

不同浓度外源玉米黄质对低温弱光胁迫下辣椒幼苗的缓解效应

丁东霞,李 静,颌建明,李能慧,韩康宁,张 婧,牛天航,杨 滢

(甘肃农业大学园艺学院,甘肃 兰州 730070)

摘 要:针对冬春季节西北地区设施栽培辣椒生产过程中出现的低温弱光逆境问题,本研究以低温敏感型辣椒品种‘航椒 2 号’为试材,开展不同浓度外源玉米黄质对低温弱光胁迫下辣椒幼苗缓解效应的研究。辣椒幼苗通过连续 4d 叶面喷施 0(CK)、20(T1)、50(T2)、100(T3) $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的玉米黄质溶液预处理,后置于人工气候箱模拟低温弱光胁迫处理 7 d,测定辣椒幼苗生长、光合和抗氧化酶相关生理指标。研究发现不同浓度外源玉米黄质预处理均对低温弱光条件下辣椒幼苗的胁迫有明显的缓解作用,其中以 T2 处理效果最佳。与 CK 相比,T2 处理株高和茎粗分别增加 5.52% 和 17.09%;叶片光合色素含量及净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)均显著提高;渗透调节物质可溶性糖和可溶性蛋白分别增加 22.35% 和 19.58%;抗氧化酶 SOD 和 CAT 分别增加 19.23% 和 381.55%。此外,T2 处理显著降低了超氧阴离子、丙二醛(MDA)含量和相对电导率。表明 50 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的外源玉米黄质能有效缓解低温弱光胁迫对辣椒幼苗造成的氧化损伤,保护细胞膜的完整性,减轻幼苗叶片光合器官的伤害,增强叶片气孔导度和光合能力,进而提高对低温弱光的耐受性。

关键词:玉米黄质;辣椒幼苗;低温弱光;光合参数;氧化胁迫

中图分类号:S641.3 **文献标志码:**A

Alleviating effect of different concentrations of exogenous zeaxanthin on pepper seedlings under low temperature and weak light stress

DING Dongxia, LI Jing, XIE Jianming, LI Nenghui, HAN Kangning,

ZHANG Jing, NIU Tianhang, YANG Yan

(College of Horticulture, Gansu Agricultural University, Lanzhou, Gansu 730070, China)

Abstract: To solve the problem of low temperature and weak light stress during the facility pepper production in northwest China in winter and spring, the study took the low temperature sensitive pepper variety ‘Hangjiao No. 2’ as the test material to study the alleviating effect of exogenous zeaxanthin in different concentrations on pepper seedlings under low temperature and weak light stress. Pepper seedlings were pretreated with zeaxanthin solution of 0 (CK), 20 (T1), 50 (T2) and 100 (T3) $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ for 4 consecutive days, and then placed in an artificial climate chamber to simulate low temperature and weak light stress for 7 days. The physiological indexes related to growth, photosynthesis and antioxidant enzymes of pepper seedlings were measured. It was found that pretreatment with different concentrations of exogenous zeaxanthin significantly alleviated the stress of pepper seedlings under low temperature and light stress, and the T2 treatment had the best effect. Compared with CK, the plant height and stem diameter of the T2 treatment increased by 5.52% and 17.09%, respectively. The photosynthetic pigment content, net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s) and transpiration rate (T_r) of leaves were significantly increased. The soluble sugar and soluble protein of osmotic regulation substance increased by 22.35% and

收稿日期:2021-09-06

修回日期:2022-01-31

基金项目:甘肃省自然基金项目(20JR10RA515);国家自然科学基金(32072657);甘肃省瓜菜产业技术体系专项资金(GARS-GC-1);国家重点研发计划(2016YFD0201005);甘肃省教育厅优秀研究生“创新之星”项目(2021CXZX-409)

作者简介:丁东霞(1993-),女,甘肃岷县人,硕士研究生,研究方向为蔬菜栽培与生态生理。E-mail:1790495398@qq.com

通信作者:颌建明(1970-),男,教授,主要从事蔬菜学和设施农业研究。E-mail:xiexianminggs@126.com

李静(1990-),女,副教授,主要从事蔬菜栽培与生态生理研究。E-mail:lj@gsau.edu.cn

19.58%, respectively. Antioxidant enzymes SOD and CAT increased by 19.23% and 381.55%, respectively. In addition, the T2 treatment significantly reduced the content of superoxide anion, malondialdehyde (MDA) and relative conductivity. The result showed that exogenous zeaxanthin ($50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$) effectively alleviated the oxidative damage caused by low temperature and weak light pepper seedlings, protected the integrity of the cell membrane, reduced the damage to photosynthetic organs of seedlings, strengthened the stomatal conductance and photosynthetic capacity of leaves, and improved the tolerance at low temperature and weak light stress.

Keywords: zeaxanthin, pepper seedling, low temperature and weak light, photosynthetic parameters, oxidative stress

辣椒属于喜温不耐寒蔬菜,是北方地区日光温室主栽蔬菜之一。由于全球气候变化异常,秋冬及早春季节日光温室中低温弱光问题频繁出现,严重影响植株正常的生长发育^[1],导致产量和品质严重下降,影响经济效益^[2]。大量研究发现低温弱光胁迫显著降低了多年生黑麦草的光合效率^[3],而且造成黄瓜幼苗叶绿素含量、净光合速率、光合作用碳同化关键酶 RuBP 羧化酶活性和叶绿素光化学效率降低,抑制植物生长^[4]。此外,低温弱光也严重影响辣椒生长,造成过量活性氧积累进而导致膜脂过氧化、叶绿素含量下降^[5]和渗透调节物质发生变化^[6]。因此,找到缓解低温弱光的有效措施,提高辣椒对低温弱光胁迫的耐受性是增加辣椒品质与产量的关键。

目前,施用外源植物生长调节剂是有效缓解辣椒低温弱光胁迫的重要途径。已有研究发现外源喷施褪黑素^[7]、甜菜碱、水杨酸、独角金内酯^[8]、油菜素内酯^[9]和5-氨基乙酰丙酸^[10]等物质能够通过提高抗氧化酶活性、增加渗透调节物质含量等,进而有效缓解低温弱光胁迫对植株生长的抑制。玉米黄质也称为玉米黄素,普遍存在于植物果实、蔬菜、花卉和藻类植物中,属于基本的天然色素,在动植物体内发挥着重要作用。前人研究集中于玉米黄质对光合器官的保护作用^[11-12],也有研究表明玉米黄质对类囊体膜脂具有保护作用^[13],且明显高于拟南芥叶片中的其他叶黄素^[14]。Tang 等^[15]在10℃/5℃低温条件下,外源喷施玉米黄质预处理‘航椒4号’辣椒幼苗显著上调玉米黄质合成关键酶基因的表达,提高抗氧化酶活性,增强幼苗对低温胁迫的耐受性。植物体内玉米黄质含量与非生物胁迫的耐受性有一定的关系,金超等^[16]研究发现将中华枸杞(*Lycium Chinese*, Miller)的 β -类胡萝卜素羟化酶基因(*LcCHYB*)转入‘White’品种洋桔梗中获得转基因株系,其较野生型玉米黄质含量提高了91.1%,同时提高了非生物胁迫的耐受性。Wang 等^[17]研究也发现,烟草过表达八氢番茄红素脱氢酶基因(*PDS*)引起烟草叶片中的色素发生了变化,抗

氧化酶的活力提高,抗氧化的能力增强。Wu 等^[18]在洋桔梗中过表达了 β -类胡萝卜素羟化酶基因 *AtchyB*,同时给以强光胁迫,发现转基因植株不仅类胡萝卜素含量增加1.046~3.141倍,而且玉米黄质的生物合成速度加快,含量增加(高出3.344倍),转化植株对强光表现出较强的耐受性。此外也有研究表明,辣椒玉米黄质含量与低温弱光的耐受性呈极显著正相关^[19]。然而,玉米黄质外源喷施能否缓解低温弱光胁迫对辣椒的伤害则鲜有报道。

因此,本研究旨在探索外源玉米黄质对低温弱光胁迫下辣椒幼苗生长发育、光合特性和抗氧化系统的影响,并且确定最适玉米黄质浓度,以期为设施辣椒栽培管理和培育设施专用辣椒品种(耐低温弱光)提供科学依据及理论基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料及培养条件

供试辣椒品种‘航椒2号’为低温敏感型品种,由甘肃省天水神舟绿鹏农业科技有限公司提供;外源物质为玉米黄质(*HPLC* $\geq 85\%$)购自上海源叶生物科技有限公司。试验于2021年3—7月在甘肃农业大学园艺学院设施栽培生理实验室进行。挑选优质饱满的‘航椒2号’辣椒种子,55℃温汤浸种30 min后在常温自来水中浸泡6 h,接着将浸泡好的种子放在湿润的毛巾上黑暗条件下催芽3 d,待种子露白后选取发芽一致(长度1 mm)的种子播种于装满基质的营养钵中(9 cm×9 cm),每钵两粒。出苗后转至人工气候箱进行培养(RDN-400E-4,浙江宁波),培养条件为温度28℃/18℃、光照300 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,每周浇水两次,浇灌1/2 Hogland 营养液一次。

1.2 试验处理

待幼苗长至六叶一心,随机选取长势一致的辣椒幼苗进行处理。将挑选的幼苗分为4份,分别喷施0(CK)、20(T1)、50(T2)、100(T3) $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 玉米黄质溶液,每处理重复3次(每个重复50株辣椒幼苗)。于每天20:00进行叶面喷施处理,喷施以叶

片正、反面形成水滴但不流下为标准,每天处理一次,连续喷施处理 4 d 后转入人工气候箱进行低温弱光处理(温度 15℃/5℃,12 h/12 h;光照 100 μmol · m⁻² · s⁻¹/0 μmol · m⁻² · s⁻¹,12 h/12 h),处理 7 d 后选择从上至下第 3~4 片叶进行相关指标测定。

1.3 指标及测定方法

1.3.1 生长指标测定 随机选取 5 株辣椒幼苗进行生长指标测定。株高:使用卷尺测定辣椒茎基部到生长点的距离;茎粗:使用游标卡尺测定子叶下 2 cm 处茎秆直径;地上地下干、鲜重:将辣椒幼苗用超纯水清洗干净后,用吸水纸吸去表面多余水分,分为地上、地下两部分称重即为鲜重,之后置于烘箱后 105℃杀青 1 h,然后 80℃烘至恒重即为干重。

1.3.2 生理指标测定 叶绿素含量测定采用丙酮法。选取处理 7 d 后辣椒功能叶,避开主叶脉打孔(0.5 cm),称取 0.1 g 叶圆片,加 10 mL 80%丙酮浸提取 48 h,期间每隔 12 h 震荡一次,保证充分提取。最后采用分光光度计(UV-1780,岛津仪器(苏州)有限公司)测 663 nm、645 nm 下浸提液的吸光值,依据公式计算叶绿素含量。

Chla = 12.71 × OD₆₆₃ - 2.59 × OD₆₄₅ (1)

Chlb = 22.88 × OD₆₄₅ - 4.67 × OD₆₆₃ (2)

Chla+b = 20.29 × OD₆₄₅ + 8.04 × OD₆₆₃ (3)

(1)~(3)式中,Chla 为叶绿素 a;Chlb 为叶绿素 b;Chla+b 为叶绿素 a+b。OD₆₆₃ 为浸提液在波长 663 nm 处的吸光值;OD₆₄₅ 为浸提液在波长 645 nm 处的吸光值。

可溶性糖测定采用蒽酮比色法、可溶性蛋白采用考马斯亮蓝 G-250 染色法、MDA 含量测定采用硫代巴比妥酸法、相对电导率用电导率仪(DDSJ-308A,上海仪电科学仪器股份有限公司,上海)测定,以上指标测定均参照高俊凤^[20]的方法。超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)和超氧阴离子含量测定采用试剂盒法(苏州科铭生物有限公司)。

1.3.3 光合参数测定 辣椒植株处理 7d 后,选择植株功能叶,采用 CIRAS-2 型便携式光合仪测定辣椒幼苗光合气体交换参数,包括净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO₂ 浓度(C_i)、蒸腾速率(T_r)。

1.3.4 叶片组织 NBT 染色 染色参照 Chen 等^[21]的方法,最后使用 EPSON 扫描仪扫描叶片。

1.4 数据处理

用 SPSS 22.0 对试验数据进行统计分析,并运用 Duncan's 法进行差异显著性检验(P<0.05),使用 Excel 软件和 Photoshop CS6 作图。

2 结果分析

2.1 外源玉米黄质对低温弱光胁迫下辣椒幼苗生长特性的影响

由表 1 可知,低温弱光胁迫下不同浓度的玉米黄质预处理均可以不同程度地提高辣椒幼苗各生长指标,且随着玉米黄质浓度的增加表现出先增加后降低的趋势,其中,T2 处理下辣椒幼苗各指标增长幅度最大。与 CK 相比,T2 处理株高、茎粗、地上鲜重、地下鲜重、地上干重和地下干重分别提高了 5.52%、17.09%、29.80%、46.67%、51.83%和 59.89%,且差异均达到显著水平(P<0.05,下同)。由图 1(见 60 页)也可看出 CK 处理辣椒幼苗长势瘦弱,玉米黄质预处理后各处理辣椒长势增强,尤其是 T2 处理长势最强。说明玉米黄质能促进低温弱光胁迫下辣椒幼苗的形态生长,增强对低温弱光的耐受性。

2.2 外源玉米黄质对低温弱光胁迫下辣椒幼苗生理特性的影响

2.2.1 外源玉米黄质对低温弱光胁迫下辣椒幼苗光合色素和光合参数的影响 光合色素表征植物光合作用的强弱,表 2 为玉米黄质预处理下低温弱光胁迫后辣椒幼苗光合色素含量的变化。数据显示,50、100 mg · L⁻¹玉米黄质处理下叶绿素 a、b、a+b 含量升高,其中 T3 处理较 CK 无显著差异,T2 较 CK

表 1 外源玉米黄质对低温弱光胁迫下辣椒幼苗生长特性的影响

Table 1 Effects of exogenous zeaxanthin on growth characteristics of pepper seedlings under low temperature and weak light stress						
处理 Treatment	株高 Height/cm	茎粗 Stem/mm	地上鲜重 Fresh weight of shoot/g	地下鲜重 Fresh weight of root/g	地上干重 Dray weight of shoot/g	地下干重 Dray weight of root/g
CK	13.40±0.114b	2.14±0.034c	3.02±0.132b	0.90±0.045c	0.32±0.032c	0.07±0.006c
T1	13.82±0.066ab	2.36±0.036b	3.44±0.129b	1.16±0.024b	0.40±0.013b	0.08±0.007bc
T2	14.14±0.051a	2.51±0.051a	3.92±0.058a	1.32±0.037a	0.49±0.015a	0.11±0.007a
T3	13.68±0.402ab	2.21±0.057c	3.30±0.192b	0.98±0.058c	0.43±0.020ab	0.09±0.006ab

注:表中数据为平均值±标准差;同列数据后不同小写字母代表在 P<0.05 水平下显著差异,下同。
Note: Data in the table are the mean values with standard deviation; different lowercase letters in the same column indicate significant differences at P<0.05 level. The same below.

则显著增加,叶绿素 a、b、a + b 含量分别增加 29.12%、23.83%和 27.71%。

低温弱光胁迫下导致叶片的净光合速率下降,由表 2 可知,叶面喷施玉米黄质预处理后可以显著提高辣椒幼苗在低温弱光胁迫下的净光合速率,T1、T2、T3 分别较 CK 提高 26.32%、78.95%、15.79%。相比于 CK,玉米黄质预处理下细胞间隙 CO₂ 浓度下降,T1 处理与 CK 不显著,T2、T3 处理分别下降 18.64%、9.64%。低温弱光胁迫下玉米黄质处理气孔导度和蒸腾速率较 CK 显著增加,但 T1、T2、T3 之间无显著差异。

2.2.2 外源玉米黄质对低温弱光下辣椒幼苗抗氧化酶活性和 MDA 含量的影响 抗氧化酶在消除 ROS 方面起着重要作用。由表 3 可知,与 CK 处理相比,在低温弱光胁迫下喷施玉米黄质预处理能够显著提高 CAT、SOD 酶活性,且随着玉米黄质浓度的增加表现出先增加后下降的趋势,其中 T2 处理效果最佳。T2 处理,CAT、SOD 活性较 CK 分别提高了 381.55%和 19.23%,使辣椒能更好地适应胁迫环境。但是玉米黄质预处理对于 POD 酶活性影响较

小,各处理间均未达到显著水平。
低温弱光胁迫处理会导致幼苗叶片中 MDA 含量升高。由表 3 可知,喷施外源玉米黄质可以抑制低温弱光胁迫下 MDA 的积累,其中 T1 与 T2 处理 MDA 含量下降达到显著水平。随着玉米黄质浓度的增加,MDA 含量变化表现出先降低后升高的趋势,T3 处理 MDA 含量升高且达到对照水平,T1、T2、T3 较 CK 分别下降 25.87%、38.07%和 8.93%。

2.2.3 外源玉米黄质对低温弱光胁迫下辣椒幼苗相对电导率的影响 图 2 所示为低温弱光胁迫下辣椒幼苗相对电导率的变化,随着玉米黄质浓度的增加相对电导率表现出与 MDA 相同的变化趋势,但是均显著低于 CK。T1、T2、T3 相对电导率较 CK 分别下降 32.25%、52.28%和 32.61%。外源玉米黄质浓度为 50 mg · L⁻¹时,相对电导率降低至最低,缓解低温弱光胁迫的效果最佳。

2.2.4 外源玉米黄质对低温弱光胁迫下辣椒幼苗超氧阴离子组织化学染色及含量的影响 图 3A 所示为辣椒叶片组织化学染色显示对超氧阴离子进行

表 2 外源玉米黄质对低温弱光胁迫下辣椒光合色素含量和光合参数的影响
Table 2 Effect of exogenous zeaxanthin on photosynthetic pigment content and photosynthetic parameters of pepper under low temperature and weak light stress

处理 Treatment	叶绿素 a 含量 Chl a content /(mg · g ⁻¹)	叶绿素 b 含量 Chl b content /(mg · g ⁻¹)	叶绿素 a+b 含量 Chl a+b content /(mg · g ⁻¹)	净光合速率 P _n Net photosynthetic rate /(μmol · m ⁻² · s ⁻¹)	胞间 CO ₂ 浓度 C _i Intercellular CO ₂ concentration /(μmol · mol ⁻¹)	蒸腾速率 T _r Transpiration rate /(mmol · m ⁻² · s ⁻¹)	气孔导度 G _s Stomatal conductance /(mol · m ⁻² · s ⁻¹)
CK	1.404±0.127bc	0.508±0.039bc	1.913±0.164bc	0.633±0.033c	470.333±12.837a	0.967±0.067b	28.333±2.333b
T1	1.315±0.041c	0.465±0.011c	1.780±0.052c	0.800±0.058b	454.333±2.403a	1.200±0.000a	35.333±0.333a
T2	1.813±0.109a	0.629±0.042a	2.443±0.150a	1.133±0.033a	382.667±9.262c	1.233±0.067a	34.667±0.882a
T3	0.652±0.098ab	0.585±0.030ab	2.237±0.128ab	0.733±0.033bc	425.000±1.155b	1.133±0.033ab	31.000±0.577a

表 3 外源玉米黄质对低温弱光胁迫下辣椒抗氧化酶活性和 MDA 含量的影响
Table 3 Effect of exogenous zeaxanthin on antioxidant enzyme activity and MDA content of pepper under low temperature and weak light stress

处理 Treatment	超氧化物歧化酶活性 SOD activity /(U · mg ⁻¹)	过氧化物酶活性 POD activity /(U · mg ⁻¹)	过氧化氢酶活性 CAT activity /(nmol · min ⁻¹ · mg ⁻¹)	丙二醛含量 MDA content /(μmol · g ⁻¹)
CK	2.310±0.030c	2.573±0.127a	0.175±0.002c	0.90±0.045a
T1	2.598±0.039b	2.820±0.127a	0.525±0.010b	1.16±0.024b
T2	2.755±0.061a	2.520±0.000a	0.841±0.023a	1.32±0.037c
T3	2.518±0.041b	2.860±0.127a	0.500±0.003b	0.98±0.058a

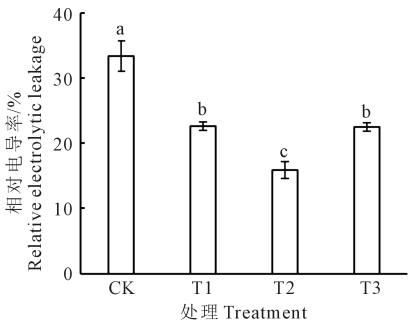


图 2 外源玉米黄质对低温弱光胁迫下辣椒相对电导率的影响
Fig.2 Effects of exogenous zeaxanthin on relative electrolytic leakage of pepper under low temperature and weak light stress

定性分析。由图 3 可见,喷施玉米黄质的幼苗叶片颜色较 CK 变浅,且随着玉米黄质浓度的增加染色先变浅后变深。但整体都较 CK 变浅,其中以 50 mg · L⁻¹玉米黄质处理的叶片染色最浅,说明 T2 处理叶片超氧阴离子含量最少。

图 3B 所示为超氧阴离子含量变化,外源喷施玉米黄质后可以显著降低低温弱光胁迫下辣椒幼苗中超氧阴离子含量。结果显示超氧阴离子含量变化与叶片组织化学染色结果一致,随着玉米黄质浓度增加,超氧阴离子含量先下降后上升,但均低于



图 1 外源玉米黄质对低温弱光胁迫下辣椒幼苗生长特性的影响

Fig.1 Effects of exogenous zeaxanthin on growth characteristics of pepper seedlings under low temperature and weak light stress

CK,其中 T1、T2、T3 分别较 CK 分别下降 6.41%、13.81%、7.30%。组织化学染色和含量变化分析均表示玉米黄质能在一定程度上清除低温弱光胁迫下积累的过量活性氧。

2.2.5 外源玉米黄质对低温弱光胁迫下辣椒幼苗可溶性糖和可溶性蛋白的影响 图 4A 所示为可溶性糖含量变化,结果显示可溶性糖含量随着玉米黄质浓度的增加呈先增加后降低的变化趋势。T1、T2、T3 分别较 CK 提高了 13.83%、22.35%、2.93%,但 T3 与 CK 无显著差异。

图 4B 所示为低温弱光胁迫下可溶性蛋白含量变化,外源玉米黄质处理可以提高辣椒幼苗叶片中可溶性蛋白含量,且随着玉米黄质浓度的增加可溶性蛋白含量呈逐渐增加的趋势。其中 T1 与 CK 无显著差异,T2、T3 处理与 CK 相比达到显著水平,分别提高 19.58%、22.01%,但是 T2 与 T3 之间无显著差异。

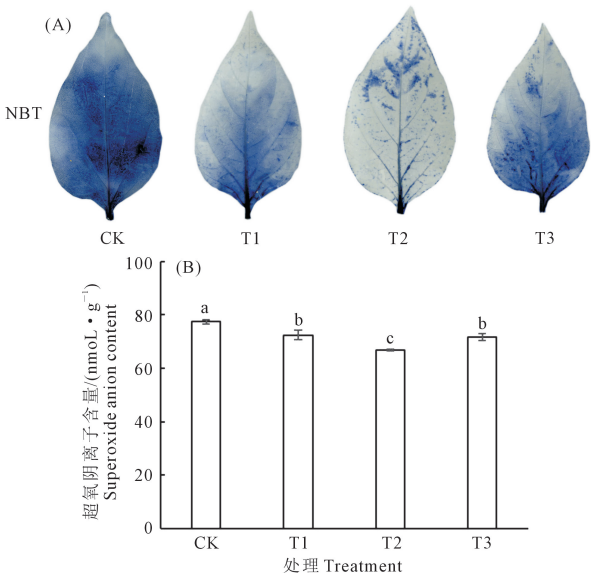


图 3 外源玉米黄质对低温弱光胁迫下辣椒超氧阴离子含量的影响

Fig.3 Effect of exogenous zeaxanthin on superoxide anion content in pepper under low temperature and weak light stress

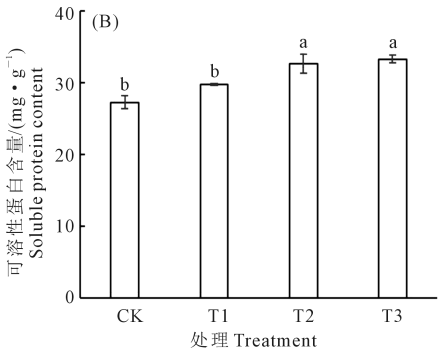
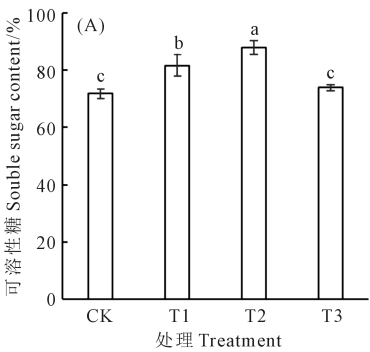


图 4 外源玉米黄质对低温弱光胁迫下辣椒渗透调节物质的影响

Fig.4 Effects of exogenous zeaxanthin on osmotic regulator of pepper under low temperature and weak light stress

3 讨 论

逆境对植物最直接的伤害是引起形态特征的变化,因此形态指标可以作为判断植株受伤害程度的重要指标^[22]。研究表明,低温弱光胁迫可以显著抑制蔬菜作物的生长^[23]。在本试验中,胁迫条件下喷施玉米黄质预处理的辣椒幼苗较未喷施的处理

长势较强,株高和茎粗分别显著提高了 2.09% ~ 5.52%和 3.08% ~ 17.09%,能够有效促进生物量的积累,为生长发育提供良好的基础。同时,申磊^[24]发现在 15℃/5℃、100 μmol·m⁻²·s⁻¹胁迫下,CoCl₂也能提高‘陇椒 5 号’辣椒植株的形态指标,这可能是外源 CoCl₂显著提高根系活力,促进植株吸收水分和矿质元素,这与本研究结果相似,即玉米黄质也

可能是通过促进根系的生长发育来提高生物量的积累。

叶绿素在光合作用中有吸收、传递和转换光能的作用,其含量高低直接影响植物光合作用,也是衡量植物耐逆境胁迫的重要生理指标之一^[25]。光合作用是植物生长发育的基础,为植物提供所需能量和物质,低温胁迫下光系统反应中心对光能利用率降低,对光合作用影响最明显的就是 P_n 下降, CO_2 同化受阻^[26]。此外,在弱光条件下也会产生过剩的光能,对植物光系统造成伤害,即低温光抑制现象^[27]。研究表明,低温弱光或低温处理时,会引起辣椒叶片叶绿素含量^[28]、 P_n 、 T_r 下降,细胞间 CO_2 浓度升高^[29]。本试验发现,在低温弱光胁迫下喷施不同浓度玉米黄质预处理辣椒叶片中叶绿素 a、b 含量以及 P_n 、 G_s 、 T_r 较 CK 有不同程度的增加,其中 50 $mg \cdot L^{-1}$ 处理时最明显,这与 28-高芸苔素内酯缓解低温弱光胁迫下辣椒幼苗光合特性的研究结果一致^[30]。同时,束胜等^[31] 研究表明,24-表油菜素内酯可以提高 15℃/7℃、150 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 胁迫条件下番茄叶片中 1,5-二磷酸核酮糖羧化/加氧酶 (Rubisco) 的活性和数量,有利于 CO_2 的固定和有机物的积累。外源玉米黄质也可能通过增加气孔导度保证 CO_2 顺利进入叶肉细胞,为光合作用提供原料,提高 Rubisco 活性,促进碳同化的进行,提高净光合速率,缓解低温弱光胁迫产生的光抑制,且缓解程度随浓度变化。叶绿素含量增加究竟是由于喷施玉米黄质加速其合成还是抑制其降解,其影响机制有待进一步验证。

ROS 是植物体内一种重要的信号分子,适宜浓度 ROS 是植物生长所必需的,但在不适宜的环境条件下会引起植物体内抗氧化酶系统遭到破坏^[32],活性氧产生和清除平衡被打破,积累大量活性氧,造成细胞氧化损伤和生物膜损伤^[33]。植物体内 SOD、POD 和 CAT 是重要的抗氧化酶,能够清除 ROS。孟雅宁等^[34] 研究发现,4 叶 1 心的 11 个甜椒品种在 15℃/5℃ 条件下处理 14 d 和 21 d 后,SOD、POD 和 CAT 活性显著升高,其中 SOD 和 CAT 与植株冷害指数存在显著负相关关系,而 POD 活性变化与胁迫程度之间无明显关系。本研究中,在低温弱光胁迫下喷施外源玉米黄质预处理后辣椒幼苗 SOD 和 CAT 酶活性也显著增加,分别提高了 8.98% ~ 19.23% 和 186.60% ~ 381.55% (表 3),同时超氧阴离子含量下降了 6.41% ~ 13.81% (图 3),说明 SOD 和 CAT 酶活性上升能加速清除胁迫条件下积累的过量超氧阴离子。与前人^[11,18] 研究不同的是,玉米黄

质喷施对于 POD 酶的活性无显著影响,说明低温弱光胁迫下喷施玉米黄质后辣椒体内过氧化物的清除可能存在其他机制,也可能是因为胁迫条件不一致的原因。MDA 含量可以反映细胞膜氧化损伤的程度,相对电导率反映出细胞膜的完整性。低温会导致植物体内 MDA 含量增加,增加质膜透性对细胞膜造成伤害^[35]。低温弱光胁迫下,不同浓度玉米黄质预处理的辣椒幼苗叶片 MDA 含量和相对电导率与 CK 相比显著下降,分别下降 8.93% ~ 38.07%、32.25% ~ 52.28%,说明喷施玉米黄质能缓解低温弱光造成的损伤,保护细胞膜结构,减少膜质过氧化和细胞内溶质的外渗,维持正常生理代谢。Kang 等^[36] 研究发现过表达番茄红素 β -环化酶基因 *lbLCYB2* 可显著提高甘薯中玉米黄质含量和 SOD 酶活性,降低 MDA 和 H_2O_2 含量,提高转基因甘薯抗盐以及干旱胁迫的能力;同样,齐付国等^[37] 研究也表明-5℃ 低温胁迫条件下喷施 100 $\mu mol \cdot L^{-1}$ 茉莉酸甲酯显著降低小麦相对电导率,这与本试验结果一致。此外,在本试验条件下,随着外源玉米黄质浓度的升高,相对电导率和 MDA 含量先下降后升高,这说明外源物质在较适宜浓度下可以缓解低温弱光胁迫,但过高的浓度依然有可能会对植物造成另一种胁迫,这与前人研究褪黑素等生长调节剂的结果相同^[38]。

可溶性糖和可溶性蛋白均是植物体内重要的渗透调节物质。在低温弱光胁迫下,辣椒渗透调节物质会发生变化,且可溶性蛋白含量与植株耐低温弱光性呈正相关^[6]。本研究表明,外源玉米黄质可以有效促进可溶性糖和可溶性蛋白含量的增加,继而提高细胞液浓度并维持较高的渗透势,防止水分亏缺,提高辣椒幼苗对低温弱光胁迫耐受性,这与 Wang 等^[10] 的研究结果一致,即渗透调节物质含量高的植物对逆境表现出更高的耐受性,说明玉米黄质可能提高可溶性糖和蛋白合成关键酶活性使胁迫下辣椒幼苗渗透调节物质含量升高进而增强对逆境耐受性。

4 结 论

50 $mg \cdot L^{-1}$ 玉米黄质预处理显著缓解低温弱光胁迫对辣椒幼苗造成的伤害,促进幼苗生长,使低温弱光胁迫下辣椒叶片叶绿素 a、b、a+b 含量以及净光合速率、可溶性糖、可溶性蛋白显著升高,比 CK 分别提高 29.12%、23.83%、27.71%、78.95%、22.35%、19.58%,抗氧化酶 SOD 和 CAT 活性显著增加,比 CK 分别提高 381.55% 和 19.23%;而辣椒叶片

相对电导率、超氧阴离子和 MDA 含量显著降低,比 CK 分别降低 52.28%、13.81%和 38.07%。外源玉米黄质通过提高辣椒幼苗的抗氧化水平,维持保护膜系统的稳定,减少氧化损伤以增强植株的抗性,有效缓解低温弱光胁迫对辣椒幼苗的伤害。

参 考 文 献:

[1] 王勤礼,许耀照,闫芳,等.低温弱光盐胁迫对辣椒幼苗生长和生理特性的影响[J].中国农学通报,2015,31(22):111-114.
WANG Q L, XU Y Z, YAN F, et al. Effects of low temperature, weak light and salt stress on growth and physiological characteristics of pepper seedling[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2015, 31 (22): 111-114.

[2] 毛爱军,耿三省.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[J].中国辣椒,2001,(1):17-21.
MAO A J, GENG SS. Low temperatures influence on growth and development of the sweet pepper (*Capsicumannuum* L.) and the selection for its cold tolerance[J]. Journal of China Capsicum,2001,(1):17-21.

[3] HÖGLIND M, HANSLIN H M, MORTENSEN L M.Photosynthesis of *Loliumperenne* L. at low temperatures under low irradiances[J]. Environmental and Experimental Botany, 2011, 70(2/3): 297-304.

[4] 王永健,张海英,张峰,等.低温弱光对不同黄瓜品种幼苗光合作用的影响[J].园艺学报,2001,28(3):230-234.
WANG Y J, ZHANG H Y, ZHANG F, et al. Effects of low temperature and weak light intensity stress on photosynthesis in seedlings of different cucumber varieties[J]. Acta Horticulurae Sinica, 2001, 28(3): 230-234.

[5] 张国斌.低温弱光对辣椒幼苗生长与光合生理特性的影响[D].兰州:甘肃农业大学,2005.
ZHANG G B. The effects of low temperature and poor light on the growth physiological characteristics of photosynthesis in pepper seedlings (*Capsicum Annuum* L.) [D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2005.

[6] 颜建明,郁继华,颜敏华,等.低温弱光下辣椒 3 种渗透调节物质含量变化及其与品种耐性的关系[J].西北植物学报,2009,29(1): 105-110.
JIE J M, YU J H, JIE M H, et al. Changes of three osmotic regulatory metabolites in leaves of pepper under low temperature and poor light stress and relations between its and varietal tolerance[J]. ActaBotanicaBoreali-OccidentaliaSinica, 2009, 29(1): 105-110.

[7] 张俊峰.基于外源褪黑素作用的辣椒耐低温弱光生理及分子响应机理研究[D].兰州:甘肃农业大学,2020.
ZHANG J F. Study on physiological and molecular response mechanism of low temperature and weak light resistance of capsicum pepper based on exogenous melatonin [D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2020.

[8] 唐超男.外源独脚金内酯调控辣椒幼苗低温耐受性的生理与分子机制[D].兰州:甘肃农业大学,2021.
TANG C N. Physiological and molecular mechanism of strigolactones-regulated chilling stress tolerance in pepper[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2021.

[9] 李杰.油菜素内酯调控辣椒低温耐受性的作用机理[D].兰州:甘肃农业大学,2016.

LI J.Mechanisms of brassinosteroids-regulated chilling stress tolerance in *Capsicum annuum* [D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2016.

[10] WANG H P, LIU Z C, LUO S L, et al. 5-Aminolevulinic acid and Hydrogen sulphide alleviate chilling stress in pepper (*Capsicum annuum* L.) seedlings by enhancing chlorophyll synthesis pathway[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2021, 167: 567-576.

[11] NIYOGI K K, SHIH C, SOON CHOW W, et al. Photoprotection in a zeaxanthin- and lutein-deficient double mutant of Arabidopsis [J]. Photosynthesis Research, 2001, 67(1/2): 139-145.

[12] JOHNSON M P, HAVAUX M, TRIANTAPHYLIDÈS C, et al. Elevated zeaxanthin bound to oligomeric LHCII enhances the resistance of Arabidopsis to photooxidative stress by a lipid-protective, antioxidant mechanism[J]. Journal of Biological Chemistry, 2007, 282(31): 22605-22618.

[13] DALL’ OSTO L, CAZZANIGA S, HAVAUX M, et al. Enhanced photoprotection by protein-bound vs free xanthophyll pools: a comparative analysis of chlorophyll b and xanthophyll biosynthesis mutants [J]. Molecular Plant, 2010, 3(3): 576-593.

[14] HAVAUX M, DALL’ OSTO L, BASSI R. Zeaxanthin has enhanced antioxidant capacity with respect to all other xanthophylls in Arabidopsis leaves and functions Independent of binding to PSII antennae [J]. Plant Physiology, 2007, 145(4): 1506-1520.

[15] TANG C N, XIE J M, LV J, et al. Alleviating damage of photosystem and oxidative stress from chilling stress with exogenous zeaxanthin in pepper (*Capsicum annuum* L.) seedlings [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2021, 162: 395-409.

[16] 金超,柳洁,季静,等.过表达枸杞 *LcCHYB* 基因提高洋桔梗抗氧化性的研究[J].中国生物工程杂志,2015,35(1):27-33.
JIN C, LIU J, JI J, et al. Overexpression of *LcCHYB* to enhance the tolerance to oxidative stress of *Eustoma grandiflorum*[J]. China Biotechnology, 2015, 35(1): 27-33.

[17] WANG M, WANG G, LI J. Suppression of the phytoenadesaturase gene influence on the organization and function of photosystem II (PSII) and antioxidant enzyme activities in tobacco [J]. Environmental and Experimental Botany, 2010, 67(3): 460-466.

[18] WU W D, JI J, WANG G, et al. Overexpression of AtchyB in *Eustomagrandiflorum*shinn enhances its tolerance to high-light via zeaxanthinaccumulation [J]. Plant Molecular Biology Reporter, 2012, 30 (6): 1433-1443.

[19] ZHANG J F, LI J, XIE J M, et al. Changes in photosynthesis and carotenoid composition of pepper (*Capsicum annuum* L.) in response to low-light stress and low temperature combined with low-light stress [J]. Photosynthetica, 2020, 58(1): 125-136.

[20] 高俊凤.植物生理学实验指导[M].北京:高等教育出版社,2006.
GAO JF. Experimental guidance for plant physiology [M]. Beijing: Higher Education Press, 2006.

[21] CHEN X Y, HAN H P, JIANG P, et al. Transformation of beta-lycopene cyclase genes from *Salicorniaeuropaea* and Arabidopsis conferred salt tolerance in Arabidopsis and tobacco [J]. Plant & Cell Physiology, 2011, 52(5): 909-921.

[22] 王兆,刘晓晓,郑国华.低温胁迫对彩叶草光合作用及叶绿素荧光的影响[J].浙江农业学报,2015,27(1):49-56.

- WANG Z, LIU X X, ZHENG G H. Effects of low temperature stress on the photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *Solenostemon-scutellarioides* [J]. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 2015, 27(1): 49-56.
- [23] 王萍,郭晓冬,郁继华,等.低温弱光对辣椒生长及光合作用的影响[J].沈阳农业大学学报,2006,37(3):360-363.
- WANG P, GUO X D, YU J H, et al. Effect of low temperature and poor light on growth and photosynthesis in pepper [J]. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2006, 37(3): 360-363.
- [24] 申磊.CoCl₂ 对低温弱光胁迫下辣椒幼苗光合及生长生理特性的影响[D].兰州:甘肃农业大学,2015.
- SHEN L. Effect of CoCl₂ on photosynthetic and physiological characteristics of pepper seedlings under low temperature and poor light stress [D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2015.
- [25] 王玉萍,郗春晓,王盛祥,等.低温弱光胁迫下芸豆叶片光抑制与类囊体膜脂构成变化[J].草业学报,2020,29(8):116-125.
- WANG Y P, GAO C X, WANG S X, et al. Changes in photoinhibition and fatty acid composition in the thylakoid membrane of kidney bean leaves under low temperature and weak light stress [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2020, 29(8): 116-125.
- [26] 崔波,程邵丽,袁秀云,等.低温胁迫对白及光合作用及叶绿素荧光参数的影响[J].热带作物学报,2019,40(5):891-897.
- CUI B, CHENG S L, YUAN X Y, et al. Effects of low temperature stress on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Bletilla striata* [J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2019, 40(5): 891-897.
- [27] 潘东云,付鑫,张晓伟,等.H₂S 作为下游信号参与 SA 对低温弱光下黄瓜幼苗光合作用的调控[J].应用生态学报,2020,31(9):3023-3032.
- PAN D Y, FU X, ZHANG X W, et al. Hydrogen sulfide acted as a downstream signal was involved in the regulation of salicylic acid on photosynthesis of cucumber seedlings under low temperature and weak light intensity [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, 31(9): 3023-3032.
- [28] 王春萍,黄启中,雷开荣,等.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[J].园艺学报,2015,42(9):1798-1806.
- WANG C P, HUANG Q Z, LEI K R, et al. Chlorophyll fluorescence characteristics of pepper seedlings under low temperature and weak light and their relationship to varieties tolerance [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2015, 42(9): 1798-1806.
- [29] 聂书明,杜中平,王丽慧,等.低温弱光对辣椒叶片光合特性和生理特性的影响[J].西南农业学报,2016,29(10):2319-2323.
- NIE S M, DU Z P, WANG L H, et al. Effects of photosynthesis characteristics and physiological characteristics of pepper seedlings under low temperature and weak light stress [J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2016, 29(10): 2319-2323.
- [30] 杨万基,蒋欣梅,高欢,等.28-高芸苔素内酯对低温弱光胁迫辣椒幼苗光合和荧光特性的影响[J].南方农业学报,2018,49(4):741-747.
- YANG W J, JIANG X M, GAO H, et al. Effects of 28-homobrassinolide on photosynthetic and fluorescence characteristics of pepper seedlings under low temperature with dim light [J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2018, 49(4): 741-747.
- [31] 束胜,汤园园,罗佳音,等.外源 24-表油菜素内酯对亚低温弱光胁迫下番茄叶片碳同化和抗氧化代谢的影响[J].植物生理学报,2016,52(8):1295-1304.
- SHU S, TANG Y Y, LUO J Y, et al. Effects of exogenous 24-epibrassinolide on carbon assimilation and antioxidant metabolism of tomato leaves under sub-low temperatures and weak light stress [J]. *Plant Physiology Journal*, 2016, 52(8): 1295-1304.
- [32] 刘领,李冬,马宜林,等.外源褪黑素对干旱胁迫下烤烟幼苗生长的缓解效应与生理机制研究[J].草业学报,2019,28(8):95-105.
- LIU L, LI D, MA Y L, et al. Alleviation of drought stress and the physiological mechanisms in tobacco seedlings treated with exogenous melatonin [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2019, 28(8): 95-105.
- [33] 刘希元,吴春燕,张广臣,等.喷施外源 NO 对缓解辣椒幼苗低温伤害的机理研究[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2020,48(11):63-70.
- LIU X Y, WU C Y, ZHANG G C, et al. Mechanisms of spraying external nitric oxide to alleviate injury of pepper seedlings caused by low temperature [J]. *Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition)*, 2020, 48(11): 63-70.
- [34] 孟雅宁,严立斌,范妍芹.低温弱光下甜(辣)椒 3 种酶活性的变化及其耐受性研究[J].河北农业科学,2014,18(6):21-24,85.
- MENG Y N, YAN L B, FAN Y Q. Research on changes of three enzymes activities of sweet (hot) pepper under low temperature and poor light and the tolerance [J]. *Journal of Hebei Agricultural Sciences*, 2014, 18(6): 21-24,85.
- [35] 项洪涛,李琬,郑殿峰,等.外源 ABA 对低温胁迫下小豆幼苗生理及产量的影响[J].干旱地区农业研究,2020,38(6):52-60.
- XIANG H T, LI W, ZHENG D F, et al. Effects of exogenous ABA on cold resistance physiology and yield of adzuki bean seedlings under low temperature stress [J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2020, 38(6): 52-60.
- [36] KANG C, ZHAI H, XUE L Y, et al. A lycopene β -cyclase gene, *lbcyb2*, enhances carotenoid contents and abiotic stress tolerance in transgenic sweetpotato [J]. *Plant Science*, 2018, 272: 243-254.
- [37] 齐付国,李建民,段留生,等.冠菌素和茉莉酸甲酯诱导小麦幼苗低温抗性的研究[J].西北植物学报,2006,26(9):1776-1780.
- QI F G, LI J M, DUAN L S, et al. Inductions of coronatine and MeJA to low-temperature resistance of wheat seedlings [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2006, 26(9): 1776-1780.
- [38] 范海霞,赵飒,辛国奇,等.外源褪黑素对干旱胁迫下牡丹幼苗生理特性的影响[J].生物技术通报,2020,36(6):63-72.
- FAN H X, ZHAO S, XIN G Q, et al. Effects of exogenous melatonin on the physiological characteristics of peony seedlings under drought stress [J]. *Biotechnology Bulletin*, 2020, 36(6): 63-72.