

doi:10.3969/j.issn.1000-6362.2020.09.002

徐超,杨再强,王明田,等.高温环境下空气湿度对花期番茄生长及根系分泌的调节作用[J].中国农业气象,2020,41(9):552-563

高温环境下空气湿度对花期番茄生长及根系分泌的调节作用*

徐超¹, 杨再强^{1,2**}, 王明田^{3,4**}, 韩玮¹, 韦婷婷¹

(1. 南京信息工程大学气象灾害预报预警与评估协同创新中心, 南京 210044; 2. 南京信息工程大学滨江学院, 无锡 214000; 3. 四川省气象台, 成都 610091; 4. 南方丘区节水农业研究四川省重点实验室, 成都 610091)

摘要: 以番茄品种“金冠 5 号”为试材, 设置 2 个日动态温度 (T) 水平即日最高气温/日最低气温分别为 32°C/22°C 和 38°C/28°C、3 个空气相对湿度 (RH) 水平 (50%±5%、70%±5% 和 90%±5%) 和 4 个持续时间 (3d、6d、9d 和 12d), 并以 25°C/15°C、50%±5% 为对照 (CK), 分别测定各处理结束后 0d、7d、14d、21d 和 28d 时植株叶片的净光合速率 (P_n)、植株总干重 (W_{total})、根系干重 (W_{root}) 和活力 (R_v) 以及根系土壤中低分子量有机酸 (LMWOAs) 的类型和浓度, 以探究高温环境下空气湿度对花期番茄生长及灾后恢复的调节机制。结果表明: (1) 高温下植株的 P_n 和 R_v 下降, 但根冠比和 LMWOAs 显著提高, 且 32°C 处理下各指标值显著高于 38°C, 提高 RH 至 70% 可显著提高植株的 P_n 、 W_{root} 和根冠比。(2) 花期番茄主要分泌草酸和琥珀酸, 高温下草酸、苹果酸、乳酸、乙酸和丙酸分泌量增加, 酒石酸和甲酸分泌量减少。(3) 环境温度和湿度均与 LMWOAs 呈显著负相关关系, P_n 、 W_{root} 、 W_{total} 和 R_v 与 LMWOAs 呈显著正相关。(4) 高温下提高空气湿度至 70% 可增加 P_n 和 W_{root} , 并促进根系分泌 LMWOAs, 有利于灾后番茄的恢复生长, 但空气湿度达到 90% 则降低了叶片 P_n 和 W_{root} , 加剧了高温对植株的损伤, 不利于灾后恢复。因此, 70% 左右空气湿度可以在一定程度上缓解高温对番茄苗造成伤害。

关键词: 高温高湿; 番茄; 低分子量有机酸; 光合作用; 灾后恢复

Regulating Effect of Air Humidity on Tomato Growth and Root Exudates during Flowering Period under High Temperature Condition

XU Chao¹, YANG Zai-qiang^{1,2}, WANG Ming-tian^{3,4}, HAN Wei¹, WEI Ting-ting¹

(1. Collaborative Innovation Center on Forecast and Evaluation of Meteorological Disasters, Nanjing University of Information Science and Technology, Nanjing 210044, China; 2. Binjiang College of Nanjing University of Information Science and Technology, Wuxi 214000;

3. Sichuan Meteorological Observatory, Chengdu 610091; 4. Water-Saving Agriculture in Southern Hill Area Key Laboratory of Sichuan Province, Chengdu 610091)

Abstract: Increasing air humidity to relieve high temperature stress is one of the common measures in greenhouse management. To study the regulation mechanism of air relative humidity on tomato growth and disaster recovery in high temperature conditions, the tomato variety "Jinguan 5" was used as the experimental material. This experiment was carried out at the Agricultural Experimental Station of Nanjing University of Information Science and Technology from September 2018 to January 2019. Two dynamic temperature (T) levels (daily maximum temperature/daily minimum temperature such as 32°C/22°C and 38°C/28°C), three relative humidity (RH) levels (50%±5pp, 70%±5pp and 90%±5pp) and four stress days (3d, 6d, 9d and 12d) were set, and 25°C/15°C and

* 收稿日期: 2020-05-06 ** 通讯作者杨再强, E-mail: yzq@nuist.edu.cn; 王明田, wangmt0514@163.com

基金项目: 国家自然科学基金面上项目 (41775104; 41975142); 科技部重点研发计划 (2019YFD1002202); 高原与盆地暴雨旱涝灾害四川省重点实验室开放项目 (省重点实验室 2018-重点-05); 江苏省自然科学基金青年基金 (BK20180810)

第一作者联系方式: 徐超, E-mail: nmweifan@126.com

50%±5pp were taken as control (CK). The net photosynthetic rate (P_n), total dry weight (W_{total}), root dry weight (W_{root}), root activity (R_v), and the type and concentration of low molecular weight organic acids (LMWOAs) in root soil were measured at 0, 7, 14, 21 and 28d after treatment. The results showed that: (1) P_n and R_v decreased, but root shoot ratio and LMWOAs increased significantly under high temperature, and each index value under 32°C treatment was significantly higher than 38°C, RH increased to 70%, P_n , W_{root} and root shoot ratio increased significantly. (2) At flowering stage, tomato mainly secreted oxalic acid and succinic acid. At high temperature, oxalic acid, malic acid, lactic acid, acetic acid and propionic acid increased, while tartaric acid and formic acid decreased. (3) T and RH were negatively correlated with LMWOAs, and P_n , W_{root} , W_{total} and R_v were significantly positively correlated with LMWOAs. (4) Increasing RH to 70% at high temperature condition could increase P_n and W_{root} and promote the root system to secrete LMWOAs, which was conducive to the recovery and growth of tomato after disaster. However, when RH reached to 90%, P_n and W_{root} would be reduced, which will aggravate the damage of high temperature to plants and is not conducive to the recovery after disaster. Therefore, about 70% air humidity can alleviate the high temperature disaster to a certain extent.

Key words: High temperature and high humidity; Tomato; Photosynthesis; Low molecular weight organic acids; Recovery

番茄 (*Lycopersicon esculentum* Mill.) 作为主要的设施蔬菜之一, 其适宜生长的温度为 15~25°C, 空气相对湿度为 50% 左右, 属不耐高温高湿蔬菜^[1], 但在温室生产过程中常遭受高温高湿灾害的影响。在高温胁迫下植株生长缓慢, 光合速率下降^[2], 根系生理功能降低^[3], 出现早衰现象。但当胁迫解除, 植株会出现补偿生长的情况^[4-5], 而在高湿胁迫下植株叶片会出现钙缺和叶面积减少的情况^[6]。因此, 研究高温高湿对番茄植株生长的影响, 确定高温下适合番茄生长以及恢复的最佳空气湿度具有重要意义。

增加空气湿度以缓解高温胁迫是温室管理中常见的措施之一。在高温环境下提高空气湿度可以提高叶片气孔导度、叶片净光合速率和蒸腾速率^[7], 促进植株生长^[8], 提高番茄的坐果率以及果实品质^[9], 减轻高温对植株的伤害。植物的生长发育与其根系密切相关, 植物根系对外界环境变化较为敏感, 在遭受高温胁迫后根系活力降低, 碳同化产物的分配比例和方向以及根系形态和分布等特征也发生改变^[10]。根系分泌作为植物和陆地之间有机物交换的重要环节^[11], 是植物适应外界环境变化的一种反应机制^[12-13], 其中低分子量有机酸 (LMWOAs) 占根系分泌总碳的 10% 以上^[14]。根系分泌的 LMWOAs 能活化土壤中的营养元素促进矿物质溶解^[15-16], 增强根系生长^[17], 对重金属的毒害作用也有一定的缓解^[18], 并且短期内难以被微生物分解代谢^[19]。目前

已有研究针对温度对根系分泌物的影响, 发现温度升高可以显著促进植物根系分泌有机物^[20], 但更多的关注点在于这种效应对全球碳循环中陆地碳排放的影响^[21], 较少关注高温下空气湿度对作物根系分泌低分子量有机酸的作用, 尤其是微生物难以分解的土壤有机酸对高温灾害后作物恢复的作用还不清楚。

基于以上情况, 本研究拟量化番茄根系在不同程度的高温灾害下空气湿度对根系活力和分泌 LMWOAs 浓度的影响, 综合分析影响温室番茄根系分泌 LMWOAs 的生理生态因子, 以确定高温下适合番茄生长以及恢复的最佳空气湿度范围, 为温室番茄的温度和湿度控制管理优化提供更科学的依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验于 2018 年 6-9 月进行, 以番茄品种“金粉 5 号”为实验材料, 在南京信息工程大学农业试验站玻璃温室 (Venlo 型) 内进行, 温室南北走向, 长 30.0m, 宽 9.6m, 顶高 5.0m, 肩高 4.5m。实验前使用基质土 (蛭石:田园土:有机肥=1:1:1) 在温室的苗床上分 2 次育苗, 每次选 75 株, 在秧苗处于四叶一心时定植至 PVC 塑料盆 (高 18cm, 底径 24cm) 中, 每盆 1 株, 栽培基质以田园土:基质土为 2:1, 土壤质地为中壤土, 盆底部放置塑料托盘防止重力水下渗。

1.2 试验方案

根据南京地区温室内常见的温湿度和持续时

间, 试验设计空气温度、空气湿度、处理天数三个因素, 试验设计见表 1。其中日最高气温(°C)/最低气温(°C)设置为 32°C/22°C 和 38°C/28°C 两个水平, 按照韦婷婷等^[22]方法设置气候箱内逐时气温, 空气相对湿度设置 50%、70%和 90%共 3 个水平(误差范围为 5 个百分点), 持续处理时间为 3d、6d、9d 和 12d, 以温度设置 25°C/15°C, 空气相对湿度 50%为对照。

处理前调节校准人工气候箱 (TPG1260, Australia) 的温湿度, 光周期设置为 12h (7: 00–19: 00), 光合有效辐射 PAR 为 1000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 花盆用地膜覆盖防止土面蒸发。于 2018 年 6 月 3 日 9: 00 开始分 4 次(每次间隔 12d) 将处于花芽分化期且长势相近的植株放入人工气候箱进行高温高湿处理, 每个处理 3 次重复, 共 45 株, 其中人工气候箱湿度由程序自动控制。处理期间, 每日 17: 00 向盆中补充适量水分, 保证土壤湿润。处理结束后立即测定相关指标, 测定完成后将植株放入玻璃温室内恢复 28d, 恢复期内玻璃温室的平均气温为 24.1°C, 平均湿度为 54.1%, 恢复期间每日 8: 00 浇水, 确保土壤湿润。

1.3 恢复期相关指标观测

(1) 观测时间

每个处理结束后, 从人工气候箱取出番茄植株, 立即进行各项指标的观测, 记为恢复期 0d。然后将样本放置于对照的环境下进行恢复, 分别在恢复期的第 7、14、21 和 28 天进行各项指标的测定, 记为

恢复期 7d、14d、21d 和 28d。

(2) 叶片净光合速率

使用便携式光合测定仪 (LI-COR, USA) 在 9: 00–11: 00 测定番茄植株叶片的净光合速率 (P_n , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。每株选取自上而下第 4–6 个生长健壮成熟的叶片, 每个处理选 3 株, 取平均值。测量期间, 叶室的温度设定为 25°C, CO_2 的浓度保持在 390 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, 光合有效辐射设置为 PAR 为 1000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

(3) 根系土壤低分子量有机酸、根系活力和植株各器官干重的测定

各处理在恢复期第 0、7、14、21 和 28 天分别取 6 盆番茄植株, 采用破坏性取样方法, 其中 3 株用于根系活力测定, 3 株用于植株干重和根冠比的测定, 花盆中的土壤用于根系土壤中低分子量有机酸的测定, 最终结果取平均值。

根系土壤低分子量有机酸 (LMWOAs): 在取样前的 2d 少浇或者不浇水, 避免土壤过湿取样困难, 首先, 用剪刀从一侧把塑料花盆剪开, 取出盆中完整土样, 利用抖根法将番茄根际微域范围内的土壤取出, 视为根际土^[23], 用于测定根系分泌物中的低分子量有机酸。根际土壤中低分子量有机酸利用 0.1M NaOH 溶液, 饱和 NaCl 溶液浸提, 用乙酸乙酯萃取, 旋转蒸发后利用高效液相色谱法 (LC-600, 南京) 测定土壤中低分子量有机酸的浓度^[24], 测定的有机酸种类包括草酸、甲酸、苹果酸、丙酸和琥珀酸等。

表 1 试验方案设计

Table 1 Experimental design

处理 Treatment	A	B	C	组合 Combination
CK	25°C	50%±5pp	-	
D1	1 (32°C)	1 (50%±5pp)	1 (3d)	A ₁ B ₁ C ₁
D2	1 (32°C)	1 (50%±5pp)	2 (6d)	A ₁ B ₁ C ₂
D3	1 (32°C)	2 (70%±5pp)	3 (9d)	A ₁ B ₂ C ₃
D4	1 (32°C)	3 (90%±5pp)	4 (12d)	A ₁ B ₃ C ₄
D5	2 (38°C)	2 (70%±5pp)	1 (3d)	A ₂ B ₂ C ₁
D6	2 (38°C)	3 (90%±5pp)	2 (6d)	A ₂ B ₃ C ₂
D7	2 (38°C)	1 (50%±5pp)	3 (9d)	A ₂ B ₁ C ₃
D8	2 (38°C)	1 (50%±5pp)	4 (12d)	A ₂ B ₁ C ₄

注: A 表示日最高气温, 设 2 个水平 (32°C 和 38°C); B 表示空气相对湿度, 设 3 个水平 (50%、70%和 90%, 误差范围为 5 个百分点); C 表示处理持续天数, 设 4 个水平 (3d、6d、9d 和 12d)。下同。

Note: A represents the daily maximum temperature which is set two levels (32°C and 38°C). B represents the air relative humidity which is set 50%, 70% and 90% (±5 percent point), respectively. C represents treatment days, which is set 3d, 6d, 9d and 12d, respectively. The same as below.

根系活力 (R_v): 根系活力采用 TTC 法测量^[25], 取 0.5g 根尖, 用去离子水洗净后放入 10mL 0.4%TTC 和 1/15M pH 为 7.0 磷酸缓冲液的等量混合液中, 37℃ 下暗处保温 1h 后加入 2mL1M H_2SO_4 停止反应, 将根取出, 分次加入 10mL 乙酸乙酯研磨, 用分光光度计 (UV-1800, 日本) 在 485nm 下比色。

植株干重和根冠比: 将待测植株从茎基部截断, 105℃ 杀青 10min 后 80℃ 烘干至恒重, 用精度为 0.001g 电子天平分别测量地上部 (W_{aerial}) 和地下部干重 (W_{root}), 并计算总干重 ($W_{total} = W_{root} + W_{aerial}$) 及根冠比 $R/S = W_{root}/W_{aerial}$ 。

2 结果与分析

2.1 高温下空气湿度对番茄叶片净光合速率的调节作用

由图 1 可见, 不同高温环境下 (32℃ 和 38℃), 改变空气湿度会对番茄叶片净光合速率 (P_n) 造成一定影响。图中显示, 与 CK 相比, 处理结束当日即 0d 时, 所有高温处理组的 P_n 均显著下降, 其中, 32℃ 高温组各处理叶片 P_n 下降了 1.1%~24.4%, 38℃ 高温组各处理下降了 24.4%~46.2%。与 CK 湿度相同 (50%) 的高温处理组中, 叶片 P_n 均明显降低, 且处理时间越长, 下降幅度越大, 说明高温对叶片光合

有很大影响。在同样的高温条件下, 若提高空气相对湿度到 70% (D3 和 D5), P_n 减少幅度明显减小, 但继续提高到 90% (D4 和 D6) 后效果不明显。双因素方差分析 (表 2) 也表明, 高温、高湿及其交互作用对 P_n 均有极显著影响 ($P < 0.01$) 或显著影响 ($P < 0.05$)。

在恢复期间 (0~28d), 各处理 P_n 均呈现先上升后下降的变化趋势。经过 32℃ 下的不同湿度处理后, 各处理在 0~14d 恢复期内 P_n 均快速上升, 在第 14 天时, D1、D2 和 D3 处理分别比 CK 高 33.9%、17.4% 和 27.42%, 而 D4 处理比 CK 低 23.1%。在 14~28d 恢复期内, 各处理组 P_n 均有所下降, D4 处理在整个恢复期一直显著低于其它处理。38℃ 下经过不同湿度处理后, 各处理组 P_n 在 0~14d 恢复期内均有所恢复, 但上升速率较慢, 在第 14 天时, D5、D6、D7 和 D8 处理仍显著低于 CK, 在 14~28d 恢复期内, 各处理 P_n 均快速下降。整个恢复期间, D5 处理显著高于其它处理。可见, 高温 (32℃ 和 38℃) 导致植株的 P_n 下降, 且 32℃ 处理下 P_n 值显著高于 38℃, 提高 RH 至 70% 可显著提高植株的 P_n , 较高 (90%) 或者较低 (50%) 的 RH 都不利于 P_n 。

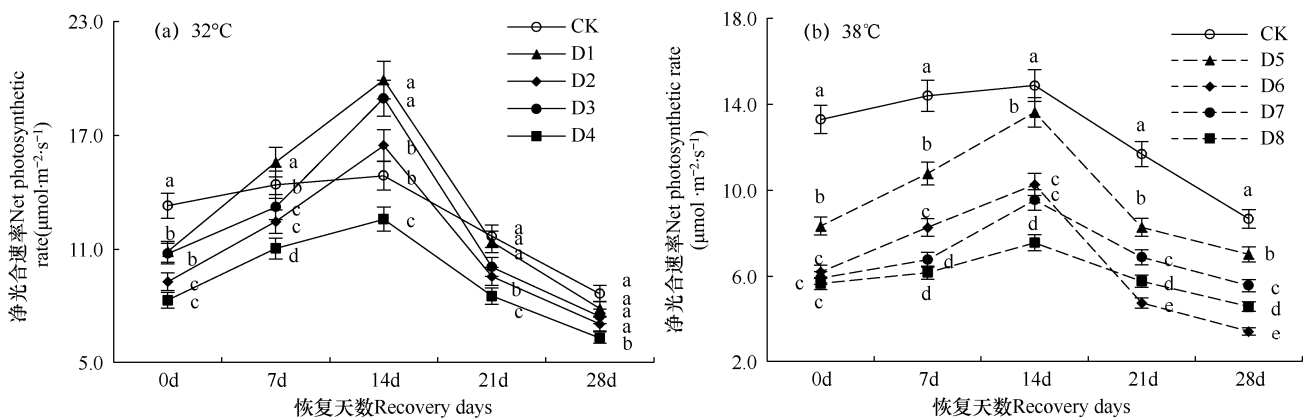


图 1 高温条件下不同空气相对湿度处理后结束当日 (0d) 及其恢复期番茄植株叶片净光合速率的变化过程

Fig. 1 Variation course of the net photosynthetic rate in tomato leaves at the end of each RH treatment under high temperature condition (0d) and its recovery period

注: 图中数据均为平均值±标准误; 小写字母表示经过相同恢复时间后处理间在 0.05 水平上的差异显著性。下同。

Note: The data in the figure are the average ± standard error. Lowercase indicates the difference significance among treatments after the same recovery days at 0.05 levels. The same as below.

表 2 各项指标的双因素方差分析

Table 2 Two-way ANOVA (n=24) result of each index

指标 Indicators	因素 Factors	平方和 SS	均方 MS	F 值 F value	显著性 Significance
净光合速率 Net photosynthetic rate (P_n)	T	46.834	46.834	125.467	**
	RH	17.072	8.536	22.867	**
	T×RH	6.228	3.114	8.342	*
根系干重 Dry weight of root (W_{root})	T	0.047	0.047	121.764	**
	RH	0.054	0.027	70.288	**
	T×RH	0.014	0.007	18.322	*
总干重 Total dry weight (W_{total})	T	0.153	0.153	5.735	*
	RH	0.848	0.424	15.869	**
	T×RH	0.138	0.069	2.590	ns
根冠比 Root-shoot ratio (R/S)	T	0.012	0.012	48.628	**
	RH	0.011	0.005	22.167	**
	T×RH	0.012	0.006	24.359	**
根系活力 Root activity (R_v)	T	74.432	74.432	13.919	*
	RH	33.011	16.505	3.087	ns
	T×RH	58.719	29.359	5.490	ns
LMWOAs 浓度 Concentration of LMWOAs	T	8900.32	8900.32	139.717	**
	RH	3822.71	1911.53	30.004	**
	T×RH	1806.54	903.27	14.180	**

注: *表示 0.05 水平上显著相关, **表示 0.01 水平上显著相关, ns 表示无显著性。下同。

Note: LMWOAs is low molecular weight organic acids in rooting zone soil. * is $P < 0.05$, ** is $P < 0.01$, and ns indicates no significant correlation. The same as below.

2.2 高温下空气湿度对番茄根系活力的调节作用

由图 2 可见, 不同高温环境下 (32°C 和 38°C), 改变空气湿度会对番茄植株根系活力 (R_v) 造成一定影响。图中显示, 与 CK 相比, 处理结束当日即 0d 时, 所有高温处理组的 R_v 均有显著下降。 32°C 下不同湿度处理 R_v 较 CK 下降了 $52.98\% \sim 61.97\%$, 其中 D1、D2 和 D3 处理组的 R_v 高于 D4。 38°C 下不同

湿度处理 R_v 较 CK 下降了 $59.43\% \sim 78.25\%$, 其中 D5 处理组的 R_v 高于 D6、D7 和 D8。双因素方差分析 (表 2) 表明, 高温对 R_v 具有显著影响 ($P < 0.05$), 但高湿以及高温高湿交互对 R_v 的影响不显著。

在恢复期间 (0~28d), 各处理组 R_v 有所回升但在整个恢复期内均显著低于 CK 组。 32°C 高温下不同湿度处理后, 在 0~21d 恢复期内各处理组 R_v 逐渐

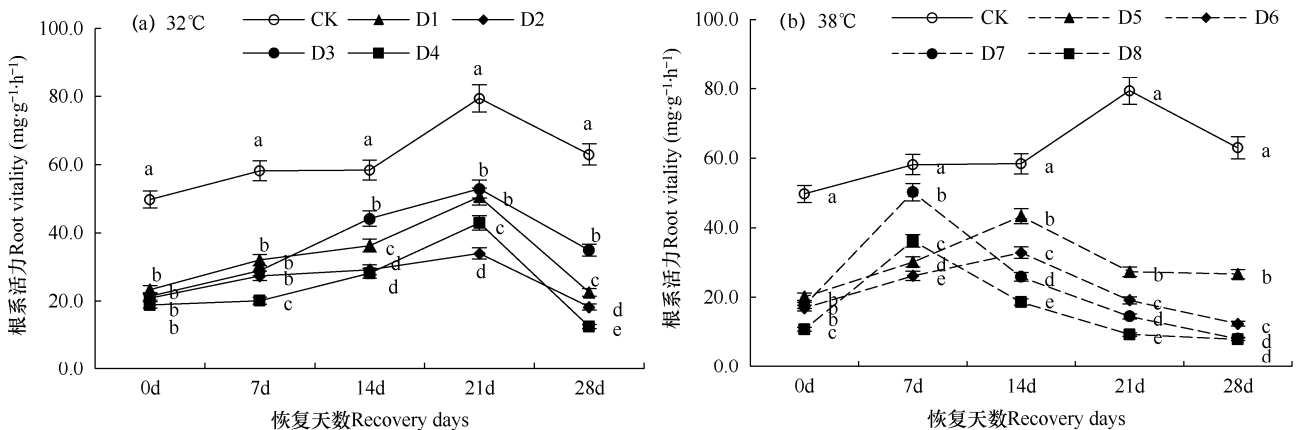


图 2 各处理结束当日 (0d) 及其恢复期植株根系活力的变化过程

Fig. 2 Variation course of the root activity at the end of each treatment(0d) and its recovery period

上升, 其中 D1 和 D3 处理组上升较快, D4 处理组在恢复期内均显著低于其它处理。38℃ 高温下不同湿度处理后, D5 处理 R_v 值在 0~14d 恢复期内逐渐上升, 在 14d 后显著高于其它处理; D8 处理在 0~14d 恢复期内略有回升, 但始终显著低于 D5 处理。可见, 高温 (32℃ 和 38℃) 导致植株的 R_v 下降, 且 32℃ 处理下 R_v 值显著高于 38℃, 提高 RH 至 70% 可缓解高温对 R_v 的抑制作用。

2.3 高温下空气湿度对番茄干物质积累和分配的调节作用

不同高温环境下 (32℃ 和 38℃), 改变空气湿度对番茄苗干物质积累及分配也造成了一定影响, 图 3 为高温下不同空气湿度处理下番茄植株干物质的累积情况, 图 4 为同时期干物质的分配情况即根冠比 (R/S) 的变化。

由图 3 和图 4 可知, 在处理结束当日即 0d 时, 32℃ 高温下各处理组植株干物质总量 (W_{total}) 无显著差异, 但各处理的 R/S 较 CK 增加了 13.88%~60.70%, 其中 D3 处理组根系干重 (W_{root}) 增量最多, D4 处理组 R/S 增加最少。在处理结束当日即 0d 时, 38℃ 高温下各处理组植株干物质总量 (W_{total}) 无显著差异, 但各处理的 R/S 依旧比 CK 高 3.30%~12.8%, 但明显低于 32℃ 处理, 其中 D5 处理组最高。双因素方差分析 (表 2) 表明, 高温和高湿对 W_{total} 的影响表现为显著 ($P<0.05$) 和极显著 ($P<0.01$), 高温高湿交互对 W_{total} 影响较少; 高温和高湿对 W_{root} 均有极显著影响 ($P<0.01$), 高温高湿交互对 W_{root} 影响显著 ($P<0.05$); 高温、高湿、高温高湿交互对 R/S 影响均极显著 ($P<0.01$)。

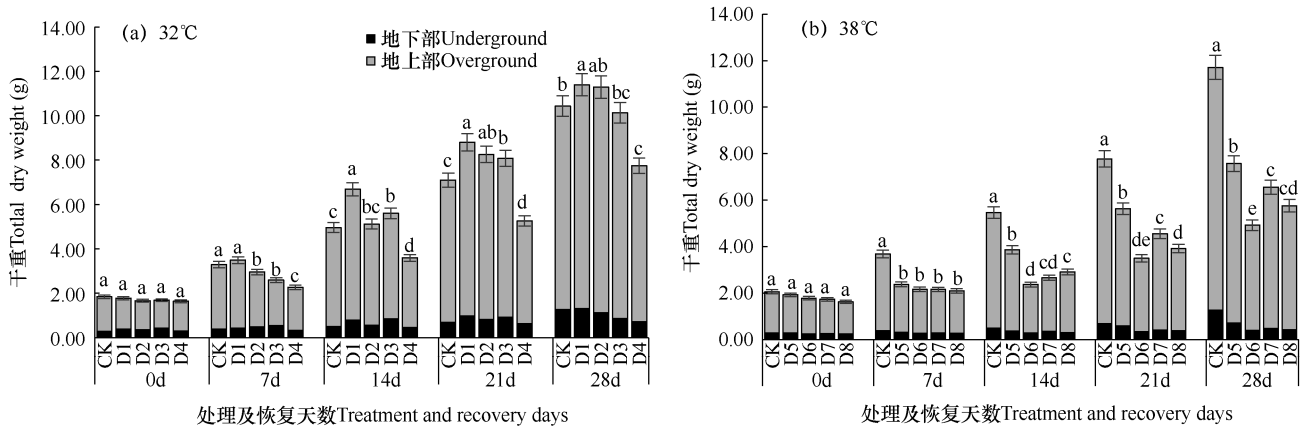


图 3 各处理结束当日 (0d) 及其恢复期植株总干重和根系干重的变化过程

Fig. 3 Variation course of the total dry weight and root dry weight of tomato plants at the end of each treatment (0d) and its recovery period

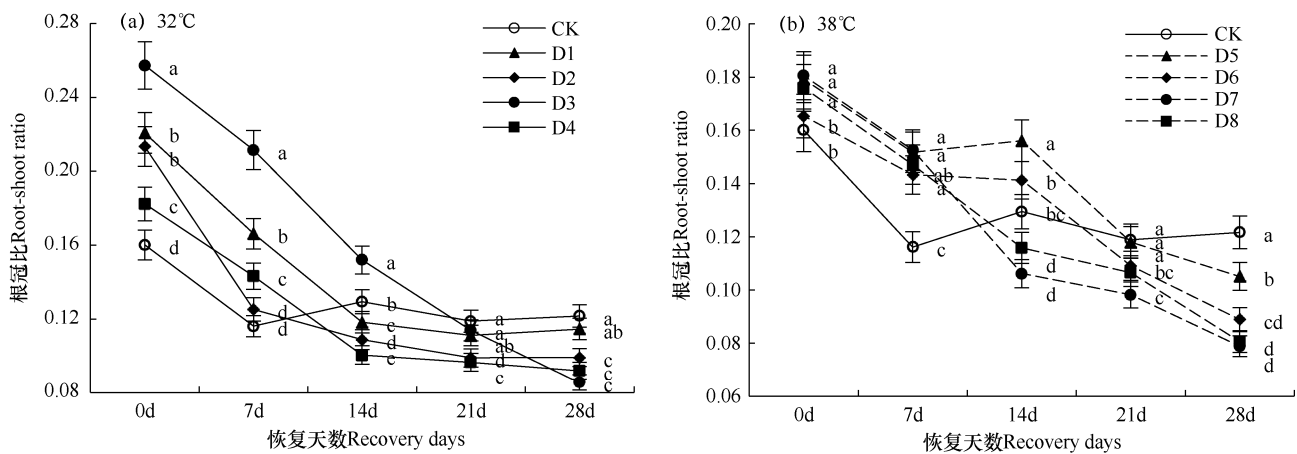


图 4 各处理结束当日 (0d) 及其恢复期番茄植株根冠比的变化过程

Fig. 4 Variation course of the ratio of root to shoot of tomato plants at the end of each treatment (0d) and its recovery period

在恢复期间 (0~28d), 各处理出现不同程度的生长情况。经过 32℃ 下的不同湿度处理后, 各处理 W_{total} 在恢复期间快速上升, 与之相反的是 R/S 的快速下降, D1、D2 和 D3 处理组在恢复后期 (14~28d) W_{total} 显著高于 CK。D3 处理组的 R/S 在恢复前期 (0~14d) 显著高于其它处理, 并且呈现持续下降趋势, 于 28d 时显著低于 CK, D4 处理 W_{total} 一直显著低于 CK 及其它处理。经过 38℃ 下的不同湿度处理后, 各处理 W_{total} 在恢复期间有所上升, 但长势明显弱于 CK 和 32℃ 下的各处理; D5 处理组在 14~28d 内 W_{total} 显著高于其它处理, 仍显著低于 CK; D6 处理组的 W_{total} 在 7d 后增长速度缓慢。各处理 R/S 在恢复期间缓慢下降, 但始终显著低于 CK。可见, 高温 (32℃ 和 38℃) 植株的 W_{total} 下降, 但 R/S 显著提高, 且 32℃ 处理下 W_{total} 和 R/S 值显著高于 38℃, 提高 RH 至 70% 可提高植株的 W_{total} 和 R/S。

2.4 高温下空气湿度对番茄根系分泌物的调节作用

不同高温环境下 (32℃ 和 38℃), 改变空气湿度影响番茄苗根系低分子量有机酸 (LMWOAs) 的分泌。表 3 为高温处理结束当日即 0d 时各处理番茄苗根系 LMWOAs 的含量。由表可见, 草酸是番茄根系分泌的主要有机酸, 也是含量变化最大的一种有机酸, 高温下根系分泌草酸含量较 CK 显著提高, 32℃ 下草酸的分泌量增加了 8.43~16.37 倍, 其中 D1 和 D3 处理显著高于同温的其它处理; 38℃ 下草酸的分泌量增加了 0.96~4.00 倍, 显著低于 32℃ 处理中, 并且 D5 和 D7 处理显著高于其它同温处理。根系分泌的有机酸中琥珀酸的含量仅次于草酸, 38℃ 下各湿度处理中琥珀酸含量普遍较高, 其中 D6 处理显著低于其它处理。酒石酸仅在 CK、D1、D3 和 D5 处理下检测出。甲酸和丙二酸在 CK 和 D1 中含量显著高于其它处理, 并且随着高温持续时间的延长而降

表 3 各处理番茄苗根系低分子量有机酸含量的比较

Table 3 Comparison of low molecular weight organic acids content in rooting zone soil among treatments

处理 Treatment	低分子量有机酸 Low molecular weight organic acids ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{plant}^{-1}$)				
	草酸 Oxalic acid	酒石酸 Tartaric acid	甲酸 Formic acid	苹果酸 Malic acid	丙二酸 Malonic acid
CK	4.48±0.13i	2.65±0.08a	3.62±0.10a	3.41±0.10d	3.75±0.11a
D1	42.20±1.22d	1.05±0.02b	3.47±0.09a	6.05±0.17b	3.74±0.10a
D2	77.79±2.24a	n.d.	2.04±0.06c	6.74±0.19a	3.02±0.086b
D3	70.29±2.02b	1.08±0.03b	1.57±0.05d	1.63±0.046f	1.57±0.046d
D4	57.66±1.66c	n.d.	1.57±0.05d	0.56±0.017g	1.32±0.038e
D5	22.37±0.64e	1.14±0.04b	2.84±0.08b	4.30±0.12c	3.13±0.090b
D6	8.79±0.25h	n.d.	1.16±0.03e	1.43±0.043f	1.26±0.038e
D7	18.60±0.54f	n.d.	0.89±0.04f	2.20±0.063e	3.02±0.089b
D8	14.10±0.41g	n.d.	0.20±0.005g	1.41±0.040f	2.61±0.075c
	乳酸 Lactic acid	乙酸 Acetic acid	琥珀酸 Succinic acid	丙酸 Propionic acid	总量 Total
CK	0.69±0.020c	3.32±0.095ef	10.25±0.29f	2.20±0.063f	35.45±1.02e
D1	0.47±0.014d	4.98±0.14d	13.33±0.38e	1.94±0.057f	96.95±3.82b
D2	0.67±0.017c	3.02±0.086fg	22.93±0.66d	5.56±0.16b	144.99±3.15a
D3	0.16±0.010e	2.71±0.078g	12.21±0.35ef	4.77±0.14d	98.03±2.83b
D4	0.15±0.009e	2.83±0.084g	11.12±0.32ef	5.22±0.15bc	89.14±2.57c
D5	1.39±0.040b	6.56±0.19a	36.88±1.06a	3.64±0.10e	84.91±2.45c
D6	1.50±0.043b	6.15±0.18b	11.64±0.34f	4.95±0.14cd	37.17±1.07e
D7	1.45±0.045b	5.51±0.10c	29.46±0.85c	4.79±0.13d	66.18±1.93d
D8	3.22±0.17a	3.52±0.28e	32.84±0.94b	6.74±0.19a	65.08±1.85d

注: 表中数据均为平均值±标准误, 同列不同字母代表处理间差异显著 (P<0.05), n.d.表示未检测出。

Note: The data in the table are the average ± standard error. Different letters in the same column represent significant differences among treatments (P < 0.05). n.d. is not tested.

低。对 LMWOAs 总量而言，32℃ 下处理 LMWOAs 总量较 CK 增加了 2.51~4.09 倍，并且随着处理时间的延长其增量减少；38℃ 下处理 LMWOAs 总量较 CK 依旧有所增加，但增幅在 4.85%~139.51%，低于 32℃ 下处理的增加量。双因素方差分析（表 2）表明，LMWOAs 总量受高温、高湿、高温高湿交互的影响极显著（ $P < 0.01$ ）。相关分析（表 4）表明，T、RH、 P_n 、 W_{root} 、 W_{total} 和 R_v 均与 LMWOAs 呈显著相关关系。

恢复期间（0~28d）总 LMWOAs 的变化情况如图 5 所示。由图可见，CK 处理 LMWOAs 总量保持

稳定，在后期略有上升。32℃ 下不同处理在恢复期间 LMWOAs 总量均呈持续下降趋势，在 21d 时基本降至 CK 水平，28d 时略低于 CK。38℃ 下各湿度处理中，D5 和 D6 处理下 LMWOAs 含量呈逐渐降低趋势，且 D5 处理的 LMWOAs 含量显著高于 D7；D6 和 D8 处理 LMWOAs 总量表现为先升高后降低的趋势，且 D6 处理显著低于 D8 处理。可见，高温（32℃ 和 38℃）植株的 LMWOAs 总量显著提高，且 32℃ 处理下 LMWOAs 总量值显著高于 38℃，提高 RH 至 70% 不仅可以提高 LMWOAs 的总量。

表 4 不同指标间的相关性分析 (n=24)

Table 4 Pearson correlation coefficients between different items(n=24)

	LMWOAs	T	RH	D	P_n	W_{root}	R/S	R_v
LMWOAs	1.000	-0.744**	-0.386*	-0.180	0.695**	0.650**	0.797**	0.586**
T		1.000	0.000	0.000	-0.826**	-0.666**	-0.655**	-0.647**
RH			1.000	0.135	-0.066	-0.362*	-0.458*	0.022
D				1.000	-0.409*	-0.362*	-0.421*	-0.611**
P_n					1.000	0.892**	0.724**	0.860**
W_{root}						1.000	0.828**	0.727**
R/S							1.000	0.664**
R_v								1.000

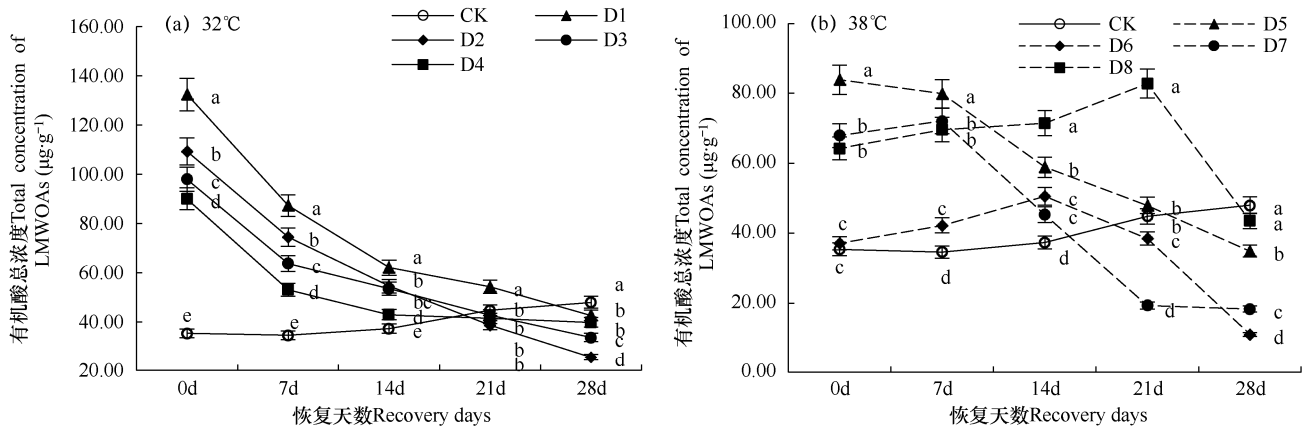


图 5 各处理结束当日（0d）及其恢复期番茄 LMWOAs 的变化过程

Fig. 5 Variation course of the LMWOAs of tomato plants at the end of each treatment (0d) and its recovery period

3 结论与讨论

3.1 结论

(1) 高温导致番茄叶片净光合速率下降，根系活力降低，有机物合成减少并且向根系转移，根系分泌有机酸浓度提高，但随着胁迫温度的升高其增量减少。

(2) 草酸是花期番茄分泌的主要有机酸，其次

为琥珀酸，在高温胁迫下草酸浓度的变化最为明显。

(3) 温度（T）、相对湿度（RH）、净光合速率（ P_n ）、根系干重（ W_{root} ）、总干重（ W_{total} ）和根系活力（ R_v ）均与根系分泌的低分子量有机酸(LMWOAs)呈显著相关关系，其中 P_n 是决定 LMWOAs 含量的决策变量。

(4) 高温下提高空气湿度至 70% 左右，虽然对

根系活力不产生显著影响,但可以显著提高叶片 P_n 、 W_{root} 和 R/S ,一定程度上缓解长时间的高温灾害,同时通过促进根系分泌草酸、苹果酸、乙酸和琥珀酸等,对番茄灾后恢复产生积极影响。

3.2 讨论

(1) 高温下不同空气湿度对番茄苗各项指标及后期恢复的影响

在番茄生长过程中, P_n 是与生长速率关系最密切的生理指标^[5],高温对植物的光合系统有直接的危害^[26]。本研究中,38℃高温处理后,番茄植株的 P_n 显著低于 CK,而在高温高湿复合下 P_n 值有所上升,这是因为提高空气湿度可以促进气孔开放^[27],缓解了高温条件下气孔限制因素对光合作用的抑制效果^[7,9]。

R_v 是衡量根系吸收水分和营养物质的重要指标,它的变化直接影响植株生长和抗逆性^[25]。本研究中,高温显著降低了番茄的 R_v ,随着高温处理持续时间的延长, R_v 下降幅度加大。有研究表明,番茄根域高温会导致其根系生理功能下降,不利于养分和水分的吸收^[28],这与本研究结果相似,说明长时间的高温灾害会导致番茄根域土壤温度的升高,从而降低 R_v 。本研究中,空气湿度和高温高湿交互对番茄 R_v 的影响均不显著,这可能是由于实验为了更好地控制空气湿度,对土壤进行了覆膜处理,空气湿度的增加无法对根域土壤造成较大影响。在 0~28d 的恢复期间,CK 组和各处理组根系活力均呈现先升高后降低的趋势,这与李煜姗等^[25]的研究结果相似,即在坐果期前后根系活力最高。32℃下各处理的 R_v 均在恢复 21d 左右出现最高值,且 D1 和 D3 处理组显著高于其它处理,说明 32℃处理没有显著加速植株的生育进程,并且 70%左右的湿度有利于植株恢复;D7 和 D8 处理在 7d 左右达到最大值,证明长时间的高温处理加快了植物的生育进程,这与王琳等的研究结果是一致的^[8],而 D5 处理未出现这一现象,是由于 70%的湿度缓解了高温对根系的影响。

R/S 代表地下和地上生物量的分配情况,是衡量植物是否健康的重要指标。发达的根系有助于从土壤中吸收养分和水分,对作物的生长起着至关重要的作用。本研究中,在 32℃处理下,番茄的 R/S 有显著提高,可能是由于作物通过改变其根系的形态特征来应对高温,导致作物的有机碳向地下部转

移^[29],而 38℃处理下 R/S 的增幅明显低于 32℃处理,这可能是由于 38℃高温对 P_n 有一定的限制,导致干物质累积量显著减少^[8],可向根系分配的有机碳量减少,同时根系温度的升高也刺激了根呼吸^[30],导致有机物的消耗,这也解释了同温处理中 70%湿度处理的根冠比增幅最大的现象。在 0~28d 恢复期间,32℃处理 R/S 快速下降,意味着地上部干物质累积量增加,番茄快速生长,出现超补偿生长现象^[5]。而 38℃下,作物光合系统都受到抑制,不利于有机物的合成,故在恢复期间所有同温处理的总干重一直低于 CK,并且随着恢复时间的延长这种差距愈发显著,其中 D6 和 D8 处理在恢复后期生长明显受到抑制,说明短时间高温高湿处理(D6)对作物伤害可能并不亚于长时间的高温(D8)处理。

(2) 高温下不同空气湿度对番茄根系分泌有机酸的影响

LMWOAs 作为根系分泌物中较为活跃的一部分,可以活化土壤中的养分如 N、P、K 等元素^[12]。在逆境下,植物会通过调节根系分泌来适应环境甚至调节环境,而不同种类的植物分泌 LMWOAs 的种类与其物种遗传特性有关^[13]。研究显示,水稻根系主要分泌酒石酸,小麦根系主要分泌草酸和乙酸^[31],本研究中番茄根系主要分泌草酸,这与之前的研究结论一致^[27]。LMWOAs 主要通过碳水化合物代谢的三羧酸循环在线粒体中形成,并且参加光合作用产生碳水化合物^[32],故根系 LMWOAs 的累积量易受植物呼吸作用和光合作用影响。本研究中,高温明显促进了 LMWOAs 的生成,但随着胁迫温度的升高和持续时间的延长 LMWOAs 增加的幅度下降。这可能是由于一方面气温的上升会导致根域土壤温度上升,有机碳向地下部转移,根系干物质增加,根系形态也发生改变,单株植物分泌的 LMWOAs 增加,同时土壤温度的升高也刺激根系呼吸作用,但光合作用受到抑制^[32],导致三羧酸循环和乙醛酸循环受阻^[33],故其中间产物增加;另一方面原因可能是植物光合产物被转移到根部,其中 70%通过根分泌物进入土壤^[34],持续上升的气温对植物光合作用的限制更加明显^[26],其合成的有机物减少,LMWOAs 的分泌也相应减少。本研究表明,温度和空气湿度与 LMWOAs 呈负相关关系, P_n 、 W_{root} 、 W_{total} 和 R_v 与 LMWOAs 呈显著正相关关系,说明在 32~38℃下升高温度和湿度均不利于 LMWOAs 的分泌,但高温下

提高空气湿度至 70% 左右可以提高 P_n 和 W_{root} , 而这一正效应可能会抵消一部分 RH 升高而带来的负效应, 故在 32℃ 中 D1 (空气湿度 50%) 与 D3 (空气湿度 70%) 无显著差异, 38℃ 下 D5 (空气湿度 70%) 处理显著高于其它处理。高温下 RH 继续升高至 90% 对 P_n 、 W_{root} 、 W_{total} 产生负效应, 进一步降低了 LMWOAs 的分泌。

本研究中高温处理结束后根系 LMWOAs 呈下降趋势, 可能是由于土壤微生物的分解所造成^[35], 但 Gunina 等研究表明, 在 10d 内仅有 0.1%~0.2% 的羧酸被掺入可提取的物质中^[19], 而本研究采样间隔为 7d, 故暂不考虑这一因素。本研究表明, 32℃ 高温处理后 LMWOAs 浓度上升, 其中草酸浓度增加是 LMWOAs 浓度上升的主要原因, 研究表明除了对根际矿质养分的活化作用, 草酸本身也可以促进植物和微生物的生长^[36], 故 32℃ 下 LMWOAs 浓度高的处理在恢复期中可以出现超补偿的现象。之前的研究证实作物根系中未解离的有机酸可以增强根系的渗透性并且减弱根系的呼吸作用^[37], 这一方面促进了植物对养分的吸收, 减少了呼吸作用对有机物的消耗; 另一方面减弱的呼吸作用也减少了 LMWOAs 的分泌, 促进 LMWOAs 降低回到正常水平。本研究中, 高温处理下丙酸的浓度显著上升, 而丙酸可以抑制作物根系的生长, 不利于养分的吸收^[25], 这可能是导致恢复期根冠比下降的原因之一。

本研究虽然表明在高温下提高空气相对湿度对 P_n 、 W_{root} 、R/S 和 LMWOAs 均有显著影响, 确定了高温下适合番茄生长的最佳湿度范围在 70% 左右。但是实验是基于人工控制环境, 与作物的实际生长和生产环境有较大差异, 需要进一步多组高温处理, 来确定高温下更加精确的湿度条件, 以最大限度地促进温室番茄的生长。

参考文献 References

[1] Holder R, Cockshull K E. Effects of humidity on the growth and yield of glasshouse tomatoes[J]. Journal of Pomology and Horticultural Science, 1990, 65(1): 31-39.

[2] 王琳, 杨再强, 王明田, 等. 空气相对湿度对高温下番茄幼苗营养物质含量及干物质分配的影响[J]. 中国农业气象, 2018, 39(5): 304-313.

Wang L, Yang Z Q, Wang M T, et al. Effect of air humidity on nutrient content and dry matter distribution of tomato

seedlings under high temperature[J]. Chinese Journal of Agrometeorology, 2018, 39(5): 304-313. (in Chinese)

[3] Falah M A F, Wajima T, Yasutake D, et al. Responses of root uptake to high temperature of tomato plants (*Lycopersicon esculentum* Mill.) in soil-less culture[J]. Journal of Agricultural Technology, 2010, 6(3): 543-558.

[4] 袁昌洪, 杨再强, 赵和丽. 番茄高温高湿胁迫后的补偿生长[J]. 生态学杂志, 2020, 39(2): 487-496.

Yuan C H, Yang Z Q, Zhao H L. Compensatory growth of tomato after high temperature and high humidity stress[J]. Chinese Journal of Ecology, 2020, 39(2): 487-496. (in Chinese)

[5] 韩玮, 孙晨曦, 赵和丽, 等. 高温胁迫后小白菜的补偿生长能力及防御机制[J]. 中国农业气象, 2018, 39(2): 119-128.

Han W, Sun C X, Zhao H L, et al. Compensatory ability and defense mechanism of Chinese cabbage under high temperature stress[J]. Chinese Journal of Agrometeorology, 2018, 39(2): 119-128. (in Chinese)

[6] 张中典, 张大龙, 李建明, 等. 黄瓜气孔导度、水力导度的环境影响及其调控蒸腾效应[J]. 农业机械学报, 2016, 47(6): 139-147.

Zhang Z D, Zhang D L, Li J M, et al. Environmental response of stomatal and hydraulic conductances and their effects on regulating transpiration of cucumber[J]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2016, 47(6): 139-147. (in Chinese)

[7] 杨世琼, 杨再强, 王琳, 等. 高温高湿交互对设施番茄叶片光合特性的影响[J]. 生态学杂志, 2018, 37(1): 57-63.

Yang S Q, Yang Z Q, Wang L, et al. Effects of high temperature and high humidity interaction on photosynthetic characteristics of greenhouse tomato leaves[J]. Journal of Ecology, 2018, 37(1): 57-63. (in Chinese)

[8] 王琳, 杨再强, 杨世琼, 等. 高温与不同空气湿度交互对设施番茄苗生长及衰老特性的影响[J]. 中国农业气象, 2017, 38(12): 761-770.

Wang L, Yang Z Q, Yang S Q, et al. Effects of high temperature and different air humidity on growth and senescence characteristics of greenhouse tomato seedlings[J]. Chinese Journal of Agrometeorology, 2017, 38(12): 761-770. (in Chinese)

[9] 薛义霞, 李亚灵, 温祥珍. 空气湿度对高温下番茄光合作用及坐果率的影响[J]. 园艺学报, 2010, 37(3): 397-404.

Xue Y X, Li Y L, Wen X Z. Effects of air humidity on the photosynthesis and fruit-set of tomato under high temperature

- [J].Acta Horticulturae Sinica,2010,37(3):397-404. (in Chinese)
- [10]王德福,段洪浪,黄国敏,等.高温和干旱胁迫对西红柿幼苗生长、养分含量及元素利用效率的影响[J].生态学报,2019,39(9):3199-3209.
- Wang D F,Duan H L,Huang G M,et al.Effects of high temperature and drought stress on growth,nutrient concentration,and nutrient use efficiency of tomato seedlings[J].Acta Ecologica Sinica,2019,39(9):3199-3209. (in Chinese)
- [11]Finzi A C,Abramoff R Z,Spiller K S,et al.Rhizosphere processes are quantitatively important components of terrestrial carbon and nutrient cycles[J].Global Change Biology,2015,21(5):2082-2094.
- [12]Dakora F D,Phillips D A.Root exudates as mediators of mineral acquisition in low-nutrient environments[M]//Food security in nutrient-stressed environments: exploiting plants' genetic capabilities.Springer,Dordrecht,2002:201-213.
- [13]Bais H P,Weir T L,Perry L G,et al.The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms [J].Annual Review of Plant Biology,2006,57(1): 233-266.
- [14]Strobel B W.Influence of vegetation on low-molecular-weight carboxylic acids in soil solution:a review[J]. Geoderma,2001,99(3-4):169-198.
- [15]Pandey R,Meena S K,Krishnapriya V,et al.Root carboxylate exudation capacity under phosphorus stress does not improve grain yield in green gram[J].Plant Cell Reports, 2014,33(6):919-928.
- [16]White P J.Improving potassium acquisition and utilisation by crop plants[J].Journal of Plant Nutrition and Soil Science,2013,176(3):305-316.
- [17]Vítková M,Komárek M,Tejnecký V,et al.Interactions of nano-oxides with low-molecular-weight organic acids in a contaminated soil[J].Journal of Hazardous Materials,2015, 293:7-14.
- [18]Huang Q,Zhao Z,Chen W.Effects of several low-molecular weight organic acids and phosphate on the adsorption of acid phosphatase by soil colloids and minerals[J]. Chemosphere,2003,52(3):571-579.
- [19]Gunina A,Dippold M A,Glaser B,et al.Fate of low molecular weight organic substances in an arable soil:from microbial uptake to utilisation and stabilization[J].Soil Biology and Biochemistry,2014,77:304-313.
- [20]Yin H,Li Y,Xiao J,et al.Enhanced root exudation stimulates soil nitrogen transformations in a subalpine coniferous forest under experimental warming[J].Global Change Biology, 2013,19(7):2158-2167.
- [21]He Y,Zhan F,Li Y,et al.Effect of enhanced UV-B radiation on methane emission in a paddy field and rice root exudation of low-molecular-weight organic acids[J].Photochemical and Photobiological Sciences,2016,15(6):735-743.
- [22]韦婷婷,杨再强,王琳,等.玻璃温室和塑料大棚内逐时气温模拟模型[J].中国农业气象,2018,39(10):644-655.
- Wei T T,Yang Z Q,Wang L,et al.Simulation model of hourly air temperature inside glass greenhouse and plastic Greenhouse[J].Chinese Journal of Agrometeorology,2018, 39(10):644-655.(in Chinese)
- [23]韦婷婷,杨再强,王明田,等.高温与空气湿度交互对花期番茄植株水分生理的影响[J].中国农业气象,2019,40(5): 317-326.
- Wei T T,Yang Z Q,Wang M T,et al.Effects of high temperature and different air humidity on water physiology of flowering tomato seedlings[J].Chinese Journal of Agrometeorology,2019,40(5):317-326.(in Chinese)
- [24]Yang Z,Li Y,Li P,et al.Effect of difference between day and night temperature on tomato(*Lycopersicon esculentum* Mill.)root activity and low molecular weight organic acid secretion[J].Soil Science and Plant Nutrition,2016,62(5-6): 423-431.
- [25]李煜姗,李平,杨再强,等.低温寡照影响番茄幼苗根系有机酸代谢和养分吸收[J].中国农业气象,2019,40(8):512-522.
- Li Y S,Li P,Yang Z Q,et al.Low temperature and low irradiation affected the metabolism of low molecular weight organic acids and nutrients uptake in tomato seedling root[J].Chinese Journal of Agrometeorology,2019,40(8): 512-522.(in Chinese)
- [26]Mathur S,Agrawal D,Jajoo A.Photosynthesis:response to high temperature stress[J].Journal of Photochemistry and Photobiology B:Biological,2014,137:116-126.
- [27]Xu C,Yang Z,Wang M,et al.Characteristics and quantitative simulation of stomatal conductance of *Panax notoginseng* [J].International Journal of Agriculture and Biology,2019, 22(2):388-394.
- [28]Kawasaki Y,Matsuo S,Kanayama Y,et al.Effect of root-zone heating on root growth and activity,nutrient uptake,and fruit

- yield of tomato at low air temperatures[J].*Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*,2014:MI-001.
- [29]Wu Y,Zhang J,Deng Y,et al.Effects of warming on root diameter,distribution,and longevity in an alpine meadow[J].*Plant Ecology*,2014,215(9):1057-1066.
- [30]栾军伟,刘世荣.土壤呼吸的温度敏感性:全球变暖正负反馈的不确定因素[J].*生态学报*,2012,32(15):4902-4913.
- Luan J W,Liu S R.Temperature sensitivity of soil respiration: uncertainties of global warming positive or negative feedback[J].*Acta Ecologica Sinica*,2012,32(15):4902-4913. (in Chinese)
- [31]Agnieszka K,Szymon P,Natalia S,et al.A study of low-molecular-weight organic acid urinary profiles in prostate cancer by a new liquid chromatography-tandem mass spectrometry method[J].*Journal of Pharmaceutical and Biomedical Analysis*,2018,15(10):229-236.
- [32]Galant A L,Kaufman R C,Wilson J D.Glucose:detection and analysis[J].*Food Chemistry*,2015,188:149-160.
- [33]Mangiapia M,Scott K.From CO₂ to cell:energetic expense of creating biomass using the Calvin-Benson-Bassham and reductive citric acid cycles based on genome data[J].*FEMS Microbiology Letters*,2016,363(7):fnw354.
- [34]吴林坤,林向民,林文雄.根系分泌物介导下植物-土壤-微生物互作关系研究进展与展望[J].*植物生态学报*,2014,38(3): 298-310.
- Wu L K,Lin X M,Lin W X.Advances and perspective in research on plant-soil-microbe interactions mediated by root exudates[J].*Chinese Journal of Plant Ecology*,2014,38(3): 298-310.(in Chinese)
- [35]Landi L,Valori F,Ascher J,et al.Root exudate effects on the bacterial communities,CO₂ evolution,nitrogen transformations and ATP content of rhizosphere and bulk soils[J].*Soil Biology and Biochemistry*,2006,38(3):509-516.
- [36]Pan F,Liang Y,Zhang W,et al.Enhanced nitrogen availability in karst ecosystems by oxalic acid release in the rhizosphere [J].*Frontiers in Plant Science*,2016,7:687.
- [37]Zhang N,Wang D,Liu Y,et al.Effects of different plant root exudates and their organic acid components on chemotaxis, biofilm formation and colonization by beneficial rhizosphere-associated bacterial strains[J].*Plant and Soil*,2014,374(1-2): 689-700.