

水分胁迫对番茄叶片气孔传导及光合色素的影响^{*}

程智慧¹, 孟焕文¹, Stephen A Rolfe², Julie D Scholes²

(1 西北农林科技大学 园艺学院, 陕西 杨陵 712100; 2 英国谢菲尔德大学 动植物系, 英国 谢菲尔德)

[摘 要] 以栽培番茄品种 Ailsa Craig 的 6 叶期幼苗为试验材料, 在水培条件下研究了 50, 75 和 100 g/L PEG 水分胁迫对叶片气孔传导、光合色素含量及发叶速度的影响。结果表明, 水分胁迫使气孔传导度和发叶速度降低, 光合色素增加。气孔传导度和发叶速度的降低均与水分胁迫强度和持续时间有关, 而光合色素的增加主要与胁迫持续时间有关。

[关键词] 番茄; 水分胁迫; 气孔传导; 光合色素; 水培

[中图分类号] S641.201

[文献标识码] A

[文章编号] 1671-9387 (2002) 06-0093-04

干旱是农业生产的主要威胁之一, 尤其是在我国西北地区。因而, 有关水分胁迫对蔬菜及农作物生育及生理的影响研究也一直是逆境研究的热点之一。番茄是最重要的蔬菜之一, 生长发育对水分的要求较高, 干旱对其代谢和产量有显著影响^[1~3]。1999 年, 笔者在英国谢菲尔德 (Sheffield) 大学植物生理与分子生物学实验室, 对水分胁迫条件下番茄叶中转化酶的种类和活性表达, 葡萄糖、果糖、蔗糖、淀粉的代谢, 气孔传导, 叶绿素和类胡萝卜素含量等生理生化影响进行了系统的研究。转化酶是生物体内糖代谢的关键酶之一, 除主要催化糖转化外, 已发现其与植物受病原物侵染和伤害刺激有关^[4~9]; 蔗糖、葡萄糖和果糖既是转化酶的作用对象和产物, 又是光合作用的主要产物; 气孔传导度则关系到光合和呼吸中 CO₂ 的传导和水分的蒸腾; 叶绿素和类胡萝卜素则是光合作用光能的受体或保护色素。系统研究这些生理生化变化, 对深入了解番茄水分逆境的生理生化特征及其调节有重要的意义。本研究报道了水分胁迫对番茄气孔传导、光合色素及发叶速度影响的研究结果。

1 材料和方法

1.1 试验材料及其培养

以商品番茄 (*Lycopersicon esculentum* L.) Ailsa Craig 为供试品种, 以其水培秧苗为供试材料。

供试种子于 4 月 22 日播种在 M3 商品培养土 (Levington Horticulture Ltd, UK) 的育苗盘中, 于

生长室中萌发生长。5 月 20 日当幼苗长至 3 片真叶时, 选整齐一致的幼苗移入通气水培装置, 加 Hoglands 营养液继续培养。6 月 1 日, 当幼苗 6 叶 1 心时开始水分胁迫处理。培养室温度白天 25℃, 夜间 18℃。人工光照强度 130 μmol/(m²·s), 每天照光 12 h。

1.2 试验方法

1.2.1 试验处理方法 水分胁迫通过在营养液中加入不同质量浓度的 PEG6000 实施。PEG 质量浓度设 50 g/L (轻度胁迫)、75 g/L (中度胁迫) 和 100 g/L (重度胁迫) 3 个处理, 以不加 PEG 为对照, 每处理 8 苗, 加营养液 12 L。处理后不同时期分别测定生理生化变化。试验期间每天向营养液中补充离子水及营养液至标记刻度。

1.2.2 气孔传导度的测定 气孔传导度用 ΔT Porometer AP4 (DELTA-TECHNICALS-Cambridge-UK) 于中午 11:00~12:00 测定, 每处理 8 株, 每株分别测幼叶、功能叶和老叶各 1 片。幼叶一般为植株顶部充分展开的第 2 叶, 功能叶为叶面积最大的叶, 老叶为植株基部第 2~3 叶。

1.2.3 光合色素的测定 叶片中的光合色素与可溶性糖一起提取。于下午 14:00 取各处理定量 (约 4 cm²) 功能叶圆片, 立即放入液氮中, 每次取样重复 3 株, 不同时期换株取样, 采样完后转入 -80℃ 保存。样品提取时将样品转入带盖试管中, 加提取缓冲液 (50 mmol/L HEPES-KOH, 5 mmol/L MgCl₂, 体积分数 80% 乙醇, pH 7.4) 在 70℃ 提

^{*} [收稿日期] 2001-10-22

[基金项目] 国家留学基金资助项目; 国家留学回国基金资助项目; 英国 Sheffield 大学研究基金资助项目

[作者简介] 程智慧 (1958-), 男, 陕西兴平人, 教授, 博士生导师, 主要从事蔬菜栽培生理生态研究。

取 10 min, 收集上清液, 继续用缓冲液提取, 直至叶圆片变为白色, 收集合并上清液并记录总体积, 此提取液可直接用于叶绿素和类胡萝卜素的测定。分别在 666, 649 和 470 nm 测定 OD 值, 并根据 Hartmut 等^[10]的公式计算叶绿素和类胡萝卜素含量。

2 结果与分析

2.1 水分胁迫对番茄叶片气孔导度的影响

由表 1 可以看出, 在无水分胁迫情况下, 番茄叶片的气孔导度以功能叶和发育中的幼叶较大, 并且随苗龄增加而增大。功能叶气孔导度在 9 d 内的变幅为 239.8~511.9 mmol/(m²·s), 幼叶变幅为 262.5~437.6 mmol/(m²·s), 变幅较大。老叶的气孔导度很低, 且呈现逐渐降低趋势, 但变化小, 9 d 内变幅为 103.6~54.6 mmol/(m²·s)。

水分胁迫使番茄功能叶、幼叶及老叶的气孔导度均显著降低, 而且随胁迫强度的增加气孔导度的降幅增大。功能叶在 50 g/L PEG 胁迫 1, 2, 3, 5, 7, 9 d, 气孔导度分别较其相应对照降低 35.8%, 32.8%, 22.8%, 52.4%, 36.6% 和 62.7%; 75 g/L PEG 胁迫相应天数, 气孔导度分别降低 45.1%, 61.2%, 38.6%, 91.1%, 92.9% 和 92.6%; 100 g/L PEG 胁迫 1, 2, 3, 5, 7 d, 气孔导度分别降低 76.9%, 80.9%, 93.2%, 98.2% 和 97.4%。幼叶在 50 和 75 g/L PEG 胁迫 1~9 d, 气孔导度较其对照降低 8.4%~49.9% 和 38.6%~88.2%; 100 g/L PEG 胁迫 1~7 d, 气孔导度较其对照降低 62.3%~96.8%。老叶在 50 和 75 g/L PEG 胁迫 1~9 d, 气孔导度分别降低 24.8%~59.0% 和 11.4%~86.3%; 100 g/L PEG 胁迫 1~5 d, 气孔导度降低 65.6%~95.2% (表 1)。

表 1 不同水分胁迫强度对番茄气孔传导和光合色素的影响

Table 1 Impact of water stress on stomata conductance and photosynthetic pigment in tomato plant															
胁迫强度/ (g·L ⁻¹) Stress strength	胁迫时间/d No. of days stressed	气孔导度/(mmol·m ⁻² ·s ⁻¹) Stomata conductance						功能叶光合色素/(μg·cm ⁻²) Photosynthetic pigment content in function leaf							
		功能叶 Function leaf		老叶 Old leaf		幼叶 Young leaf		叶绿素 a Chlorophyll a		叶绿素 b Chlorophyll b		类胡萝卜素 Carotenoids			
0	0	239.8	59.7	100.4	24.4	262.5	85.2	25.95	2.21	9.96	0.43	5.49	0.70		
	1	288.6	73.9	93.1	43.6	478.8	50.9	25.95	2.21	9.96	0.43	5.49	0.70		
	2	343.8	117.9	98.9	26.7	347.6	49.6	24.54	0.93	9.56	0.19	4.82	0.29		
	3	333.1	92.8	103.6	34.7	383.1	57.9	24.54	0.93	9.56	0.19	4.82	0.29		
	5	503.8	79.5	87.4	39.4	278.0	41.2	26.80	1.32	10.06	0.49	5.40	0.61		
	7	511.9	101.5	75.2	21.0	408.1	91.4	29.27	0.80	10.09	0.36	6.91	0.05		
	9	405.6	76.0	54.6	19.1	437.6	87.9								
	1	185.3	63.2	38.2	13.1	239.9	84.8	25.69	0.49	9.50	0.27	5.22	0.20		
	2	231.0	38.0	72.6	29.2	230.6	34.4								
50	3	257.1	91.4	79.0	19.2	255.6	50.5	25.89	0.54	9.87	0.30	4.92	0.04		
	5	240.0	53.1	39.3	15.3	254.6	62.6	32.42	2.56	11.14	0.46	6.98	1.03		
	7	324.4	136.7	56.5	24.8	355.9	75.9	38.98	4.48	10.83	0.22	10.68	2.06		
	9	151.4	36.3	29.1	9.5	357.6	70.8								
	1	158.4	63.1	70.9	13.7	294.1	73.1	27.61	0.44	9.80	0.10	6.23	0.36		
	2	133.4	50.5	87.6	32.3	204.4	50.0								
	3	204.4	63.5	87.3	21.5	231.3	68.0	30.66	2.75	10.35	0.32	6.82	0.99		
	5	40.9	11.7	17.5	5.2	145.8	65.0	30.56	3.07	10.72	0.37	6.64	0.97		
	7	36.3	17.1	12.0	6.1	56.9	12.6	34.78	1.24	11.48	0.16	9.08	0.77		
75	9	30.1	7.2	17.1	5.5	51.7	11.7								
	1	66.7	29.4	32.0	10.6	180.4	41.9	26.35	1.93	10.00	0.28	6.20	0.80		
	2	65.5	9.5	17.3	4.2	73.0	11.5								
	3	22.5	9.4	13.5	4.0	56.1	14.0	28.69	1.33	10.91	0.24	6.14	0.28		
	5	9.0	2.0	4.2	1.1	12.8	4.3	27.32	1.76	11.43	0.30	6.81	0.63		
	7	13.4	8.3			13.2	5.9	33.57	1.31	12.31	0.17	10.41	1.20		
	1														
	2														
	3														
100	5														
	7														

轻度水分胁迫下气孔导度降低, 但功能叶和幼叶的气孔导度随苗龄变化的趋势仍与对照基本一致, 即气孔导度随苗龄增加而增大。中度水分胁迫 3~5 d 内, 气孔导度虽在低水平但仍较稳定, 胁迫时

间延长, 则气孔导度再次显著降低。重度水分胁迫 1 d 后, 气孔导度即降低 62.3%~76.9%; 以后则继续呈降低趋势。因此, 中度和重度的水分胁迫, 不但改变了气孔导度随苗龄增加而增大的趋势, 甚至

呈现随苗龄增大(即胁迫时间延长)气孔导度降低的趋势。

2.2 水分胁迫对番茄叶片光合色素含量的影响

由表1可以看出,番茄叶中的光合色素以叶绿素a为主,含量在 $24\ 54\sim 38\ 98\ \mu\text{g}/\text{cm}^2$;叶绿素b含量较低,一般在 $10\ \mu\text{g}/\text{cm}^2$ 左右;类胡萝卜素含量约 $4\ 82\sim 10\ 68\ \mu\text{g}/\text{cm}^2$ 。

在水分胁迫下,叶绿素a、叶绿素b及类胡萝卜素含量均比对照有不同程度的增加;光合色素的增加与胁迫强度的关系不大,但随胁迫时间增加而增加。50 g/L PEG胁迫3, 5, 7 d, 叶绿素a比其相应对照增加5.5%, 21.0%和33.2%;叶绿素b增加3.2%, 10.7%和7.3%;类胡萝卜素增加2.1%, 29.3%和54.6%。75 g/L PEG胁迫3, 5, 7 d, 叶绿素a比其相应对照增加24.9%, 29.8%和18.8%;叶绿素b增加8.3%, 6.6%和13.8%;类胡萝卜素增加41.4%, 23.0%和31.4%。100 g/L PEG胁迫3, 5, 7 d, 叶绿素a比其相应对照增加16.9%, 1.9%和14.6%;叶绿素b增加14.1%, 13.6%和22.0%;类胡萝卜素增加27.4%, 26.1%和50.7%。

2.3 水分胁迫对番茄发叶速度的影响

在水培条件下,番茄幼苗生长迅速。从6叶开始经5和9 d,植株展叶数分别达到 $(10\ 8\pm 1\ 0)$ 和 $(11\ 9\pm 0\ 8)$ 片,前5 d增长4.8片,后4 d增长1.1片。水分胁迫对幼苗生长速度有一定影响,随着胁迫强度的增加,幼苗发叶的速度减慢。50 g/L PEG胁迫5和9 d,植株分别有展叶 $(10\ 5\pm 1\ 2)$ 和 $(11\ 6\pm 0\ 9)$ 片,前5 d增长4.5片,后4 d增长1.1片叶;75 g/L PEG胁迫5和9 d,植株分别有展叶 $(10\ 0\pm 0\ 9)$ 和 $(11\ 5\pm 0\ 5)$ 片,前5 d增长4.0片叶,后4 d增长1.5片叶;100 g/L PEG胁迫5和9 d,植株分别有展叶 $(8\ 9\pm 0\ 6)$ 和 $(9\ 0\pm 0\ 6)$ 片,前5 d增长2.9片叶,后4 d仅增长0.1片叶。因此,水分胁迫对生长的影响是逐渐表现出来的,轻度(50 g/L PEG)和中度

(75 g/L PEG)水分胁迫对生长的影响小,植株可以逐渐适应。而重度(100 g/L PEG)水分胁迫对发叶速度影响较大,胁迫5 d以后,叶片出现萎焉症状,叶数增长几乎停止。

3 讨 论

3.1 水分胁迫显著降低番茄叶片气孔导度

水分胁迫使番茄功能叶、幼叶和老叶的气孔导度均显著降低,而且随胁迫强度的增加和胁迫时间的延续,气孔导度的降幅增大。轻度水分胁迫并未改变气孔导度随苗龄增大而增大的趋势;中度水分胁迫虽然改变了气孔导度随苗龄增大而增大的趋势,但气孔导度随胁迫时间延续呈逐渐减低趋势;重度水分胁迫不但改变了气孔导度随苗龄增大而增大的趋势,而且短时间(1 d)胁迫即使气孔导度急剧降低到很低水平。气孔导度的降低可能是由于水分胁迫使气孔阻力增大;也可能与番茄为适应水分逆境而减少水分蒸腾散失有关。这与水分胁迫下番茄转化酶表达水平提高和淀粉加速降解使葡萄糖和果糖等单糖水平提高^[11],以适应水分逆境相一致。不同作物品种的气孔对干旱的反应各不相同,高粱和抗旱的小麦品种气孔对干旱胁迫也有较强的适应性^[12]。

3.2 水分胁迫增加番茄叶片光合色素含量

水分胁迫使番茄叶片叶绿素a、叶绿素b及类胡萝卜素均比对照有不同程度的增加;光合色素的增加与胁迫强度的关系不大,但有随胁迫时间增加而增加的趋势。因此,光合色素的增加可能与胁迫条件下叶片含水量减少有关,但适应水分逆境可能是光合色素增加的主要原因。

3.3 水分胁迫降低番茄发叶速度

水分胁迫使番茄叶的生长速度降低,展叶减慢。但轻度和中度水分胁迫对发叶速度影响较小,而持续的强度(100 g/L PEG)水分胁迫使发叶速度显著降低。干旱条件下作物叶数减少和叶面积减少被认为是减少水分散失的一种适应性^[12]。

[参考文献]

- [1] Bauer O, Biehler K, Fock H, et al. A role of cytosolic glutamine synthetase in the remobilization of leaf nitrogen during water stress in tomato [J]. *Physiologia Plantarum*, 1997, 99: 241- 248
- [2] Ehness R, Ecker M, Godit D, et al. Glucose and stress independently regulate sucrose and sink metabolism and defence mechanism via signal transduction pathways involving protein phosphorylation [J]. *The Plant Cell*, 1997, 9: 523- 527
- [3] Quick W P, Chaves M M, Wendler R, et al. The effect of water stress on photosynthetic carbon metabolism in four species grown under field conditions [J]. *Plant Cell and Environment*, 1992, 15: 25- 35

- [4] Godit D E, Roitsch T. Regulation and tissue-specific distribution of mRNA s for three extracellular invertase isoenzymes of tomato suggests an important function in establishing and maintaining sink metabolism [J]. *Plant Physiology*, 1997, 115: 273- 282
- [5] Klann N, Yelle S, Bennett A B. Plant gene register: tomato fruit acid invertase complementary DNA, nucleotide and deduced amino acid sequences [J]. *Plant Physiology*, 1992, 99: 351- 353
- [6] Konno Y, Vedvick T, Fitzmaurice L, et al. Purification, characterization, and subcellular localization of soluble invertase from tomato fruit [J]. *Plant Physiology*, 1993, 141: 385- 392
- [7] Klann E M, Chetelat R T, Bennett A B. Expression of acid invertase gene controls sugar composition in tomato (*Lycopersicon*) fruit [J]. *Plant Physiology*, 1993, 103: 863- 870
- [8] Ohyama A, Ito H, Sato T, et al. Suppression of acid invertase activity by antisense RNA modifies the sugar composition of tomato fruit [J]. *Plant Cell Physiology*, 1995, 36 (2): 369- 376
- [9] Yelle S, Chetelat R T, Deverna J W, et al. Sink metabolism in tomato fruit VI. Genetic and biochemical analysis of sucrose accumulation [J]. *Plant Physiology*, 1991, 95: 1 026- 1 035
- [10] Hartmut K L, Alan R W. Determination of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents[J]. *Biochemical Society Transactions*, 1983, 11: 591- 592
- [11] 程智慧, 孟焕文, Julie D Scholes, 等. 水分胁迫对番茄幼苗转化酶表达及糖代谢的影响 [J]. *园艺学报*, 2002, 29 (3): 278- 279
- [12] 刘祖祺, 张石城. 植物抗性生理学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1994 87- 111.

Impact of water stress on stomata conductance and photosynthetic pigment content in tomato plant

CHENG Zhi-hui¹, MENG Huan-wen¹, Stephen A Rolfe², Julie D Scholes²

(1 College of Horticulture, Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry, Yangling, Shaanxi 712100, China;

2 Department of Animal and Plant Sciences, University of Sheffield, Sheffield, UK)

Abstract: The impact of stomata conductance, photosynthetic pigment content and leaf growth speed on tomato (cv. Ailsa Craig) plant were studied under hydroponic culture with different level of water stress by 50, 75 and 100 g/L PEG treatment, respectively. The results showed that both stomata conductance and leaf growth speed were decreased but photosynthetic pigment was increased under water stress. The decrease of stomata conductance and leaf growth speed was closely related to both the strength and the duration of water stress. However, the increase of photosynthetic pigment was mainly related to the duration of water stress.

Key words: tomato; water stress; stomata conductance; photosynthetic pigment; hydroponic culture