

蔬菜高温逆境研究进展

吴俊华, 侯雷平, 李梅兰

(山西农业大学, 太谷 030801)

摘要: 概述了高温逆境对蔬菜作物外观形态的影响并阐明了高温逆境下蔬菜光合作用、水分生理、内源激素、细胞膜热稳定性及保护酶系统等一系列生理生化代谢的改变, 为蔬菜作物耐热品种选育及其配套技术的研究提供了理论依据。

关键词: 蔬菜; 高温逆境; 耐热性; 外观形态; 生理生化代谢

中图分类号: S63 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2006)01-0050-02

收稿日期: 2005-09-08

蔬菜含有丰富的维生素、矿物质、碳水化合物及其他营养物质^[1], 是日常生活中必不可少的副食品, 因此蔬菜生产在农业生产中占有重要地位。温度是蔬菜作物生长发育最为敏感的环境条件之一, 温度逆境是影响蔬菜生产、限制其地域分布的主要因子。近年来温室效应加剧, 导致高温热害对蔬菜生长发育和产量形成许多不利影响, 造成蔬菜供应出现淡季。因此, 研究蔬菜作物高温逆境下生理生化代谢, 将有助于采取相应措施减轻高温危害, 并为筛选抗高温基因型提供有效的途径。

高温对植物的外观形态及生长发育的影响往往比较直观, 易引起人们的重视。其实高温还影响植物的各种生理生化过程, 如光合作用、水分代谢、内源激素、细胞膜热稳定性等。

1 高温对蔬菜外观形态及细胞微观结构的影响

1.1 高温对蔬菜外观形态的影响

蔬菜的外观形态常用于鉴定蔬菜作物品种的耐热性。Wang^[2]等对黄瓜幼苗的研究结果表明, 高温逆境下植株易衰, 抵抗病虫害侵袭的能力下降^[2]。韩笑冰等通过对辣椒花粉及其生活力的研究认为, 热胁迫下中、短花柱花比例增加, 花粉生活力下降^[3]。何晓明等利用 TTC 染色法研究了贮藏温度和贮藏时间对节瓜花粉生活力的影响, 结果同样表明高温可以大幅度降低节瓜花粉生活力^[4]。Bamber 对热胁迫下马铃薯的研究及沈征言研究高温对菜豆生育的影响发现, 高温可导致授粉受精不正常。Abdul 认为高温逆境下易产生落花落果, 且果实木栓化加重或形成畸形果。因此, 要进行耐热品种的选育可以从以上方面进行研究。

吴国胜等将大白菜幼苗置于 32℃ 下, 10 d(天)后观察其叶片表现, 然后根据叶片皱缩反应情况将耐热品种鉴别出来。罗少波等发现结球性可作为大白菜的耐热指标; 刘进生等的研究表明, 高温下坐果率可作为番茄耐热性的预测依据和重要的鉴定指标, 而产量则是评价番茄耐热性的最主要因子。韩笑冰等认为, 在高温胁迫中萝卜耐热品种的叶型为板叶、叶面积大、叶厚、叶色深绿、功能叶多, 表明萝卜叶的外部形态可能是衡量其品种耐热性的重要指标^[5]。

1.2 高温对蔬菜细胞微观结构的影响

苗琛等发现甘蓝耐热品种“夏光甘蓝”在高温胁迫下, 叶肉细胞的结构基本保持正常状态 and 完整性, 而感热品种“京丰甘蓝”叶肉细胞的超微结构则发生明显的变化。这说明高温胁迫下, 细胞微观结构的稳定性与耐热性密切相关。因此, 对

高温下蔬菜细胞微观结构变化的研究和鉴定, 可为蔬菜的耐热育种提供细胞学理论依据。

1.2.1 高温对叶绿体结构的影响 高温胁迫对叶绿体结构的影响主要表现在对叶绿体外膜和类囊体膜的破坏。苗琛等研究甘蓝指出甘蓝叶片在高温下, 叶绿体趋于变圆, 并出现不同程度的断裂、解体, 类囊体片层松散, 严重时类囊体膜完全破裂, 基粒类囊体松散, 基质外流, 只留下排列紊乱的片层结构和一些染色较深的纤维状物质。这可能是细胞受高温胁迫的重要标志之一。

1.2.2 高温对线粒体结构的影响 有些研究认为高温引起线粒体最显著的变化是嵴膨胀; Manfield 发现高温胁迫后在大量的初生根细胞线粒体基质中出现了许多可染色物质。但苗琛等的研究却指出高温对线粒体结构没有显著影响, 这有待于以后进一步研究证实。

1.2.3 高温对核仁的影响 Nover 等用电镜放射自显影对番茄组织培养细胞和叶片细胞的研究表明, 高温后核仁和核质中出现了大的电子致密粒子, 即热激粒子(HSG), 这种粒子的主要成分是热激蛋白(HSPs), 说明核仁对高温下蛋白质的合成可能起着重要的作用。Velazquez 等的研究也证明, 细胞中最主要的热激蛋白与核仁或核联系密切, 由此可见核仁在细胞受到热胁迫时对保护细胞起着一定的作用。苗琛等的研究结果表明高温下核膜、核仁、核质都会出现不同程度的破坏, 特别是核仁逐渐消失, 核内聚集很多叶绿体内同样出现的染色较深的纤维状颗粒。

2 高温对光合作用的影响

光合作用是植株产量形成的基础, 也是植物对高温最敏感的生理过程之一。高温损伤叶绿体、线粒体的结构, 引起光合色素的降解, 进而抑制光合作用。沈征言等的研究结果表明, 经高温胁迫后, 菜豆叶片光合作用普遍受到抑制, 受抑程度因耐热性而异。解除高温后光合速率又有一定回升, 不耐热品种的光合速率下降明显而回升缓慢。同样, 马德华等以 4 个不同耐热性的华北型黄瓜高代自交系为材料, 研究其在不同温度逆境下光合作用的变化, 结果表明, 高温处理后光合速率明显降低^[6]。有实验证明, 高温对叶绿体外膜和类囊体膜造成破坏, 致使 H⁺ 透性增加, 内外正常 H⁺ 浓度梯度丧失。光合系统 II 的光反应受到抑制, 造成 ATP 生成降低, 作为 CO₂ 受体的 RuBP 的合成因能量不足而减慢。吴韩英等研究了 35℃、40℃、45℃和 50℃高温处理 0~60 min(分钟)对甜椒光合作用的影响, 认为短期高温下光合系统 II 的可逆性失活是光

抑制的主要原因^[7]。

马德华等的研究结果进一步表明, 高温胁迫使叶绿素含量明显降低, 而且以叶绿素 a 下降为主, 但叶绿素含量及其变化规律与其对温度逆境的抗性无明显的相关性^[9]。Graves—WR 等认为高温导致叶片中叶绿素含量下降的可能原因是铁及其它元素的缺乏。还有研究认为, 高温胁迫下叶绿素含量逐渐减少的主要原因可能有两个: 一是高温影响植物叶绿素生物合成的中间产物 5-氨基酮戊酸和原卟琳 IV 的生物合成, 另一个是高温胁迫下植物体内活性氧产量上升而易发生氧化破坏。

尽管马德华对不同品种的黄瓜幼苗研究中发现叶绿素含量降低, 尤其是叶绿素 a 含量降低, 说明叶片对光能吸收和转化能力下降^[8]。但罗少波等在对大白菜品种耐热性鉴定的研究中却发现, 叶绿素含量变化所反映的耐热性与田间鉴定的高温结球率无显著的相关性, 因而得出热胁迫下叶绿素含量变化率不能作为耐热性的一个生理指标。

3 高温对蔬菜水分生理的影响

高温下, 蔬菜作物吸水量降低, 蒸腾量减少, 但蒸腾量仍大于吸水量, 使植物组织的含水量降低同时发生萎蔫。植物含水量的降低使组织中束缚水含量相对增加, 即组织持水力增高。马德华等研究黄瓜对不同温度逆境抗性时发现束缚水含量(V_a)可减慢高温胁迫下蛋白质的降解, 是一项重要的耐热性指标^[6]。金新文等通过对高温胁迫下菜豆、辣椒、芹菜抗热性不同的品种间叶片蒸腾强度作用的比较指出, 蔬菜的蒸腾速率与品种的耐热性密切相关^[9]。叶陈亮等对大白菜的研究表明, 耐热品种比不耐热品种叶细胞具有更高的含水量和束缚水, 较大的蒸腾速率及较低的蛋白质降解速率; 陈火英等对萝卜抗热性鉴定研究发现高温胁迫下死株率与自由水/束缚水比值呈极显著正相关, 相关系数达 0.974。从以上可知, 热胁迫下耐热品种较热敏品种对水分的吸收和丧失有较强的平衡能力, 从而表现出较强的抗热能力。因此, 鉴定品种的持水能力可作为蔬菜耐热性的一个重要指标。

4 高温对蔬菜作物内源激素的影响

内源激素与植物生长发育密切相关。ABA 被认为是一种逆境激素, 同样它在高温逆境中也起着重要的调节作用。汪智慧等发现 ABA 可提高蔬菜对高温等不良条件的适应能力^[10], 而且黄祥富等研究也认为外施 ABA 可诱导热激蛋白的表达, 同时使植株获得耐热性^[11]。马德华对黄瓜的研究结果表明经高温处理后, 各品种的 ABA 含量均显著增加, 表现为耐热性强的品种比耐热性弱的 ABA 含量高, 因此认为高温胁迫后 ABA 的含量和品种的耐热性呈正相关^[8], 在番茄研究上也有类似发现。

高温逆境可诱导乙烯的大量产生, 产生乙烯的反应是诱导植物产生特异的防卫蛋白, 从而改善植物对热胁迫的抵抗能力。Aloni 等在研究辣椒中发现, 高温诱导使乙烯含量发生变化, 花对乙烯的敏感性和花内的乙烯含量与耐热性有关, 但前者似乎对异常落花的影响更大。乙烯作为植物对逆境的一个响应是具有普遍意义的, 它在一定程度上能代表热胁迫的程度。

5 高温下细胞膜热稳定性及保护酶系统变化

细胞膜是对高温比较敏感的部位。高温胁迫下, 构成生物膜的蛋白质和脂类之间的功能键断裂, 导致膜蛋白变性、分解和凝聚, 脂类脱离膜而形成一些液化的小囊泡, 从而破坏膜的结构, 导致膜丧失选择透性与主动吸收的特性, 膜透性增大, 细胞内部的原生质外渗。细胞膜的热稳定性可以反映植

物耐热性的大小。刘箭对菜豆下胚轴细胞膜系统的研究发现, 热伤害的初期, 平滑的膜呈现凹凸不平, 有棱角, 受到强烈的热冲击时, 具有流动性的膜从具刚性特征的细胞质上崩裂出来, 自发地形成微囊泡, 而且观察到液泡膜比质膜对热胁迫更加敏感, 它先于质膜破碎^[12]。据研究, 在菜豆叶片上可观察到同样现象^[13]。

当处于高温逆境胁迫时, 植物体内活性氧产生和清除的动态平衡受到破坏, 大量活性氧积累形成氧化损伤, 从而导致蛋白质、膜脂、DNA 及其它细胞组分的严重损伤; 并直接攻击叶绿体、线粒体等细胞器, 使植物生长发育受到影响。高浓度氧对植物细胞伤害的另一个重要原因是引起膜脂过氧化作用。丙二醛(MDA)是膜脂过氧化的主要产物之一, 是对细胞有毒性的高活性物质, 能交联脂类、核酸、糖类及蛋白质, 在逆境下其在细胞中的积累常能够引起细胞膜功能紊乱^[14]。另外, 陈少裕表明 MDA 严重地损伤细胞的结构和功能。因此, MDA 含量增加是植物细胞损伤的直接原因。

超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)、谷胱甘肽还原酶(GR)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)等是植物酶促防御系统的重要保护酶。Bowler 等(1992)指出, 尽管 SOD 能清除 O_2^- , 抵御或减轻膜脂过氧化物对细胞内其他部位的伤害, 但这种保护作用是有限的; APX 活性过低所造成的 H_2O_2 过量积累不仅抑制了 SOD 的活性, 而且使膜脂过氧化, 蛋白质交联, DNA 降解。Ariqni 等研究表明, 植物中 H_2O_2 主要是由 APX 清除的, 而 CAT 的作用不大, 其可能原因是 CAT 酶促反应具有较高的 K_m 而无法使 H_2O_2 浓度降低到不足伤害细胞的阈值以下。司家纲等在大白菜上研究发现, 受高温热胁迫, 不论抗热或感热品种 POD 活性均下降, 抗热性强的品种下降幅度小。叶陈亮等表明, 高温胁迫后, 抗热品种的 SOD、CAT、ASP 活性提高, 热敏品种除 CAT 活性稍有提高外, SOD 和 ASP 活性均下降^[15]。

6 前景及展望

近些年来, 全球性温室效应加剧(厄尔尼诺现象), 据预测我国各地的年平均气温将明显上升。高温逆境将对我国作物生产, 尤其是蔬菜作物生产, 影响越来越大。因此, 选育耐热品种并辅以配套技术措施, 对抵御高温逆境尤为重要。对蔬菜作物耐热性机理及热胁迫下一些生理生化变化的研究更成为解决问题的关键。这不仅可以研究蔬菜作物在高温逆境下的各种生理生化代谢变化, 还可以在此基础上提出一些增强作物耐热性的技术措施, 从而可更有效地筛选耐热性强的品种, 推动蔬菜作物耐热育种及其配套技术的发展。

参考文献:

- [1] 李曙轩, 郑光华. 蔬菜栽培学总论(第二版)[M]. 北京: 中国农业出版社, 2002.
- [2] Wang Y H, Tadhiana S. Growth and mineral nutrition of cucumber seedlings as affected by elevated air and root-zone temperatures. Journal of the Japanese society for horticultural Science, 1999, 64(4): 845~852.
- [3] 韩笑冰, 利容干, 王建波. 热胁迫对辣椒花粉发育及其生活力的影响[J]. 园艺学报, 1996, 23(4): 359~364.
- [4] 何晓明, 谢大森, 彭庆东, 等. 贮藏温度和时间对节瓜花粉生活力影响的研究[J]. 广东农业科学, 2004, (1): 21~22.
- [5] 韩笑冰, 利容干, 王建波. 热胁迫下萝卜不同耐热品种细胞组织结构比较[J]. 武汉植物学研究, 1997, 15(2): 173~178.
- [6] 马德华, 庞金安, 霍振荣, 等. 黄瓜对不同温度逆境的抗性研究. 中国农业科学, 1999, 32(5): 28~35.
- [7] 吴韩英, 寿森炎. 高温胁迫对甜椒光合作用和叶绿素荧光的影响. 园艺学报, 2001, 28(6): 517~521. (其它参考文献略)