activity in leaves of Spinach (*Spinacia oleracea* L.) [J]. Plant Cell Physiol, 2002, 43(2):196—206.
- [9] Drolet G, Dumbroff E B, Legg R, et al. Radical scavenging properties of polyamines[J]. Phytochemistry, 1986, 25(2):367—371.
- [10] ZHAO Fu-geng, SUN Cheng, Liu You-liang. Effects of salinity stress on the level of covalently and noncovalently conjugated polyamines in plasma membrane and tonoplast isolated from barley seedlings [J]. Acta Botanica Sinica, 2000, 42(9):920—926.
- [11] 邹 琦,孟庆伟,高辉远,等.作物在非生物逆境下的光合作用 [C]//匡廷云,卢从明,李良璧.作物光能利用效率与调控.济南:山东科学技术出版社,2004:116—172.
- [12] 丁燕芳,梁永超,朱 佳,等.硅对干旱胁迫下小麦幼苗生长及光合参数的影响[J].植物营养与肥料学报,2007,13(3):471—478.
- [13] 王晓磊,于海秋,夏 乐,等.干旱胁迫下不同耐旱性玉米自交系根形态特性差异[J].现代农业科学,2008,15(12):17—19.
- [14] 张正斌.作物抗旱节水的生理遗传育种基础[M].北京:科学出版社,2003.
- [15] Chattopadhyay M K, Tiwari B S, Chattopadhyay G, et al. Protective role of exogenous polyamines on salinity-stressed rice (*Oryza sativa*) plants [J]. Physiologia Plantarum, 2002, 116(2):192—199.
- [16] Dondini L, Ducan D S, Dail A L, et al. Suborganellar localization and effect light on *Helianthus Tuberosus* chloroplast transglutaminases and their substrates [J]. Planta, 2003, 217:84—95.
- [17] 刘 俊,周一峰,刘有良.外源多胺对盐胁迫下玉米叶绿体结合态多胺水平和光合作用的影响[J].西北植物学报,2006,24(2):254—258.
- [18] 李 军,高新昊,郭世荣,等.外源亚精胺对盐胁迫下黄瓜幼苗光合作用的影响[J].生态学杂志,2007,26(10):1595—1599.
- [19] 汪 天,王素平,郭世荣,等.外源亚精胺对根际低氧胁迫下黄瓜幼苗光合作用的影响[J].应用生态学报,2006,17(9):1609—1612.

Effects of exogenous spermidine on photosynthesis of tomato seedlings under drought stress

ZHANG Chun-mei^{1,2}, ZOU Zhi-rong², HUANG Zhi², ZHANG Zhi-xin²

(1. Department of Agricultural Science, Hexi University, Zhangye, Gansu 734000, China;

2. Department of Horticulture, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: Two cultivars were used as test materials and the effect of exogenous spermidine (Spd) on photosynthesis of tomato (*Lycopersicon esculentum* M.) seedlings under drought stress induced by 7.5% polyethylene glycol (PEG6000) was studied in hydroponics culture. The results showed that drought stress caused a significant decrease in the net photosynthetic rate(Pn), transpiration rate(Tr), stomatal conductance(Gs) and intercellular CO₂ concentration(Ci) of tomato seedlings. The intracellular CO₂ concentration(Ci) was significantly higher than that of the control during the later period of drought stress, which suggested that the decrease in Pn in tomato seedlings' leaves mainly resulted from the stomatal limitation during the earlier period of stress, but non-stomatal limitation during the later period. Compared with the drought treatment, exogenous Spd increased Pn, Gs and Tr in the seedling leaves of the two tomato cultivars and decreased Ci during the later period under drought stress. These results indicated that exogenous Spd could improve photosynthesis of tomato seedlings by preventing stoma closure and stimulating CO₂ uptake. The mitigative effects of exogenous Spd in drought-sensitive cv. Huangguan were greater than those in high drought-resistant cv. Maofen802.

Keywords: drought stress; tomato; spermidine; photosynthesis

(上接第 147 页)

Evaluation of soil quality on gully region of loess plateau based on principal component analysis

HUANG Ting, YUE Xi-jie, GE Xi-zu, WANG Xu-dong*

(Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: In this paper, we made the Loess Plateau of Changwu County in Shaanxi Province as the research object. The principal component analysis (PCA) combined with Norm values were employed to select the indexes and establish the minimum data set (MDS), in which 12 indexes such as labile organic matter, total nitrogen, available phosphorus, potassium, clay, CEC, catalase and phosphatase enzyme were selected as representatives for calculating soil quality index. Two kinds of weight coefficients were determined by using objective method from PCA and a combination of subjective and objective methods respectively, and soil quality index was calculated. The results showed that the soil quality index calculated by two kinds of weight coefficients had a good consistency. In addition, the soil quality index calculated by the PCA method was correlated to that calculated by the integrated partial correlation coefficient method, indicating that PCA is suitable for soil quality assessment in this region. Values of membership functions of the index revealed that labile organic matter is a major limited factor in this region, and the total nitrogen is the second. Soil quality index calculated by different methods all showed that soil quality of the orchard is better than that of farmland, and soil quality in different landform positions is in the order of table-land > slope-land > bottom-land.

Keywords: principal component analysis; MDS; weight; soil quality assessment