

番茄对高根温引起的叶片水分胁迫的适应

冯玉龙^{1,2}, 姜淑梅³

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园昆明分部, 昆明 650223; 2. 河北大学生命科学院, 保定 071002; 3. 河北大学图书馆, 保定 071002)

摘要: 应用 PV 技术研究了不同根温时番茄叶片多种水分参数, 以探讨番茄对根温变化的适应机制。结果表明, 低根温时 (15~25 °C) 番茄叶片 Ψ_s^{100} 、 Ψ_s^0 、 $ROWC^0$ 、 b 值、 Ψ_w^0 和 ϵ 均较高根温 (30~40 °C) 时高, a 值、 $\Psi_s^{100} - \Psi_s^0$ 、 $-a - \Psi_w^0$ 均较高根温时低, 只偶而出现例外。应用 fuzzy 数学中隶属函数的方法对不同根温时番茄叶片的多种水分参数进行综合分析, 得出结论, 高根温时番茄通过渗透调节和降低细胞壁弹性模量而保持压力势, 维持正常生理活动, 从而对高根温引起的水分胁迫做出适应性反应。

关键词: 番茄; 根系温度; PV 技术; 渗透调节; 弹性模量

The adaptation to leaf water stress caused by high root temperature in tomato

FENG Yu-Long^{1,2}, JIANG Shu-Mei³ (1. Xishuangbanna Tropical Botanic Garden, Academia Sinica, Mengla Yunan 666303, China; 2. College of Life Science, Hebei University, Baoding 071002, China; 3. Library Hebei University, Baoding 071002, China)

Abstract: Varied water parameters were studied with Pressure-Volume technique at different root temperature in tomato, and the adaptation mechanism to the variation of root temperature was explored. The results showed that Ψ_s^{100} , Ψ_s^0 , $ROWC^0$, b , Ψ_w^0 , and ϵ of tomato leaf at lower root temperature (15~20 °C) were higher than those at higher root temperature (30~40 °C); while a , $\Psi_s^{100} - \Psi_s^0$, $-a - \Psi_w^0$ were lower than those at higher root temperature, exception appeared to be very rare. According to the changes and comprehensive appraisal of varied water parameters of tomato leaf at different root temperature with the method of subordinate function in Fuzzy mathematics, the conclusion was that tomato could maintain turgor and normal physiological activity, so did adaptation reaction to leaf water stress caused by high root temperature through osmotic adjustment and the decrease of bulk modulus elasticity.

Key words: tomato; root system temperature; PV technique; osmotic adjustment; bulk modulus elasticity

文章编号: 1000-0933(2001)05-0747-05 中图分类号: Q945 文献标识码: A

土壤温度是重要的生态因子之一, 其对植物生长发育的影响既是重要的农林问题, 也是重要的理论问题。国外对此研究较多, 积累了大量的资料, 冯玉龙等^[1,2]对此进行了评述。80 年代中期国内这方面研究渐多, 研究的物种有红松^[3]、苋菜^①、落叶松^[4]、玉米^[5]、水稻^[6]和番茄^[7-9]等。根温对植物的影响是多方面的^[1,2], 对其机制的解释多侧重在根温对水分和矿质的吸收等方面, 而忽略了植物自身的调节作用^[7]。番茄可对不良根温作出适应性反应^[8,9], 但适应机制还不明了, 初步研究表明, 植物激素参与了这一过程^[7]。

根温影响植物根系吸水 and 叶片蒸腾失水, 从而影响植物的水分状况^[2,9]。应用压力-容积 (PV) 技术可以

基金项目: 河北省教委博士基金资助项目

收稿日期: 1999-01-20; 修订日期: 1999-10-01

作者简介: 冯玉龙 (1964~), 男, 辽宁人, 博士, 副教授。主要从事植物生理生态学研究。

① 关汉平 1999 不同昼夜温度和根冠温度下苋菜苗的同化物分配与营养生长。北京农业大学硕士学位论文, 1986。http://

求得多种水分参数,用以阐明植物水分状况的多种问题,如植物对水分胁迫的适应性,以及植物渗透调节和维持压力势的能力等。低根温(15~25)时番茄叶片水势较高,叶片生长、干物质积累及光合速率等却较低;高根温(30~40)时番茄叶片水势较低,叶片生长、干物质积累及光合速率等却较高^[9],表明高根温时番茄对低的叶片水势做出了某种适应性反应。为探讨番茄对根温引起的水分胁迫的适应机制,本文用PV技术研究了根温对番茄水分参数的影响。

1 材料与方法

1.1 试验材料及培养

试验材料为中国农业科学院培育的75-90番茄(*Lycopersicon esculentum*)品种。种子萌发、幼苗培养及根温处理均在生长箱(Conviron, Canada)中进行。条件控制为:08:00,气温25,相对湿度60%,光强250 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$;20:00,气温20,相对湿度80%,无光。种子萌发第11天选大小一致的幼苗移植到埃塔番茄培养液中培养,第25天换1次培养液,第32天08:00更换培养液,进行5d不同根温处理。

1.2 根温处理

把培养番茄的容器放入保温壶中,壶中装有适量的水,以电热线做加热系统,以循环水做冷却系统,用自动温度控制仪控制根系温度恒定。所用根温为15、20、25、30、35和40。

1.3 试验方法

根温处理第5天20:00取番茄幼苗第2叶,称重后将其放入装有蒸馏水的烧杯中,密闭吸水12h,再次称重并立即装入压力室中,用Hammel逐步升压法测定并绘制PV曲线^[10]。以幂函数拟合PV曲线曲线部分的曲线方程,回归线性部分的直线方程,计算出充分膨胀时的渗透势(Ψ_s^{100})、压力势为0时的渗透势(Ψ_s^0)、压力势为0时的相对渗透水含量($ROWC^0$)^[11],回归压力势与水势的线性方程^[12,13],组织弹性模量(ϵ)用沈繁宜等^[14]的新方法($\epsilon = \Delta P / (\ln \Psi_s^1 / \Psi_s^2)$)计算。所有数据均为通过3个PV曲线所得数据的平均值。

2 结果与分析

2.1 根温对番茄叶片 Ψ_s^{100} 和 Ψ_s^0 的影响

低根温(15~25)时充分膨胀的番茄叶片的渗透势(Ψ_s^{100})较高,高根温(30~40)时 Ψ_s^{100} 较低,30根温时 Ψ_s^{100} 最低(图1)。压力势为0时的渗透势(Ψ_s^0)随根温的变化趋势与 Ψ_s^{100} 相似,但其变幅明显大于 Ψ_s^{100} ,高根温时番茄叶片的 Ψ_s^0 明显低于低根温时的 Ψ_s^0 。

Ψ_s^{100} 取决于细胞中可溶性溶质的数量和种类,以及细胞体积的变化,主要指细胞中自由水和束缚水的变化,其大小表明了植物保持最大压力势的能力。 Ψ_s^0 的大小表明了植物维持最低压力势的极限渗透势, Ψ_s^0 越低植物维持压力势的能力越强。从图1可以看出,30根温时番茄叶片所能达到的最大压力势($-\Psi_s^{100}$)最高,35根温时次之,其它根温时番茄叶片所能达到的最大压力势相似,明显低于30~35根温时。这可能是30~35根温时番茄叶片生长快^[8]的原因之一。30根温时番茄叶片维持压力势的能力最强,低根温时番茄叶片维持压力势的能力明显低于高根温。

从图1可以看出,随根温升高 Ψ_s^{100} 和 Ψ_s^0 的差值越

来越大,表明番茄叶片渗透调节和维持压力势的能力增强。水分胁迫使溶质积累或自由水和束缚水之间的变化而引起的渗透势降低称为渗透调节^[15],渗透势只有在 $\Psi_s^{100} \sim \Psi_s^0$ 范围内,植物才具有渗透调节功能,超出这一范围植物便失去渗透调节能力。渗透调节能够维持压力势,当植物水势降低时,维持压力势对细胞伸长、植物生长以及许多有关生理、生化和形态过程等都是至关重要的。因此,植物水势降低时,渗透调节维持压力势是一种主要的抗旱机理^[16]。

2.2 根温对番茄叶片 $ROWC^0$ 的影响

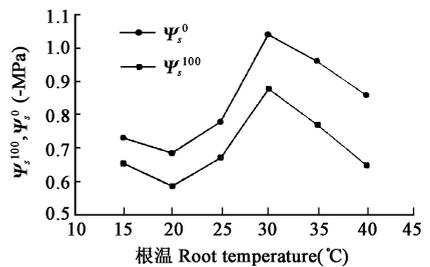


图1 根温对番茄叶片 Ψ_s^{100} 和 Ψ_s^0 的影响

Fig. 1 Effect of root temperature on Ψ_s^{100} and Ψ_s^0 of leaf in tomato

$ROWC^0$ 是细胞初始质壁分离时的相对渗透水含量, 一般认为 $ROWC^0$ 越低植物的耐旱性越强。15 根温时番茄叶片 $ROWC^0$ 最高, 20 和 25 根温时 $ROWC^0$ 相似, 略低于 15 根温(图 2)。根温升为 30 时番茄叶片 $ROWC^0$ 降低, 之后随根温的升高, $ROWC^0$ 直线下降。表明随根温的升高, 番茄的耐旱性逐渐提高。植物可以通过减少细胞内水分和细胞体积、增加细胞内溶质等 3 条途径进行渗透调节^[17], 当然在一定条件下植物会以其中一种方式为主。本文表明高根温时番茄叶片 $ROWC^0$ 减少参与了渗透调节作用。

2.3 根温对番茄叶片压力势与水势关系的影响

不同根温时番茄叶片的压力势 Ψ_p 均与叶片水势 (Ψ_w) 呈良好的线性关系 ($\Psi_p = a + b\Psi_w$), 相关系数均在 0.99 以上, 这与已有的报道是一致的^[12, 13, 18]。直线方程中 a 表示叶片充分膨胀时细胞所能达到的最大压力势, 而 b 值则反映了叶片压力势随水势变化的速率, 可用其反映植物渗透调节能力的大小, b 值越小, 植物渗透调节能力越强。由图 3 可以看出, 随根温的升高番茄叶片 a 值升高, 30 根温时最高, 为 0.78MPa, 根温继续升高 a 值降低, 但 40 根温时 a 值仍高于 20 根温时的 a 值。表明高根温时番茄维持压力势的能力较强, 低根温时番茄维持压力势的能力较弱。 a 值与 Ψ_s^{100} 含义相似, 因此, 二者随根温的变化趋势基本一致(图 1)。随根温的升高番茄叶片 b 值逐渐降低, 40 根温时 b 值仅为 15 根温时的 81%, 表明叶片渗透调节能力渐强。

压力势为 0 时番茄叶片水势 (Ψ_w^0) 可从直线方程 $\Psi_p = a + b\Psi_w$ 中求出, 即 $\Psi_w^0 = -a/b$, 不同根温时番茄叶片 Ψ_w^0 见图 3。 Ψ_w^0 随根温的变化趋势与 a 值基本相似, 只是变幅明显大于 a 值, 高根温时 Ψ_w^0 明显低于低根温时 Ψ_w^0 。这与 Ψ_s^0 随根温的变化趋势相同, 事实上 Ψ_w^0 与 Ψ_s^0 含义相同, 只是它们是通过不同方法求得而已。 a 值为叶片所能达到的最大压力势, 即 Ψ_s^{100} 的负数, 因此, $-a$ 与 Ψ_w^0 的差值相当于 Ψ_s^{100} 与 Ψ_s^0 的差值, 可以用来表示植物的渗透调节能力。 $-a$ 与 Ψ_w^0 的差值随根温升高而逐渐增大(图 3), 30~40 根温时的差值明显大于 15~20 根温, 表明高根温时番茄叶片的渗透调节能力增强。

b 值与 Ψ_s^{100} 和 Ψ_s^0 之比含义相同, 这可从直线方程 $\Psi_p = a + b\Psi_w$ 中得到解释。 $\Psi_p = 0$ 时 $b = -a/\Psi_w^0$, 此时 a 表示植物充分膨胀时的最大压力势, 即 $-\Psi_s^{100}$, Ψ_w^0 则为 Ψ_s^0 , 所以, $b = \Psi_s^{100}/\Psi_s^0$ 。由于 a 值、 b 值和 Ψ_w^0 与 Ψ_s^{100} 和 Ψ_s^0 有内在的关系, 所以可以用来解释植物渗透调节能力的大小。仅以 b 值表示植物的渗透调节能力有一定的局限性, 因它不能反映 Ψ_s^{100} 和 Ψ_s^0 的绝对值^[13], 况且 b 值的变化与 Ψ_s^{100} 和 Ψ_s^0 的变化并不一定一致^[12], 因此, 应将多个指标综合考虑。

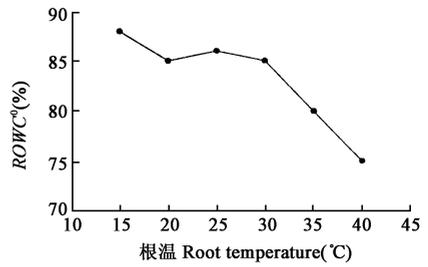


图 2 根温对番茄叶片 $ROWC^0$ 的影响

Fig. 2 Effect of root temperature on $ROWC^0$ of leaf in tomato

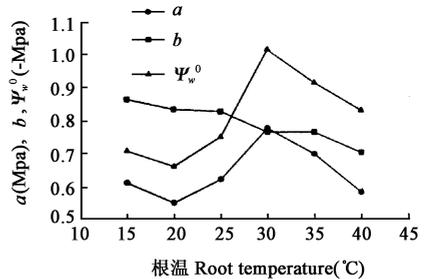


图 3 根温对番茄叶片 a 、 b 值和 Ψ_w^0 的影响

Fig. 3 Effect of root temperature on a 、 b and Ψ_w^0 of leaf in tomato

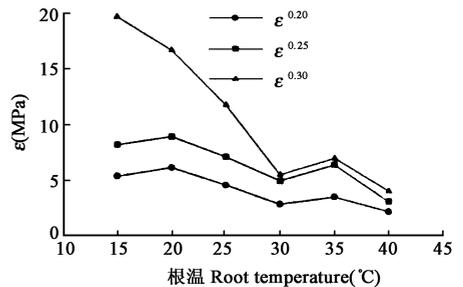


图 4 根温对叶片弹性模量的影响

Fig. 4 Effect of root temperature on bulk modulus ϵ -elasticity of leaf in tomato

2.4 根温对番茄叶片弹性模量的影响

细胞弹性模量(ϵ)不是一个常数,在分析中一般取最大体积弹性模量(ϵ_{max})来表示细胞壁的物理特性, ϵ_{max} 越高表示细胞壁越坚硬,弹性越小,反之,则说明细胞壁越柔软,弹性越大。一般认为随组织含水量和水势的下降,高弹性的组织具有比低弹性组织更大的保持压力势的能力^[16, 19]。高根温时番茄叶片 ϵ_{max} 明显低于低根温时的 ϵ_{max} ^[8],表明高根温时番茄叶片保持压力势的能力明显强于低根温。

番茄叶片 ϵ 随 ψ_p 的升高而增大,但不同根温时 ϵ 的增大幅度不同(图 4)。 ψ_p 由 0.2MPa 升为 0.25MPa 时,不同根温时番茄叶片 ϵ 升幅相似,只是 40 根温时 ϵ 升幅略低; ψ_p 由 0.25MPa 升为 0.30MPa 时,15 根温时番茄叶片 ϵ 增幅最大,20~25 根温时次之,30~40 根温时 ϵ 增幅相似,均明显低于低根温时的增幅。已知 ϵ 是个变量, ϵ 与细胞体积的关系有 5 种类型^[18],不同种植物在不同条件下, ϵ 与 ψ_p 的关系也不同^[20],已归纳出的 $\epsilon-\psi_p$ 曲线的斜率随 ψ_p 的增加有 4 种情况:①不变;②由大变小至 0;③由大变小至变号;④由小变大或由大变小,不变号。番茄叶片 ϵ 与 ψ_p 的关系属于上述第 4 种情况。

从图 4 可以看出,不同压力势时番茄叶片 ϵ 均以 40 根温最低,30~35 根温时 ϵ 略升高,低根温时番茄叶片 ϵ 明显升高,叶片压力势越大这种趋势越明显。表明高根温时番茄叶片保持压力势的能力明显强于低根温。

2.5 不同根温时番茄叶片渗透调节和保持压力势能力的综合评价

从以上对各水分参数的分析可以发现,高根温引起番茄叶片水势降低时,番茄具有渗透调节和维持压力势的能力,表明番茄对高根温引起的叶片水分亏缺做出了适应性反应。抗旱性是受形态解剖、生理生化和原生质特性等控制的复合性状,用任何单一指标都不能很好地反映植物的抗旱性,只能应用多个水分参数进行综合评价。为排除各水分参数量纲不同的影响,应用 Fuzzy 数学中隶属函数($\mu(X) = (X - X_{min}) / (X_{max} - X_{min})$)方法计算 a 值的耐旱隶属函数值(因 a 值与抗旱性呈正相关),应用反隶属函数($\mu(X) = 1 - (X - X_{min}) / (X_{max} - X_{min})$)方法计算 ψ_s^{100} 、 ψ_s^0 、 ψ_w^0 、 $ROWC^0$ 、 b 值、压力势为 0.20MPa、0.25MPa、0.30MPa 时的弹性模量($\epsilon^{0.20}$ 、 $\epsilon^{0.25}$ 、 $\epsilon^{0.30}$)的耐旱隶属函数值(因它们与抗旱性呈负相关),结果见表 1。由于 ψ_s^{100} 和 a 值、 ψ_s^0 和 ψ_w^0 的含义相似,所以,表 1 中取 $\mu(\psi_s^{100})$ 和 $\mu(a)$ 平均值做一个参数,取 $\mu(\psi_s^0)$ 和 $\mu(\psi_w^0)$ 平均值为一个参数。同样取 $\mu(\epsilon^{0.20})$ 、 $\mu(\epsilon^{0.25})$ 和 $\mu(\epsilon^{0.30})$ 的平均值为一个参数。可以看出高根温时番茄叶片各水分参数的耐旱隶属函数值和其平均值明显大于低根温,从而定量表明了高根温时番茄叶片通过渗透调节和降低细胞壁弹性模量,维持压力势,对高根温引起的水分亏缺做出了适应性反应。

表 1 不同根温时番茄叶片耐旱性指标隶属函数值

Table 1 The results of subordinate function of indices of drought tolerance at different root temperature in tomato

| 根温 Root temperature () | $1/2(\mu(\psi_s^{100}) + \mu(a))$ | $1/2(\mu(\psi_s^0) + \mu(\psi_w^0))$ | $\mu(ROWC^0)$ | $\mu(b)$ | $\mu(\epsilon)$ | 平均 Average |
|----------------------------------|-----------------------------------|--------------------------------------|---------------|----------|-----------------|---------------|
| 15 | 0.1589 | 0.0639 | 0 | 0 | 0.0936 | 0.0633 |
| 20 | 0 | 0 | 0.2308 | 0.1856 | 0.0662 | 0.0965 |
| 25 | 0.1391 | 0.2046 | 0.1539 | 0.2259 | 0.4037 | 0.2254 |
| 30 | 1 | 1 | 0.2308 | 0.6095 | 0.8087 | 0.7298 |
| 35 | 0.5945 | 0.7289 | 0.6154 | 0.6114 | 0.6351 | 0.6370 |
| 40 | 0.0835 | 0.4478 | 1 | 1 | 1 | 0.7063 |

参考文献

[1] 冯玉龙,刘恩举,孙国斌.根系温度对植物的影响()根温对植物生长及光合作用的影响.东北林业大学学报,1995,23(3): 63~69.
 [2] 冯玉龙,刘恩举,孟庆超.根系温度对植物的影响()根温对植物代谢的影响.东北林业大学学报,1995,23

(4): 94 ~ 99.

- [3] 赵惠勋, 周晓峰, 王义弘, 等. 透光、施肥、土面增温对红松人工林生长影响的研究. 东北林业大学学报, 1983, **11** (1): 63 ~ 71.
- [4] 沈积坤, 潘 坤. 地面增温剂在落叶松育苗中的应用. 林业科技, 1987, (3): 16 ~ 17.
- [5] 王会肖. 土壤温度、水分胁迫和播种深度对玉米种子萌发出苗的影响. 生态农业研究, 1995, **3**(4): 70 ~ 74.
- [6] 吴岳轩, 吴振球. 土壤温度对亚种间杂交稻根系生长发育和代谢活性的影响. 湖南农学院学报, 1995, **21**(3): 218 ~ 225.
- [7] 王学臣, 冯玉龙, 姜成后. 根温对番茄叶片生长的影响及其机制的研究. 中国植物生理学会第六次全国会议学术论文汇编, 1993. 355.
- [8] 冯玉龙, 刘恩举, 张宝友. 根系温度对番茄的影响() 根温对番茄生长的影响. 植物研究, 1996, **16**(1): 133 ~ 139.
- [9] 冯玉龙, 刘恩举, 崔臻祥. 根系温度对番茄的影响() 根温对番茄光合作用和水分代谢的影响. 植物研究, 1996, **16**(2): 214 ~ 218.
- [10] 王万里. 压力室在植物水分状况研究中的应用. 植物生理学通讯, 1984, (3): 52 ~ 57.
- [11] 李 岩, 李德全, 潘海春, 等. PV 技术在研究细胞壁弹性调节上的应用. 植物生理学通讯, 1996, **32**(3): 201 ~ 203.
- [12] 张建国, 宋廷茂, 李志丹, 等. 兴安落叶松和樟子松苗木水分关系的研究(). 北京林业大学学报, 1993, **15**(增刊 1): 38 ~ 46.
- [13] 杨敏生, 裴保华, 于冬梅. 水分胁迫对毛白杨杂种无性系苗木维持膨压和渗透调节能力的影响. 生态学报, 1997, **17**(4): 364 ~ 370.
- [14] 沈繁宜, 李吉跃. 植物叶组织弹性模量的计算方法. 北京林业大学学报, 1994, **16**(1): 35 ~ 40.
- [15] Turner N C. Turgor maintenance by osmotic adjustment: A review and evaluation. In: Turner N C, Kramer P J eds. *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*. John Wiles & Sons, 1980. 87 ~ 98.
- [16] Jones M M. Mechanism of drought resistance. In: Palag L G, Aspinall D eds. *Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plant*. Sydney: Academic Press, 1981. 15 ~ 37.
- [17] 汤章城. 植物干旱生态生理的研究. 生态学报, 1983, **3**(3): 196 ~ 204.
- [18] 李吉跃, 张建国, 姜金璞. 京西山区人工林水分参数的研究(). 北京林业大学学报, 1994, **16**(2): 1 ~ 9.
- [19] Bowman W D, Roberts S W. Seasonal changes in tissue elasticity in chaparral shrubs. *Physiol Plant*, 1985, **65**: 233 ~ 236.
- [20] Colombo S J. Changes in osmotic potential, cell elasticity, and turgor relationship of 2nd-year black spruce container seedling. *Can J For Res.*, 1987, **17**: 365 ~ 370.