

外源 CO 对盐胁迫下加工番茄 幼苗光合荧光的影响

滕元旭^{1,2}, 骆霞^{1,2}, 张雪蒙^{1,2}, 崔辉梅^{1,2}

(1. 石河子大学农学院, 新疆 石河子 832003; 2. 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:以加工番茄品系 KT-7 为试验材料,研究了不同浓度(0.010、0.025 mmol · L⁻¹)外源 CO 对盐胁迫(150 mmol · L⁻¹)下加工番茄的光合参数、快速荧光动力学曲线、渗透调节物质等生理特性的影响。结果表明,盐胁迫抑制了加工番茄的光合和生长,导致光合同化效率降低和 PS II 反应中心活性下降,净光合速率 P_n 、干物质积累量分别降低了 72.11%、35.04%。叶片喷施 CO 供体可不同程度地改变 OJIP 曲线形状,增加光合色素含量,提高光合同化效率,调控渗透性调节物质含量,降低盐胁迫对细胞膜结构的伤害;其中以 Na₁₅₀H₁ 效果最佳,叶绿素 a、叶绿素 b 含量与盐胁迫处理相比分别提高了 10.58%、19.52%,净光合速率、表观 CO₂ 利用效率与盐胁迫相比分别提高了 87.24% 和 152.58%,脯氨酸和可溶性糖含量与盐胁迫相比分别降低了 40.16%、25.18%。综上所述,适宜浓度的外源 CO 提高了叶片的光合能力,激活自我保护机制,降低过量的活化电子对细胞光合膜结构的破坏,缓解盐胁迫对加工番茄叶片光合作用的限制,提高了植物抗盐性。

关键词:加工番茄;外源 CO;盐胁迫;光合作用;叶绿素荧光

中图分类号:S641.2;Q945.78 **文献标志码:**A

Effects of exogenous CO on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of processed tomato seedlings under salt stress

TENG Yuanxu^{1,2}, LUO Xia^{1,2}, ZHANG Xuemeng^{1,2}, CUI Huimei^{1,2}

(1. Agricultural College, Shihezi University, Shihezi, Xinjiang 832003, China; 2. Xinjiang Production and Construction Corps Key Laboratory of Special Fruits and Vegetables Cultivation Physiology and Germplasm Resources Utilization, Shihezi, Xinjiang 832003, China)

Abstract: Using the processed tomato line KT-7 as the test material, the photosynthetic parameters, fast fluorescence kinetics curve, osmotic properties of processed tomatoes under salt stress (150 mmol · L⁻¹) with different concentrations of exogenous CO (0.010, 0.025 mmol · L⁻¹) were studied. The effects of regulating substances and other physiological properties were also examined. The results showed that salt stress inhibited the photosynthesis and growth of processed tomatoes, resulting in reduction of photosynthesis efficiency and PSII reaction center activity, and the net photosynthetic rate P_n and dry matter accumulation decreased by 72.11% and 35.04%, respectively. Leaf spraying of CO donors changed the shape of OJIP curve to varying degrees, increased the content of photosynthetic pigments, improved the efficiency of photosynthesis, adjusted the content of osmotic regulators, and reduced the damage to cell membrane structure caused by salt stress. Among them, Na₁₅₀H₁ had the best effect, the contents of chlorophyll a and chlorophyll b were increased by 10.58% and 19.52% respectively compared with the salt treatment, and the net photosynthetic rate and apparent CO₂ utilization efficiency were increased by 87.24% and 152.58% respectively compared with the salt stress. The content of proline and soluble sugar decreased by 40.16% and 25.18%, respectively, compared with salt stress. In summary, the appropriate concentration of exogenous CO improved the photosynthetic capacity of leaves, activated the self-protection mechanism, reduced the damage of excessive activated electrons to the structure of cell photosynthetic membranes, alleviated the limitation of salt stress

on the photosynthesis of processed tomato leaves, and improved the plant salt resistance.

Keywords: processed tomato; exogenous CO; salt stress; photosynthesis; chlorophyll fluorescence

新疆是我国加工番茄的主要生产地,其产量占到全国总产量的一半以上^[1],但是新疆特殊的地理气候条件容易造成土壤盐渍化^[2]。盐渍化会使土壤溶液的浓度过高,导致植物吸收水分和养分的能力下降,活性氧物质在体内的稳态失衡,破坏细胞膜的完整性,增加电解质的渗出率,影响植物的光合作用进而影响植物正常的生长发育^[3-6]。因此,提高加工番茄的耐盐性,对促进新疆“红色产业”发展,增加农民收入,维持加工番茄市场稳定及促进农业增产增效具有重要的现实意义和战略意义。

一氧化碳(CO)是一种常见的双原子稳定气体分子。研究表明,植物体内的 CO 是由血红素加氧酶催化血红素产生的^[7-8],而高铁血红素是一种天然血红素的体外纯化物,其化学性质与天然血红素相似^[9],应用高铁血红素可以显著上调 HO1(血红素加氧酶 1)的转录和活性^[10],因此高铁血红素被用作外源信号分子 CO 的供体。CO 在植物对非生物胁迫的响应中发挥积极作用^[11],高铁血红素通过提高 HO 的活性,降低银离子的积累和增强抗氧化防御系统,降低了 AgNPs 胁迫对芥菜的伤害^[12]。Chen 等^[13]发现,CO 通过降低 Zn 的吸收,提高水稻对锌的耐受性。牟雪姣等^[14]发现,CO 处理可以提高黄瓜种子渗透调节能力和相关同工酶的表达,增强了植株对干旱胁迫的适应性。袁星星等^[15]通过对盐胁迫下小麦的研究发现,CO 预处理可以抑制脯氨酸脱氢酶活性,缓解小麦在盐胁迫下受到的伤害。

近年来有研究表明 CO 已经被作为除 NO 外的另外一种气体信号转导分子,与 H₂S 气体分子一起参与植物体的多种生理代谢调控^[8,16-17],目前关于 NO^[18-19]和 H₂S^[6]缓解盐胁迫的机理研究已经越来越全面,而关于外源 CO 诱导加工番茄抗(耐)盐性的光合生理、相关光合荧光参数及渗透性调节物质变化的研究尚缺乏深入报道。本试验以不同品种加工番茄为材料,研究外施不同浓度 CO 对 NaCl 胁迫下加工番茄幼苗叶片光合生理及相关生理指标的影响,探讨外施 CO 调控 NaCl 胁迫下加工番茄生长的生理生化机理,为利用化学诱抗剂缓解盐胁迫提供理论依据,为提高新疆盐碱地区加工番茄的产量提供技术支持。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以加工番茄品系 KT-7 为试验材料。

1.2 试验方法

1.2.1 番茄幼苗培育 于 2020 年 5—7 月石河子大学农学院试验站进行试验,选取籽粒饱满、大小均一的加工番茄种子,采用 10%的高锰酸钾消毒,并用蒸馏水冲洗 3 次后,放于(25±1)℃的恒温培养箱内催芽 3 d,播种于温室 72 孔穴盘中,穴盘基质为蛭石。待叶片长到第一片真叶展平时,每天下午浇 50% Hoagland 营养液,待长到四叶一心时选取长势一致的幼苗移栽至 100% Hoagland 营养液中缓苗 3 d 后进行处理。

1.2.2 胁迫处理 预试验:筛选 NaCl 处理和高铁血红素处理浓度,对四叶一心的加工番茄幼苗分别进行处理。NaCl 共设 2 个浓度,分别为 100 mmol·L⁻¹和 150 mmol·L⁻¹,以 Na₁₀₀和 Na₁₅₀表示;每个 NaCl 浓度下分别设 4 个高铁血红素梯度(0、0.010、0.025、0.050 mmol·L⁻¹,分别以 Na₁₀₀、Na₁₀₀H₁、Na₁₀₀H₂、Na₁₀₀H₃和 Na₁₅₀、Na₁₅₀H₁、Na₁₅₀H₂、Na₁₅₀H₃表示),以 Hoagland 营养液配置成处理液,以无 NaCl 和高铁血红素的 Hoagland 营养液培养作为对照(CK)。并于每日 9:00 对各处理植株叶面喷施高铁血红素(CO 供体),每株幼苗喷施量约为 10 mL,每个栽培槽种植 5 株作为 1 个重复,4 次重复,随机排列。盐处理 3 d 后测定加工番茄第 4 片叶的净光合速率(P_n)、丙二醛含量和相对电导率,测定重复 3 次。

根据预试验的筛选结果设置以下 4 个处理,分别为 CK, Na₁₅₀, Na₁₅₀H₁, Na₁₅₀H₂(后 2 个处理下文分别简写为 H₁、H₂),施用处理方式同预试验,处理 3 d 后测定加工番茄第 4 片叶的光合参数、叶绿素荧光参数,取样测定每个处理第 4 片叶的各项生理指标,测定重复 3 次。同时测定植株的生长指标。

1.3 指标测定方法

1.3.1 形态指标测定 盐处理 3 d 后用直尺测定加工番茄幼苗的株高,使用游标卡尺测定茎粗,幼苗用自来水冲洗干净后吸干表面水分称鲜质量,然后在烘箱中 105℃杀青 30 min,70℃烘干至恒重,称干质量。按如下公式计算壮苗指数:壮苗指数=(茎粗/株高)×全株干质量×100%。

1.3.2 光合色素含量、光合参数测定 叶绿素提取采用高俊凤^[20]方法(95%乙醇提取法)。光合特性测定采用 LI-6800 便携式光合测定系统(Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA)于处理结束当天 10:00—12:00 进行测定。测定前将试验植株提前 30 min 摆放在阳光下进行充分光适应,每个处理选择 3 株,

测定加工番茄第 4 片叶片的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)。计算以下指标:表观 CO_2 利用效率(CUE_{app})= P_n/C_i 。

1.3.3 快速叶绿素荧光动力学曲线测定 参考 Goussi 等^[21]方法,测定前将叶片暗适应 30 min,然后利用植物效率仪(M-PEA, Hansatech 英国)测定各处理加工番茄叶片的快速叶绿素荧光动力学曲线(OJIP 曲线)。计算如下指标:

V_{OP} ,指叶绿素 a 荧光瞬变在两个荧光极端相位 O(F_0)和 P(F_m)之间双重归一化:

$$V_{OP} = (F_i - F_0) / (F_m - F_0)$$

V_{OK} ,指叶绿素 a 荧光瞬变在步骤 O 和 K 之间双重归一化:

$$V_{OK} = (F_i - F_0) / (F_K - F_0)$$

V_{OJ} ,指可变荧光瞬变在步骤 O 和 J 之间双重归一化:

$$V_{OJ} = (F_i - F_0) / (F_J - F_0)$$

$$\Delta V_{OK} = V_{OK}(\text{处理}) - V_{OK}(\text{CK})$$

$$\Delta V_{OJ} = V_{OJ}(\text{处理}) - V_{OJ}(\text{CK})$$

V_{OI} ,指可变荧光瞬变在 F_0 和 F_I 阶段之间双重归一化:

$$V_{OI}(\geq 1) = (F_i - F_0) / (F_I - F_0)$$

V_{IP} ,指可变荧光瞬变在步骤 I 和 P 之间双重归一化:

$$V_{IP} = (F_i - F_I) / (F_m - F_I)$$

1.3.4 JIP-Test 分析 根据 Goussi 等^[21]的方法对 OJIP 曲线所得参数进行计算,所需参数如下:(1)荧光参数: F_t 为某时刻的荧光, F_0 (20 μs 时荧光, O 相)、 F_K (300 μs 时荧光, K 相)、 F_J (2 ms 时荧光, J 相)、 F_I (30 ms 时荧光, I 相)、 F_m (最大荧光, P 相);(2) CS (单位受光面积)、 RC (单位 PS II 活性反应中心),反应中心密度: RC/CS_m ;(3) ABS (光能吸收量), TR_o (捕获的光能), ET_o (用于电子传递的能量), DI_o (热耗散的能量)。基于单位面积和反应中心的比活性参数:单位面积吸收光能(ABS/CS_m)、捕获(TR_o/CS_m)、用于电子传递(ET_o/CS_m)和热耗散(DI_o/CS_m)的光能;单位反应中心吸收(ABS/RC)、捕获(TR_o/RC)、用于电子传递(ET_o/RC)及热耗散(DI_o/RC)的能量;(4)量子产额:最大光化学效率 ϕP_o (TR_o/ABS)、用于电子传递的量子产额 ϕE_o (ET_o/ABS)、用于热耗散的量子比率(DI_o/ABS);反应中心捕获的激子中用来推动电子传递到电子传递链中超过 Q_A 的其他电子受体的激子占用来推动 Q_A 还原激子的比率(Ψ_o);叶绿素反应中心密度 RC/ABS 、性能指标 PI_{ABS} 和表现指数 PI_{CSM} 。

1.3.5 渗透调节物质含量测定 采用李合生^[22]的蒽酮比色法、考马斯亮蓝法和碘基水杨酸法分别测定幼苗叶片中可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸含量。

1.3.6 丙二醛含量和相对电导率测定 采用李合生^[22]的 2-硫代巴比妥酸(TBA)法测定丙二醛(MDA)含量;电导率仪测定相对电导率。

1.3.7 叶片相对含水率测定 每处理各取 3 片第四叶叶片,称取鲜重(F_w)后置于蒸馏水中浸泡 2 h,用滤纸吸干水分,称其饱水重(T_w),放入烘箱中 105℃ 杀青 15 min 后,75℃ 烘干到恒重,称取干重(D_w)。相对含水率 $RWC = (F_w - D_w) / (T_w - D_w)$ 。

1.4 数据处理

所有指标测定重复 3 次,使用 Microsoft Excel 2019 进行相关数据的统计记录,采用 SPSS 19.0 进行单因素方差分析(One-way ANOVA)和 Duncan 法多重比较($P < 0.05$)。采用 OriginPro 2021 绘制柱状图和折线图。

2 结果与分析

2.1 NaCl 和外源 CO 对加工番茄处理浓度的确定

与 CK 相比,随着盐浓度的上升,加工番茄幼苗处理 3 d 后叶片的 P_n 显著下降,相对电导率和 MDA 含量显著上升(图 1),在 100 $mmol \cdot L^{-1}$ 的盐浓度下随着 CO 施加浓度的上升, P_n 先上升后下降,相对电导率和 MDA 含量显著下降;在 150 $mmol \cdot L^{-1}$ 的盐浓度下施加不同浓度 CO 均会造成 P_n 的显著上升,相对电导率和 MDA 含量显著下降。另外从幼苗表型观察,100 $mmol \cdot L^{-1}$ NaCl 处理盐害表现并不明显,0.010、0.025 $mmol \cdot L^{-1}$ 的 CO 处理对其产生明显的缓解效应。因此,本试验选用 150 $mmol \cdot L^{-1}$ NaCl 作为盐胁迫的浓度,高铁血红素浓度选用 0.010 $mmol \cdot L^{-1}$ 和 0.025 $mmol \cdot L^{-1}$ 。

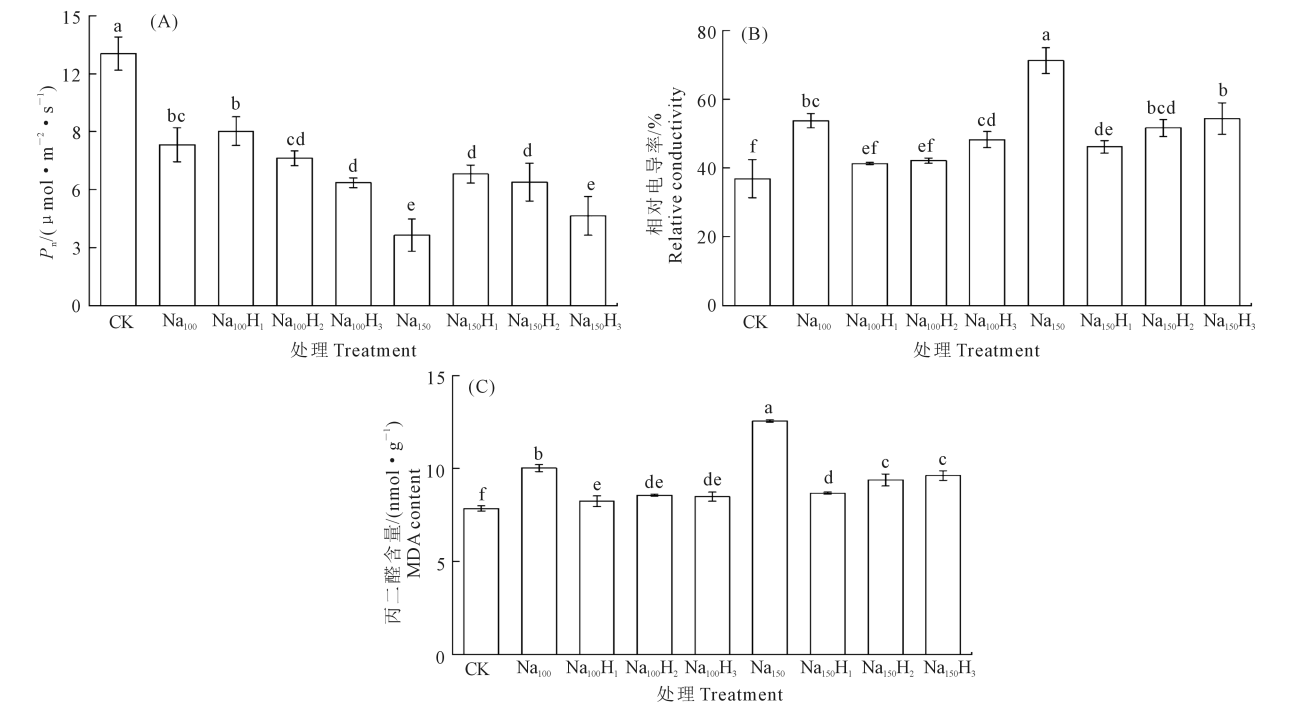
2.2 外源 CO 对 NaCl 胁迫下加工番茄幼苗干物质积累量的影响

由表 1 可知,与 CK 相比,单独盐胁迫下加工番茄株高、茎粗、生物量和壮苗指数显著降低,降幅分别为 22.56%、18.83%、35.04%、32.12%。外施 CO 处理显著提高了盐胁迫下幼苗的株高、茎粗、生物量和壮苗指数,与 Na_{150} 相比, H_1 的增幅分别为 24.23%、14.56%、34.78%、24.67%, H_2 的增幅分别为 15.21%、10.16%、25.38%、20.20%,均达到显著性差异。

2.3 外源 CO 对 NaCl 胁迫下加工番茄幼苗叶片光合色素含量的影响

由表 2 可知,与 CK 相比,单独盐胁迫显著降低了加工番茄幼苗叶片的叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素

(a+b)、类胡萝卜素含量。外源 CO 处理提高了盐胁迫下幼苗叶片的叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素 (a+b)、类胡萝卜素含量,与 Na₁₅₀ 相比,H₁ 处理分别提高了 10.58%、19.52%、12.67%、5.75%,叶绿素 a/b 降低了 7.75%;H₂ 处理分别提高了 11.31%、19.92%、13.33%、8.51%,叶绿素 a/b 降低了 7.33%。



注:图中不同小写字母表示差异显著水平 ($P<0.05$)。
Note: Different lowercase letters indicate significant level of difference ($P<0.05$).

图 1 不同浓度 NaCl 和外源 CO 处理对加工番茄幼苗叶片净光合速率、相对电导率和丙二醛含量的影响

Fig.1 Effects of different concentrations of NaCl and CO treatments on net photosynthetic rate, relative electrical conductivity and malondialdehyde (MDA) content of processed tomato seedling leaves

表 1 外源 CO 对盐胁迫下加工番茄幼苗形态指标的影响

Table 1 Effects of CO treatments on the growth of processing tomato seedlings under NaCl stress

处理 Treatment	株高/cm Plant height	茎粗/mm Stem diameter	生物量 /(g·株 ⁻¹) Biomass /(g·plant ⁻¹)	壮苗指数 Sound seedling index
CK	16.70±0.61a	4.57±0.23a	2.73±0.09a	74.64±2.02a
Na ₁₅₀	12.93±0.45c	3.71±0.19c	1.77±0.17c	50.66±0.63c
Na ₁₅₀ H ₁	16.07±0.15a	4.25±0.13b	2.39±0.11b	63.16±2.24b
Na ₁₅₀ H ₂	14.90±0.36b	4.09±0.02b	2.22±0.19b	60.90±3.86b

注:数据为 3 次平均值±标准差,同列不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$)。下同。

Note: Data are 3 times mean ± standard deviation, and different lowercase letters in the same column indicate significant differences ($P<0.05$). The same below.

2.4 外源 CO 对 NaCl 胁迫下加工番茄幼苗叶片光合气体交换参数的影响

表 3 表明,与 CK 相比,单独盐胁迫下加工番茄 T_r 、 P_n 、 G_s 、 CUE_{app} 指数显著降低,降幅分别为 70.78%、72.11%、83.48%、69.73%。外施 CO 处理显著提高了盐胁迫下的 P_n 和 CUE_{app} ,与 Na₁₅₀ 相比,H₁

表 2 外源 CO 对盐胁迫下加工番茄幼苗光合色素的影响

Table 2 Effects of CO treatments on photosynthetic pigment of processing tomato seedlings under NaCl stress

处理 Treatment	Chl a /(mg·g ⁻¹)	Chl b /(mg·g ⁻¹)	Chl (a+b) /(mg·g ⁻¹)	类胡萝卜素 Car /(mg·g ⁻¹)	Chl a/b
CK	1.62±0.07a	0.57±0.05a	2.19±0.11a	0.33±0.01a	2.83±0.10c
Na ₁₅₀	1.40±0.13b	0.43±0.06b	1.83±0.19b	0.28±0.02b	3.28±0.12a
Na ₁₅₀ H ₁	1.55±0.06ab	0.51±0.02a	2.06±0.08ab	0.29±0.02b	3.03±0.02b
Na ₁₅₀ H ₂	1.56±0.08ab	0.51±0.04a	2.08±0.12ab	0.30±0.02ab	3.04±0.09b

表 3 外源 CO 对盐胁迫下加工番茄幼苗光合气体交换参数的影响

Table 3 Effects of CO treatments on photosynthetic parameters of processing tomato seedlings under NaCl stress

处理 Treatment	蒸腾速率 T_r /(mmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	净光合速率 P_n /(μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	胞间 CO ₂ 浓度 C_i /(μmol·mol ⁻¹)	气孔导度 G_s /(mmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	表观 CO ₂ 利用效率 CUE_{app}
CK	14.84±2.68a	13.03±0.86a	265.33±4.41a	572.89±47.33a	0.049±0.003a
Na ₁₅₀	4.34±0.48b	3.63±0.84c	248.61±19.38a	94.62±10.10b	0.015±0.005c
Na ₁₅₀ H ₁	3.66±0.53b	6.81±0.46b	182.21±19.33b	85.84±16.40b	0.038±0.003b
Na ₁₅₀ H ₂	4.62±1.37b	6.38±0.98b	185.78±20.33b	101.89±36.18b	0.034±0.002b

的增幅分别为 87.24% 和 152.58%, H_2 的增幅分别为 75.62% 和 130.49%; 外施 CO 显著降低了 C_i , H_1 和 H_2 处理分别降低了 26.71% 和 25.28%。

2.5 外源 CO 对 NaCl 胁迫下加工番茄幼苗快速叶绿素荧光的影响

由图 2 可知, 与未处理 (CK) 幼苗相比, 盐胁迫下的加工番茄幼苗叶绿素快速荧光曲线产生了一定的变化。未处理 (CK) 叶片的 F_i 表现出典型的 OJIP 瞬态 (图 2A), 在 $150 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理 3 d 后, F_m 和 F_o 与 CK 相比有较大幅度的降低, 分别降低了 20.86% 和 24.20%; 与 Na_{150} 相比, 当施加外源 CO 时 F_m 和 F_o 无明显变化。与 CK 相比, 盐胁迫降低了加工番茄的 OJ 期, 此外, II 和 IP 后段在盐胁迫下荧光变化幅度减小。为了更好地分析瞬时叶绿素荧光, 在 F_o 处进行了一阶归一化 (F_i/F_o) (图 2B), 显示了典型的 O、J、I 和 P 步骤。与 CK 相比, 盐胁迫下加工番茄叶片可变荧光提高, 在外源施加 CO 后, 相较 Na_{150} , 叶片可变荧光进一步提高。为了避免不同的 F_o 和 F_m 值产生的任何干扰和异质性, 对 F_m 处的荧光值进行了第二归一化步骤 (图 2C), 得到相对可变荧光 (V_{op}); NaCl 处理 3 d 后, V_{op} 发生了改变, 荧光升高趋势相对于 CK 在 0.2 ms 至 1 ms 时变缓。

分别对 O 到 P 瞬变的主要波段进行微分曲线处理: L 波段 (O-K) 和 K 波段 (O-J)。这些波段的曲线是用未处理 (CK) 和受到盐胁迫的植株之间归一化瞬变的差异绘制的 (图 2E、图 2G)。由图 2E 可知, ΔV_{ok} 显示盐处理植株会出现一条负带 (L 带), 与盐胁迫下的植株相比, 外源施加 CO 会使 L-带的振幅逐渐减小。 ΔV_{oj} 的动力学差异揭示了在 NaCl 处理的植株中出现的所谓的 K-带, 它在 300 μs 时 V_{oj} 之间出现一个峰值 (图 2G)。处于盐胁迫下的植株 K-带均呈现负偏差, 与盐胁迫下的植株相比, H_1 处理会使 K-带的振幅逐渐增大。

针对 I-P 相的测量, 对在 30~300 ms 时间范围内荧光瞬变 V_{oi} 和在 30~200 ms 时间范围内进行瞬时 V_{ip} 归一化处理。不同处理间的荧光 V_{oi} 差异显著 (图 2H)。与 CK 相比, 盐胁迫下的植株的 V_{oi} 略有上升。同时 V_{ip} 变化与其几乎相似但差异不明显 (图 2I)。

2.6 外源 CO 对 NaCl 胁迫下加工番茄幼苗 JIP-test 参数的影响

对快速叶绿素荧光诱导动力学曲线的信息进行数学解析, 可以得到多个荧光参数。为了表征处理下加工番茄幼苗 PSII 的状态, 根据叶绿素荧光曲

线得出 JIP-test 参数并制成雷达图 (图 3)。其中以 CK 为参考对每个变量进行归一化处理。

M_o 是一个表示封闭反应中心积累速度的参数, 与 CK 相比, 盐处理的植株 M_o 有所下降, 与 Na_{150} 处理相比, 外源施加 CO 处理的 M_o 会小幅下降。步骤 I 和 J 的相对可变荧光 (V_i) 和相对可变荧光 (V_j) 未受盐处理的影响。此外, 盐处理对 S_m (OJIP 瞬变之上的归一化总互补面积, 反映多个周转 Q_A 减少事件) 没有影响。产额参数: 最大光化学效率 (ϕP_o)、电子传递到电子传递链中 Q_A^- 下游的电子受体的概率 (Ψ_o) 和用于电子传递的量子产额 (ϕE_o) 保持常数。盐处理会使 N (达到 F_m 之前的 Q_A 氧化还原翻转次数) 降低, 且外源喷施 CO 对产额参数无影响。

以有活性的反应中心 (RC) 为基础, 在盐胁迫下, 单位有活性反应中心吸收的光能 (ABS/RC)、捕获的光能 (TR_o/RC)、热耗散的光能 (DI_o/RC) 以及电子传递的能量 (ET_o/RC) 显著降低, 说明胁迫时叶片减少了用于电子传递的能量份额, 反应中心 RC 活性降低, 而外源喷施高铁血红素会使 ABS/RC 、 TR_o/RC 、 DI_o/RC 、 ET_o/RC 的数值下降, 其中 H_1 处理缓解效果更明显, 与盐胁迫相比分别降低了 6.59%、6.12%、8.67%、1.37%, H_2 处理效果不明显。对叶片受光单位面积 (CS_m) 来说, 在盐胁迫下活性反应中心密度 (RC/CS_m)、单位面积吸收 (ABS/CS_m)、捕获 (TR_o/CS_m)、传递 (ET_o/CS_m) 和单位面积热耗散 (DI_o/CS_m) 的能量明显降低, 而外源喷施 CO 后 RC/CS_m 和 ET_o/CS_m 有小幅的升高, 其中 H_1 处理缓解效果更明显, 与盐胁迫相比分别提高了 12.40% 和 6.02%。

与 CK 相比, 盐胁迫下的叶绿素反应中心密度 RC/ABS 、性能指标 PI_{ABS} 和表现指数 PI_{CSM} 分别增加了 21.55%、31.33% 和 2.57%, 与盐胁迫相比外源施加 CO 会进一步提高 RC/ABS 、 PI_{ABS} 和 PI_{CSM} , 其中 H_1 处理更为明显, 分别提高了 7.04%、6.25% 和 11.57%。

2.7 外源 CO 对 NaCl 胁迫下加工番茄幼苗叶片渗透性调节物质的影响

表 4 表明, 单独 NaCl 处理会显著降低加工番茄幼苗的叶片相对含水率, 相比于 CK 降低了 15.72%, 显著提高脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白的含量, 相比于 CK 分别提高了 377.58%、119.23%、47.35%。外施高铁血红素处理显著提高了盐胁迫下的叶片相对含水率, 与 Na_{150} 相比, H_1 和 H_2 处理分别提高了 10.39% 和 9.56%; 降低了盐胁迫下的叶片脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白的含量, 其中 H_1 分别降低了 40.16%、25.18%、4.36%, H_2 分别降低了 28.41%、18.75%、8.75%。

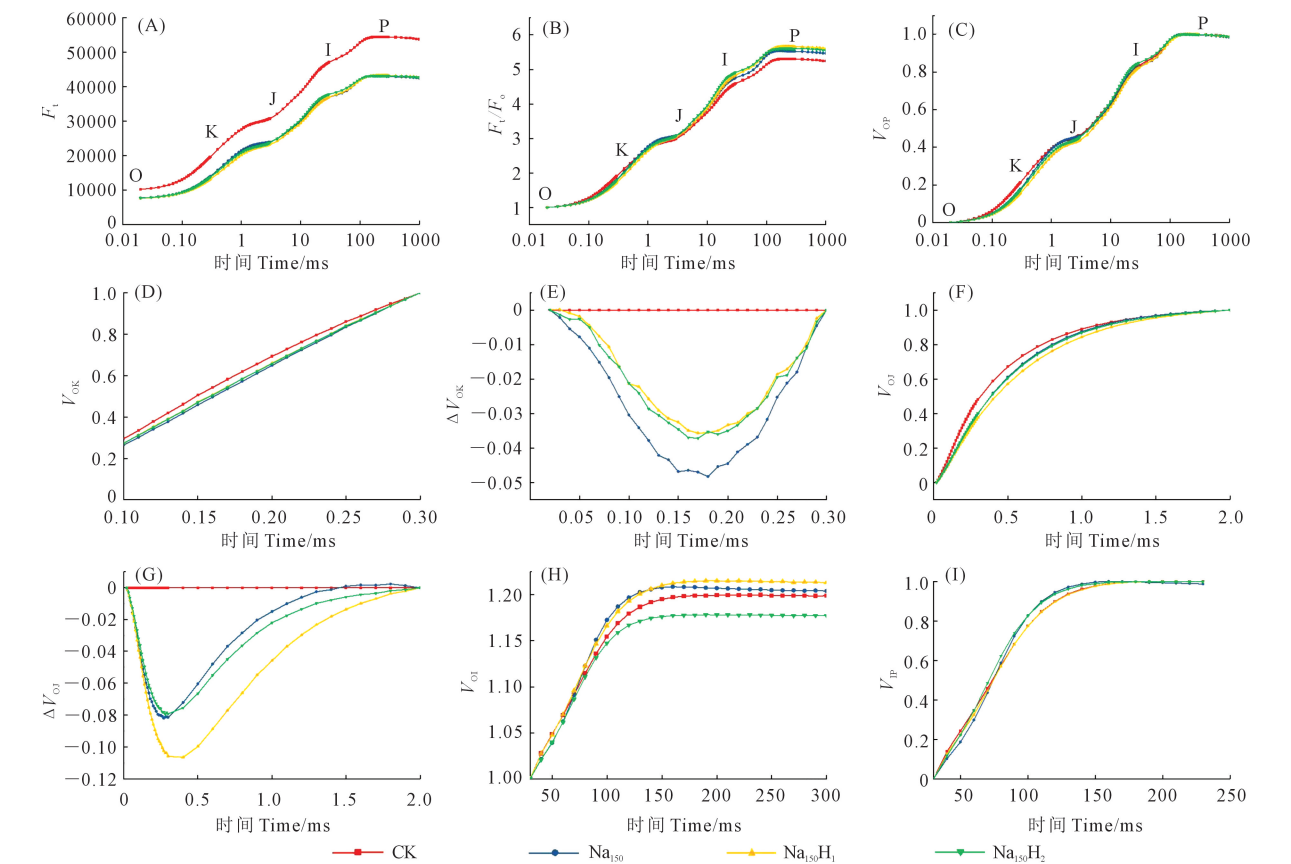


图 2 外源 CO 对盐胁迫下加工番茄幼苗叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线 (OJIP 曲线) 的影响
Fig.2 Effects of CO treatments on the fast induction curves of chlorophyll a fluorescence (OJIP)
in leaves of processing tomato seedlings under NaCl stress

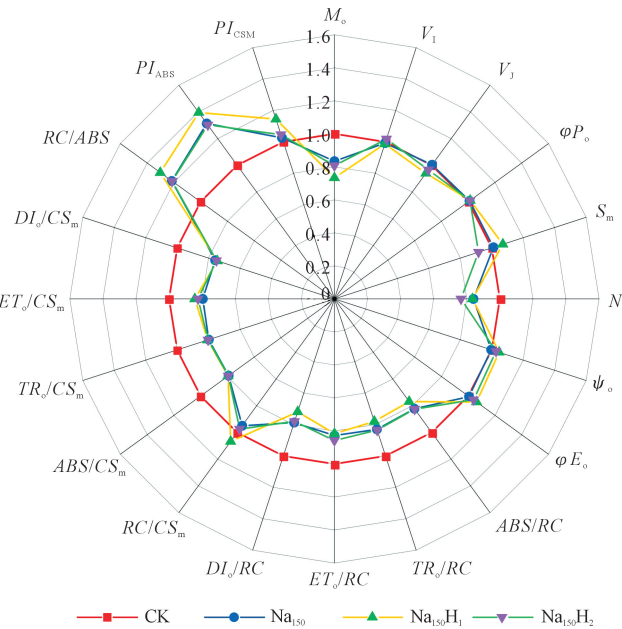


图 3 外源 CO 对盐胁迫下加工番茄幼苗 JIP-test 参数的影响

Fig.3 Effects of exogenous CO on JIP-test parameters of processing tomato seedlings under NaCl stress

表 4 外源 CO 对 NaCl 胁迫下加工番茄幼苗叶片生理指标的影响

Table 4 Effects of CO treatments on some physiological indexes of processing tomato seedlings under NaCl stress

处理 Treatment	叶片相对 含水率 Leaf relative water content /%	脯氨酸含量 Proline content /($\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)	可溶性糖含量 Soluble sugar content /($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	可溶性蛋白 含量 Soluble protein content /($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)
CK	80.37±1.89a	92.60±9.97c	0.50±0.02d	11.09±1.08c
Na ₁₅₀	67.73±1.30c	442.25±75.39a	1.09±0.05a	16.34±0.30a
Na ₁₅₀ H ₁	74.77±1.76b	264.62±18.60b	0.82±0.03c	15.62±0.21ab
Na ₁₅₀ H ₂	74.21±2.62b	316.59±43.04b	0.89±0.02b	14.90±0.46b

3 讨 论

盐胁迫对植株的伤害是多方面的,会对植物造成渗透胁迫、离子胁迫和氧化胁迫^[23-24],本研究发
发现 150 mmol · L⁻¹ NaCl 胁迫,破坏了加工番茄幼苗
细胞膜结构的完整性,导致相对电导率的增加,进
而限制植物的正常生长发育。喷施 0.010 mmol ·
L⁻¹ 高铁血红素会提高渗透性调节物质(可溶性糖、
可溶性蛋白)的含量,缓解渗透胁迫,从而降低电解
质渗出率和丙二醛含量,提高干物质的积累,降低
盐胁迫对加工番茄的伤害,这与袁星星等^[15]对外源

CO 处理下小麦幼苗耐盐性中的研究结果一致。

植物光合作用的能量主要源自光合色素捕获的光能,光合色素含量在很大程度上反映出植物叶片的光合能力。其中类胡萝卜素 Car 作为植物体内重要的抗氧化剂,是光吸收复合体的重要组成部分,可以有效减轻活性氧对光合结构的破坏^[25-26]。本研究表明盐胁迫使加工番茄叶片中 Chl a、Chl b、Chl (a+b) 的含量降低,外源 CO 处理提高了叶片光合色素含量,有效缓解盐胁迫对加工番茄幼苗的伤害,提高加工番茄光合能力。

盐胁迫下叶片光合同化速率的降低是盐胁迫抑制植物生长重要因素之一^[27]。本试验表明 NaCl 胁迫会导致番茄幼苗叶片 G_s 显著降低,导致 P_n 和 T_r 的降低,试验结果与郑州元等^[6]在盐胁迫番茄中研究结果相同,本试验结果还表明外源 CO 供体会显著提高加工番茄叶片的 T_r 和 G_s ,提高叶片的 CUE_{app} ,提高 NaCl 胁迫下番茄幼苗叶片对 CO_2 和光能资源的综合利用效率,改善并提高叶片的光合性能,从而缓解盐胁迫对加工番茄叶片光合作用的限制,提高植物抗性。

叶绿素荧光主要来源于在 PS II 中的叶绿素 a,几乎所有的光合过程变化都会通过叶绿素荧光反映出来。近年来诸多研究显示盐胁迫能引起植物产生复杂的生理生化反应,对植物叶绿体的光合器官造成伤害,使 PSII 反应中心受损^[28-30],高盐度和长时间的盐胁迫可能会使从天线复合体到 PSII 反应中心的激发能量转移增加而导致 F_0 的显著下降。高盐度使电子转移到 PSII 受体一侧的效率受到了抑制从而降低 F_m ^[31]。快速叶绿素荧光诱导动力学曲线包含了大量关于 PS II 反应中心原初光化学反应的信息,通过对曲线中各个参数的分析可以深入了解环境条件对光合机构(主要是 PS II 供体侧、受体侧和反应中心)的影响^[32],其曲线中的 O、J、I、P 相表现出明显差异的荧光参数,可以反映盐胁迫对植物 PSII 的伤害情况^[21]。

本研究结果表明盐胁迫会降低 F_0 和 F_m ,导致光合作用受到抑制。同时在针对不同阶段叶绿素荧光时,O-J、J-I 和 I-P 步骤随着盐胁迫下不同浓度的 CO 处理改变,其中 ΔV_{OK} 和 ΔV_{OJ} 的变化代表了外源喷施 CO 后在盐胁迫下加工番茄可以更好地激发能量利用效率,缓解氧复合体(OEC)损伤和 PSII 供体光抑制,使叶绿体有更好的系统稳定性。另外根据对活性反应中心 RC 和受光单位面积 CS_m 来看, ABS/RC 、 ABS/CS_m 等参数明显降低,可能归因于活性反应中心天线尺寸的增加,此结果与 Goussi 等^[21]在拟南芥中的研究中 5 d 时中等盐胁迫下的

结果相同,这表明 PSII 活性反应中心的稳定性与植物对盐胁迫反应有关;而本研究中外源施加 CO 处理 H1 与其低盐胁迫 5 d 下趋势一致,外源 CO 对盐胁迫下加工番茄受到的伤害有缓解作用,因此认为外源 CO 可能是通过提高活性反应中心天线尺寸和稳定性来缓解盐胁迫对光系统的伤害。此外本研究认为盐胁迫下加工番茄性能参数(PI_{ABS})的提高是由于植物抵御盐胁迫时产生了自我保护机制,且外源施加 CO 可以进一步提高自我保护机制的效果,缓解盐胁迫对加工番茄的伤害。

4 结 论

对盐胁迫下加工番茄外源施用 CO 可以通过提高活性反应中心天线尺寸和稳定性,更好地激发能量利用效率,缓解盐胁迫对 PS II 反应中心的损伤,激活自我保护机制(叶绿素含量提高、渗透性调节物质积累),降低盐胁迫对植物细胞的损伤(MDA、相对电导率降低),提高叶片的光合能力(P_n 上升),缓解盐胁迫对加工番茄叶片光合作用的限制,增加干物质积累,进而提高植物抗性,有效缓解胁迫对加工番茄幼苗生长的抑制。

参 考 文 献:

- [1] 庞胜群,王祯丽,张润,等.新疆加工番茄产业现状及发展前景[J].中国蔬菜,2005,1(2):39-40.
PANG S Q, WANG Z L, ZHANG R, et al. Current situation and development prospect of processed tomato industry in Xinjiang[J]. China Vegetables, 2005, 1(2): 39-40.
- [2] 胡明芳,田长彦,赵振勇,等.新疆盐碱地成因及改良措施研究进展[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2012,40(10):111-117.
HU M F, TIAN C Y, ZHAO Z Y, et al. Salinization causes and research progress of technologies improving saline-alkali soil in Xinjiang[J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2012, 40(10): 111-117.
- [3] 陆艳,叶慧君,耿守保,等. NaCl 胁迫对菊芋幼苗生长和叶片光合作用参数以及体内离子分布的影响[J].植物资源与环境学报,2010,19(2):86-91.
LU Y, YE H J, GENG S B, et al. Effects of NaCl stress on growth, leaf photosynthetic parameters and ion distribution of *Helianthus tuberosus* seedling[J]. Journal of Plant Resources and Environment, 2010, 19(2): 86-91.
- [4] 周莹,赵永娟,黄丽瑾,等.荆芥幼苗对盐胁迫的生理响应[J].核农学报,2019,33(1):166-175.
ZHOU Y, ZHAO Y J, HUANG L J, et al. Physiological responses of *Schizonepeta tenuifolia* Briq. seedlings to salt stress [J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2019, 33(1): 166-175.
- [5] HAFSI C, FAILEH H, SAADA M, et al. Potassium deficiency alters growth, photosynthetic performance, secondary metabolites content, and related antioxidant capacity in *Sulla camosa* grown under moderate salinity[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2017, 118: 609-617.
- [6] 郑州元,林海荣,崔辉梅.外源硫化氢对盐胁迫下加工番茄幼苗光合参数及叶绿素荧光特性的影响[J].核农学报,2017,31(7):

- 1426-1435.
- ZHENG Z Y, LIN H R, CUI H M. Effect of exogenous hydrogen sulfide on photosynthesis parameters and chlorophyll fluorescence characteristics of processing tomato (*Lycopersicon esculentum* mill ssp. subspontaneum brezh) seedlings under NaCl stress[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2017, 31(7): 1426-1435.
- [7] SHEKHAWAT G S, VERMA K. Haem oxygenase (HO): an overlooked enzyme of plant metabolism and defence[J]. Journal of Experimental Botany, 2010, 61(9): 2255-2270.
- [8] 王琼, 郭毅晶, 康琳, 等. 一氧化碳(CO)在植物体内的生理生化作用研究进展[J]. 中国农学通报, 2020, 36(12): 86-90.
- WANG Q, GUO Y J, KANG L, et al. Physiological and biochemical functions of CO in plant: a review[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2020, 36(12): 86-90.
- [9] ANDERSSON J A, EGESTEN A, CARDELL L O. Hemin, a heme oxygenase substrate analog, inhibits the cell surface expression of CD11b and CD66b on human neutrophils[J]. Allergy, 2002, 57(8): 718-722.
- [10] HYVELIN J M, MAUREL B, UZBEKOV R, et al. Hemin prevents instant stenosis in rat and rabbit models by inducing heme-oxygenase-1[J]. Journal of Vascular Surgery, 2010, 51(2): 417-428.
- [11] GARCÍA-MATA C, LAMATTINA L. Gasotransmitters are emerging as new guard cell signaling molecules and regulators of leaf gas exchange[J]. Plant Science, 2013, 201/202: 66-73.
- [12] AMOOAGHAIE R, TABATABAEI F, AHADI A. Alterations in *HO-1* expression, heme oxygenase activity and endogenous NO homeostasis modulate antioxidant responses of *Brassica nigra* against nano silver toxicity[J]. Journal of Plant Physiology, 2018, 228: 75-84.
- [13] CHEN Q, GONG C Y, JU X, et al. Hemin through the heme oxygenase 1/ferrous iron, carbon monoxide system involved in zinc tolerance in *Oryza sativa* L.[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2018, 37(3): 947-957.
- [14] 牟雪姣, 张强, 吴燕, 等. 外源 CO 对干旱胁迫下黄瓜种子萌发生长的缓解效应[J]. 华北农学报, 2018, 33(5): 168-173.
- MU X J, ZHANG Q, WU Y, et al. Alleviating effects of exogenous CO on germination and growth of cucumber seeds under drought stress[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2018, 33(5): 168-173.
- [15] 袁星星, 王娟, 谢彦杰, 等. 外源一氧化碳对小麦幼苗耐盐性以及根中脯氨酸含量的影响[J]. 植物生理学通讯, 2009, 45(6): 567-570.
- YUAN X X, WANG J, XIE Y J, et al. Effects of carbon monoxide on salt tolerance and proline content of roots in wheat seedling[J]. Plant Physiology Communications, 2009, 45(6): 567-570.
- [16] 陈坚, 耿贝贝, 沈文飏, 等. 一氧化碳在植物体内的信号转导作用[J]. 生命的化学, 2009, 29(2): 283-286.
- CHEN J, GENG B B, SHEN W B, et al. Signal transduction of carbon monoxide in plants[J]. Chemistry of Life, 2009, 29(2): 283-286.
- [17] HE H Y, HE L F. Regulation of gaseous signaling molecules on proline metabolism in plants[J]. Plant Cell Reports, 2018, 37(3): 387-392.
- [18] 刘建新, 王金成, 贾海燕, 等. 外源 NO 对渗透胁迫下黑麦草种子萌发及活性氧代谢的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2012, 30(6): 128-133.
- LIU J X, WANG J C, JIA H Y, et al. Effects of exogenous nitric oxide on seed germination and reactive oxygen species metabolism of seedling leaves in ryegrass under osmotic stress[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2012, 30(6): 128-133.
- [19] 薛盈文, 王玉凤, 杨克军, 等. 外源 NO 对 NaCl 胁迫下玉米幼苗生长和渗透调节能力的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2016, 34(2): 171-176, 200.
- XUE Y W, WANG Y F, YANG K J, et al. Effects of exogenous nitric oxide on growth and osmoregulatory capability of maize (*Zea mays* L.) seedlings under salt stress[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2016, 34(2): 171-176, 200.
- [20] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006: 71-74.
- GAO J F. Experimental guidance for plant physiology[M]. Beijing: Higher Education Press, 2006: 71-74.
- [21] GOUSSI R, MANAA A, DERBALI W, et al. Comparative analysis of salt stress, duration and intensity, on the chloroplast ultrastructure and photosynthetic apparatus in *Thellungiella salsuginea*[J]. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, 2018, 183: 275-287.
- [22] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 258-261.
- LI H S. Principles and techniques of plant physiological biochemical experiment[M]. Beijing: Higher Education Press, 2000: 258-261.
- [23] 孙建昌, 王兴盛, 杨生龙. 植物耐盐性研究进展[J]. 干旱地区农业研究, 2008, 26(1): 226-230.
- SUN J C, WANG X S, YANG S L. Progress of research on salt-resistance in plants[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2008, 26(1): 226-230.
- [24] LIU S S, WANG W Q, LI M, et al. Antioxidants and unsaturated fatty acids are involved in salt tolerance in peanut[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2017, 39(9): 207.
- [25] RAPACZ M. Chlorophyll a fluorescence transient during freezing and recovery in winter wheat[J]. Photosynthetica, 2007, 45(3): 409-418.
- [26] 孙德智, 杨恒山, 彭靖, 等. 外源 SA 和 NO 对 NaCl 胁迫下番茄幼苗生长、光合及离子分布的影响[J]. 生态学报, 2014, 34(13): 3519-3528.
- SUN D Z, YANG H S, PENG J, et al. Effects of exogenous salicylic acid and nitric oxide on growth, photosynthesis, and ion distribution in tomato seedlings under NaCl stress[J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(13): 3519-3528.
- [27] 高芸, 程智慧, 孟焕文. NaCl 处理对番茄幼苗光合作用和叶绿素荧光的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2008, 26(1): 194-199.
- GAO Y, CHENG Z H, MENG H W. Impact of NaCl treatment on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of tomato seedlings[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2008, 26(1): 194-199.
- [28] HUANG Z A, JIANG D A, YANG Y, et al. Effects of nitrogen deficiency on gas exchange, chlorophyll fluorescence, and antioxidant enzymes in leaves of rice plants[J]. Photosynthetica, 2004, 42(3): 357-364.
- [29] MASLENKOVA L T, ZANEV Y, POPOVA L P. Adaptation to salinity as monitored by PSII oxygen evolving reactions in barley thylakoids[J]. Journal of Plant Physiology, 1993, 142(5): 629-634.
- [30] 方怡然, 薛立. 盐胁迫对植物叶绿素荧光影响的研究进展[J]. 生态科学, 2019, 38(3): 225-234.
- FANG Y R, XUE L. Research advances in the effect of salt stress on plant chlorophyll fluorescence[J]. Ecological Science, 2019, 38(3): 225-234.
- [31] KALAJI H M, GOVINDJEE, BOSA K, et al. Effects of salt stress on photosystem II efficiency and CO₂ assimilation of two Syrian barley landraces[J]. Environmental and Experimental Botany, 2010, 73: 64-72.
- [32] 杨程, 李鹏民, 张子山, 等. 叶绿素延迟荧光的发生及其在光合作用研究中的应用[J]. 植物生理学报, 2013, 49(12): 1277-1285.
- YANG C, LI P M, ZHANG Z S, et al. Arising of chlorophyll delayed fluorescence and its application in photosynthesis research[J]. Plant Physiology Journal, 2013, 49(12): 1277-1285.