

# 钙、磷平衡对番茄光合作用特性及防御酶活性的影响

徐龙超, 依艳丽, 周晓阳

(沈阳农业大学 土地与环境学院, 辽宁 沈阳 110866)

**摘要:**以番茄品种“辽园多利”为试材,采用3种钙素水平和3种磷素水平的复因子盆栽试验,研究钙、磷互作对番茄光合作用和抗病能力的影响,以揭示不同钙、磷水平对番茄光合作用和防御酶活性的影响,探明适宜番茄生长及增强抗病性的最佳钙、磷含量水平。结果表明:适宜磷肥能够提高番茄叶片光合色素含量。同一钙水平下中等磷水平(P<sub>2</sub>)的番茄叶片净光合速率(P<sub>n</sub>)、蒸腾速率(T<sub>r</sub>)最高。适当增施钙肥有利于番茄光合作用提高,中等施钙水平(Ca<sub>2</sub>)下中等施磷水平(P<sub>2</sub>),能够有效地改善番茄的光合性能,提高其光能利用率。番茄叶片防御酶CAT、PAL、POD、PPO活性均在中、高钙水平下较高;相同钙施用量条件下,中低磷水平番茄防御酶活性较高。

**关键词:**钙;磷;番茄;光合;防御酶

**中图分类号:**S 641.2 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2013)09-0190-04

光合作用是植物最基本的生理过程,是作物产量形成的基础,热、冷、水、盐胁迫,缺素等不良环境因素都直接或者间接的影响光合作用<sup>[1-4]</sup>。磷是植物必须的大量元素,不仅是植物体内许多重要化合物的组分,也是植物体内能量载体的主要组成部分,以多种途径参与植物体内的各种代谢过程,在细胞膜结构、物质代谢、酶活性调节以及信号传导等方面起着极为重要的作用<sup>[5]</sup>。钙是植物生长的必需的中量元素,尤其是蔬菜需钙量更大。在细胞中,钙作为第二信使,参与植物生长发育与衰老、光合作用电子传递和光合磷酸化等<sup>[6]</sup>。且有研究表明,有30多种不同作物的病害与钙关系密切<sup>[7]</sup>。磷素、钙素在植物生长的过程中只有保持平衡、协调的供应时,才能发挥二者最好的互作效应,保证植物的正常生长。因此研究不同钙磷水平对番茄光合作用及防御酶活性的影响,探讨其光合作用和酶活性的特点与规律,不仅有助于建立高效的施肥模式,而且有助于探明番茄对养分施用量的生理反应,因此,对提高养分利用率具有重要的理论和实际意义。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

供试番茄品种为“辽园多利”,由沈阳农业大学园艺学院提供。供试土壤采自沈阳农业大学后山大田耕层,

为发育在黄土母质的壤质棕壤,基础养分状况 pH 5.56,速效钾 81.53 mg/kg,碱解氮 131.43 mg/kg,有机质 1.67%,有效磷 96.05 mg/kg。采用盆栽试验,盆的规格为上口直径 20 cm,下口直径 15 cm,高 25 cm,盆底打孔,在孔处放入约 250 g 的鹅卵石,并在鹅卵石上放一根高 20 cm 直径 1.5 cm 的玻璃管,以利于排水和通气,每盆装有筛网土 4 kg。每盆栽植大小长势一致 4 叶期的幼苗 1 株,番茄生长过程中正常管理。

### 1.2 试验方法

试验于 2012 年 6~8 月在沈阳农业大学日光温室中进行。试验设 P、Ca 肥 2 个因素,磷(P)使用分析纯 (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub>,钙(Ca)使用分析纯 CaCl<sub>2</sub>,其中 P 设 3 个水平,分别为:P<sub>1</sub>(150 mg/kg)、P<sub>2</sub>(300 mg/kg)、P<sub>3</sub>(600 mg/kg),Ca 设 3 个水平,分别为:Ca<sub>1</sub>(150 mg/kg)、Ca<sub>2</sub>(300 mg/kg)、Ca<sub>3</sub>(600 mg/kg),采用完全方案,共 9 个处理,氮和钾不做处理,每个处理的氮和钾均分别为 300 和 150 mg/kg,各处理肥料做底肥一次性施入。每个处理重复 5 次,随机排列。

### 1.3 项目测定

1.3.1 叶绿素含量的测定 叶绿素含量采用无水乙醇提取法测定<sup>[8]</sup>。

1.3.2 光合指标的测定 叶片光合指标采用 LI-6400 (LI-COR Inc., 美国)便携式光合作用测定系统测定,选择生长一致且受光良好的中部功能叶片,于晴天 9:00~11:30 进行光合作用参数的测定。每处理测定 3 株,每株 3 次重复,取平均值。

1.3.3 酶的测定方法 苯丙氨酸解氨酶(PAL)活性参照文献[9]的方法测定,以 1 h 变化 0.01 个 A 值所需的酶量为 1 个活性单位(U),酶活性以 U · g<sup>-1</sup> · min<sup>-1</sup> FW 表示;过氧化物酶(POD)活性采用愈创木酚法<sup>[10]</sup>测定,过

**第一作者简介:**徐龙超(1986-),男,山东济宁人,硕士,现主要从事农业环境与生态的研究工作。E-mail:xlsc312@163.com.

**责任作者:**依艳丽(1961-),女,辽宁沈阳人,博士,现主要从事土壤物理和农业环境与生态方向的研究工作。E-mail: yiyanni@126.com.

**基金项目:**国家自然科学基金资助项目(41171192)。

**收稿日期:**2013-01-21

氧化氢酶(CAT)活性测定参照<sup>[8]</sup>的方法。以 1 min 变化 0.01 个 A 值所需的酶量为 1 个活性单位(U),酶活性以  $U \cdot g^{-1} \cdot min^{-1} FW$  表示;多酚氧化酶(PPO) 活性采用紫外分光光度法<sup>[11]</sup>测定,以 1 min 变化 0.1 个 A 值所需的酶量为 1 个活性单位(U),酶活性以  $U \cdot g^{-1} \cdot min^{-1} FW$  表示。

#### 1.4 数据处理

采用 SPSS 16.0 和 Microsoft Excel 2003 软件进行数据分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同磷钙水平对番茄叶片叶绿素的影响

#### 2.1.1 不同磷钙水平对番茄叶片叶绿素 a 含量的影响

由图 1 可知,叶绿素 a(Chl a)含量随叶片衰老而逐渐降低。3 种钙素水平下,P1、P2、P3 的 Chl a 含量均在移

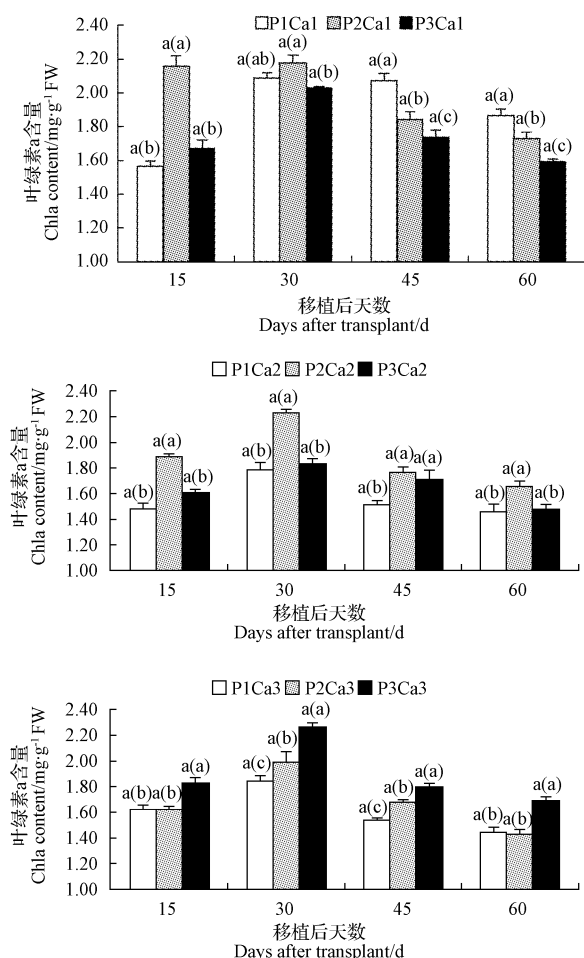


图 1 不同磷钙水平对番茄叶绿素 a 含量的影响

注:Ca1、Ca2、Ca3 分别代表低、中、高钙素水平;P1、P2、P3 分别代表低、中、高磷素水平;括号外的小写字母分别表示不同钙素和括号内的小写字母表示磷素水平间的  $P < 0.05$  差异显著性。下同。

Fig. 1 Influence of different P,Ca level on the content of Chl a

Note:Ca1,Ca2,Ca3 representing low,medium and high calcium element level;P1,P2,P3 representing low,medium and high phosphorus level;lowercase letters outside parentheses indicated different calcium element and the small letter inside parentheses indicated different phosphorus element had significance difference of  $P < 0.05$ . The same below.

栽后第 30 天出现最大值,而后缓慢下降。随钙素水平的变化,Chl a 含量变化不大,不同处理间变化不显著。在 Ca1 水平 Chl a 含量在移栽后前期 P2 水平出现最大值,但在生育后期 P1 水平能维持 Chl a 含量的较高水平。低磷处理表现最佳,高量磷素水平全生育期都显著低于其它处理。说明在低钙水平下,过量施磷肥不利于 Chl a 的形成。在 Ca2 水平随着磷素水平的升高 Chl a 含量呈现先增高后降低的趋势,整体表现为  $P2 > P3 > P1$ 。P2 处理表现最佳。Ca3 水平的 Chl a 含量随磷素水平的升高而升高。高磷水平 Chl a 含量显著高于其它 2 个处理。与低钙和中量施钙处理结果恰好相反,可能与高量钙水平打破了高磷胁迫使番茄的适应能力提高有关。

#### 2.1.2 不同磷钙水平对番茄叶片叶绿素 b 含量的影响

由图 2 可知,在 Ca1 和 Ca2 水平 Chl b 含量随着磷素增加而减少,处理之间差异显著。Ca3 水平 Chl b 随磷素水平的变化规律不明显。随生育期推进,各处理 Chl b 含量逐渐降低,其中 Ca1、Ca3 的 Chl b 含量最大值出现在移栽后 45 d,Ca2 的 Chl b 含量峰值出现在移栽后 30 d。Chl b 含量在各个时期均随施钙量的增高而减少,但 45 d 以前钙素对 Chl b 含量的影响不显著,60 d 时不同钙素处理间差异达到显著水平。中量钙素处理在生育后期仍能维持较高的 Chl b 含量。

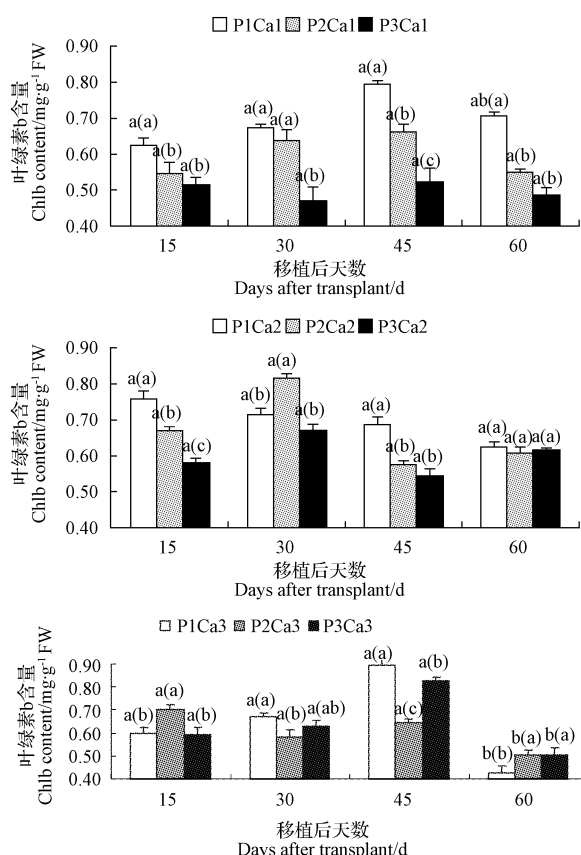


图 2 不同磷钙水平对番茄叶绿素 b 含量的影响

Fig. 2 Influence of different Ca,P level on the content of Chl b

## 2.2 磷钙互作对番茄叶片光合作用的影响

由表 1 可知,随钙素水平上升,番茄叶片的净光合速率(Pn)、蒸腾速率(Tr)和气孔导度(Gs)呈先升高后降低的趋势。在相同磷处理条件下,Ca2 水平对番茄叶片 Pn 和 Tr 的影响显著高于 Ca1 和 Ca3 水平,不同钙水平对番茄叶片 Gs 的影响不显著。相同钙处理条件下,不同磷素水平对番茄光合生理指标的影响不同。在 Ca1

和 Ca2 条件下,番茄叶片 Pn、Tr 和 Gs 均以 P2 明显高于其它 P 水平。在一定范围内,提高供磷水平会提高叶片的净光合速率,但施磷过多则会产生负效应。在 Ca3 水平下,不同 P 水平对番茄叶片 Pn 的变化趋势表现为: P3>P2>P1,对 Gs 和 Tr 的影响无显著差异,可见土壤中有效钙较多时,番茄光合作用强弱受 P 含量的影响较小。

表 1 不同磷钙水平对番茄叶片光合作用的影响

Table 1 Effect of different phosphorus calcium level on tomato leaf defense enzyme activity

钙素水平 Calcium levels	磷素水平 Phosphorus levels	净光合作用速率 Pn/ $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	气孔导度 Gs/ $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	蒸腾速率 Tr/ $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$
Ca1	P1	16.1b(ab)	0.0689a(b)	3.21b(ab)
	P2	17.0b(a)	0.0970a(a)	3.34b(a)
	P3	15.2b(b)	0.0588a(c)	3.18b(b)
Ca2	P1	18.4a(b)	0.0865a(b)	3.75a(c)
	P2	21.6a(a)	0.1108a(a)	4.69a(a)
	P3	18.3a(b)	0.0863a(b)	4.09a(b)
Ca3	P1	13.6b(b)	0.0422a(a)	2.86b(b)
	P2	15.1b(ab)	0.0468a(a)	3.12b(a)
	P3	16.3b(a)	0.0556a(a)	3.28b(a)

## 2.3 不同磷、钙水平对番茄叶片防御酶活性的影响

由表 2 可知,从钙水平看,随着钙素施用量的增加,番茄叶片 PAL 酶活性和 POD 酶活性逐渐增加,Ca2 处理番茄叶片 CAT 酶活性显著高于处理 Ca1 和处理 Ca3,表明在 Ca2 和 Ca3 水平下番茄 PAL、POD 和 CAT 酶活性较高,番茄抗病能力较强;而不同 Ca 施用量对番茄叶片 PPO 酶活性的影响无显著差异。在 Ca1 水平下,不同 P 水平番茄叶片 POD 酶活性和 PPO 酶活性由大到小依次

为 P3>P1>P2,P2 水平和 P1 水平番茄叶片 PAL 酶活性显著高于 P3 水平;在 Ca2 水平下,番茄叶片 PAL 和 POD 酶活性以 P2 水平最高,CAT 酶活性以 P1 水平最高;在 Ca3 水平下,不同 P 水平下番茄叶片 CAT 酶活性由大到小依次为 P1>P2>P3,不同 P 水平对番茄 PAL、POD 和 PPO 酶活性无明显影响,可见在高 Ca 水平下,P 施用量对番茄叶片防御性酶活性影响不大。

表 2 不同钙磷水平对番茄叶片防御性酶活性的影响

Table 2 Effect of different calcium phosphorus level on tomato leaf protective enzyme activity

钙水平 Calcium levels	磷水平 Phosphorus levels	过氧化氢酶活性 CAT activity/ $\text{U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1} \text{FW}$	苯丙氨酸裂解酶活性 PAL activity/ $\text{U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1} \text{FW}$	过氧化物酶活性 POD activity/ $\text{U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1} \text{FW}$	多酚氧化酶活性 PPO activity/ $\text{U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1} \text{FW}$
Ca1	P1	149.67b(a)	120.00b(a)	34.47b(b)	400.00a(ab)
	P2	173.33b(a)	128.00b(a)	30.53b(c)	356.67a(b)
	P3	143.33b(a)	77.33b(b)	44.80b(a)	440.00a(a)
Ca2	P1	286.67a(a)	114.67ab(ab)	28.27b(b)	486.67a(a)
	P2	260.00a(ab)	138.67ab(a)	50.20b(a)	466.67a(a)
	P3	186.67a(b)	109.33ab(b)	45.87b(a)	403.33a(a)
Ca3	P1	211.67b(a)	168.00a(a)	45.53a(a)	533.33a(a)
	P2	193.33b(ab)	130.67a(a)	53.20a(a)	433.33a(a)
	P3	133.33b(b)	112.00a(a)	56.40a(a)	426.67a(a)

## 3 讨论与结论

施入不同磷、钙配比水平明显改变了番茄叶片的光合作用以及叶绿素含量。对于叶绿素 a 含量,P1Ca1、P2Ca2、P3Ca3 表现优于其它处理,这表明适量的磷钙肥配合施用有助于叶绿素 a 含量的增加;对于叶绿素 b 含量,在 Ca1 和 Ca2 水平下,随着磷肥用量的增加叶绿素 b 含量呈下降的趋势,增施磷肥不利于番茄叶片中叶绿素 b 含量的增加。Ca3 水平下,从叶绿素 b 含量看,磷的抑制作用被解除,可能是一定量的钙施入打破了磷胁迫。对于光合作用,植物体内蔗糖是叶片光合作用合成产物

向各个器官运输的主要形式,叶片蔗糖合成过程中,蔗糖磷酸合成酶(SPS)是关键性调节酶之一。有研究表明,适当增加磷肥和钾肥,能提高饲用稻叶的 SPS 活性,促进叶片合成蔗糖,亦可以加速光合固定的丙糖磷酸从叶绿体输出,提高叶的光合作用,从而有利于产量的增加。但是过量施用磷肥的叶片 SPS 活性反而有所降低从而影响光合作用<sup>[12]</sup>。试验对与叶绿素含量的影响表明,过量磷会影响叶绿素的合成,尤其是叶绿素 b,而叶绿素 b 是光合作用中天线色素的重要组成部分,叶绿素 b 含量下降会影响植物对光照的吸收,从而影响光合作用

用速率。而该研究从不同的钙磷施入比例发现过量的磷肥会对光合作用产生负面影响,但当施入一定量钙以后会抑制过量磷对光合作用的影响。

Ca 作为一种必需营养元素存在于植物体中,参与细胞壁组成,并有稳定细胞膜系统完整性作用,从而减少了可溶性酚与 PPO 的有效接触,降低酶促褐变导致的生理病害<sup>[13]</sup>;同时又是细胞的第二信使,感应外界病原菌的入侵,植物防御酶活性增加,提高植物抵抗逆能力<sup>[14-15]</sup>。P 是植物生长所需要的大量营养元素,在土壤中易与 Ca 肥形成难溶性的磷酸钙盐,影响了钙的有效性。该试验结果表明,番茄叶片的防御酶 CAT、PAL 和 POD 活性在 Ca2 和 Ca3 水平条件下明显高于 Ca1 水平,与周宝利等<sup>[14]</sup> 研究结果类似。该试验中,在 Ca1 和 Ca2 条件下,P2 和 P3 水平番茄叶片防御酶活性明显高于 P1,在 Ca3 水平下,P 水平对番茄防御酶活性无明显影响,这可能是由于一次性向土壤中施用较大量的 Ca,Ca 的有效性不受土壤中 P 的控制,易于被植物吸收利用,从而提高了植物的抗病性。

该试验结果表明,相同钙用量条件下,番茄叶绿素 a 含量随磷的增加而增加,叶绿素 b 含量随着磷用量的增加而下降,中低磷有利于番茄叶片叶绿素 b 的形成。番茄叶片净光合速率、气孔导度和蒸腾速率均为中钙水平较高,在相同钙用量条件下,低磷和中磷水平番茄各光合指标较高,这与番茄叶片中叶绿素 b 含量相对应。番茄叶片的防御酶活性明显受到钙含量的影响,结果表明,中钙和高钙水平下的酶活性较高。在相同钙用量条件下,中低磷水平番茄防御性酶活性较高。结合番茄的叶绿素含量及番茄的光合作用,施用中等施钙水平(Ca2)下中等施磷水平(P2)为最佳。

## Effects of Calcium and Phosphorus Interaction on Photosynthesis and Defense Enzyme Activity of Tomato

XU Long-chao, YI Yan-li, ZHOU Xiao-yang

(College of Land and Environment, Shenyang Agricultural University, Shenyang, Liaoning 110866)

**Abstract:** With 'Liaoyuanduoli' tomato as material, two elements including calcium supply (three levels) and phosphorus (three levels) were conducted to study the interaction effects of calcium and phosphorus on photosynthesis and defense enzyme activity of tomato, in order to reveal the regulating effects of and phosphorus under different conditions on photosynthesis and defense enzyme activity and elucidate the feasible combination of and phosphorus for better growth of tomato. The results showed that appropriate phosphate fertilizer could improve the leaf photosynthetic pigment of tomato. The net photosynthetic rate (Pn) and transpiration rate (Tr) of tomato leaf was the highest in the same calcium level medium phosphorus levels (P2). Ca2P2 treatment could effectively improve tomato photosynthetic capability. The results showed that there was a positive correlation between calcium and photosynthesis. Tomato leaf defense enzyme CAT, PAL and POD, PPO activity were higher in high calcium level; the same seems calcium conditions, low phosphorus level tomato defense enzyme activity was higher.

**Key words:** calcium; phosphorus; tomato; photosynthesis; defense enzymes

## 参考文献

- [1] 江华, 师生波, 许大全. 冬小麦叶片光合作用对温度响应方式的变化[J]. 植物生理学报, 2000, 26(1): 67-74.
- [2] 王可珍, 许春晖, 赵福洪. 水分胁迫对小麦旗叶某些体内叶绿素 a 荧光参数的影响[J]. 生物物理学报, 1997(2): 273-278.
- [3] 朱新广, 张其德. NaCl 对光合作用影响的研究进展[J]. 植物学通报, 1999, 16(4): 332-338.
- [4] 潘晓华, 石庆华, 郭进耀. 无机磷对植物叶面光合作用的影响及其机理的研究进展[J]. 植物营养与肥料学报, 1997(3): 201-208.
- [5] Shary A Y, Smith S J. Fractionation of inorganic and organic phosphorus in virgin and cultivated soils[J]. Soil Science Society of America Journal, 1985, 49: 127-130.
- [6] 牟咏花. 钙的生理功能及在果蔬生理中的重要性[J]. 浙江农业学报, 1995, 7(6): 499-501.
- [7] 伍焯. 矿质元素(铜、铁、钙、锌)对黄瓜白粉病发生及其生理生化特性的影响[D]. 扬州: 扬州大学, 2008.
- [8] 郝建军, 康宗利, 于洋. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 化学工业出版社, 2006.
- [9] 薛应龙, 王敬文. 植物苯丙氨酸解氨酶的研究[J]. 植物生理学报, 1982, 8(1): 35-41.
- [10] 熊庆娥. 植物生理学实验教程[M]. 成都: 四川科技出版社, 2003: 115-117.
- [11] 朱广廉, 钟海文, 张爱琴. 植物生理学实验[M]. 北京: 北京大学出版社, 1990: 51-249.
- [12] 唐湘如, 余铁桥. 磷钾肥对饲用稻产量和蛋白质含量的影响及其机理研究[J]. 中国农业科学, 2002, 35(4): 372-377.
- [13] 关军锋, Saure M. 果树钙素营养与生理[M]. 北京: 科学出版社, 2005: 10-13.
- [14] 周宝利, 谢玉宏, 陈志霞, 等. 钾、钙、硼、硅对茄子抗黄萎病效果的影响[J]. 中国蔬菜, 2010(12): 71-76.
- [15] Peng H X, Sivasit H K, Turner D W. Chlamydo-spore germination and fusarium wilt of banana plantlets in suppressive and conducive soils are affected by physical and chemical factors[J]. Soil Biol Biochem, 1999, 31: 1363-1374.