番茄高温高湿胁迫后的补偿生长

袁昌洪[1,2] 杨再强[1*] 赵和丽[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]江苏省泰州市气象局, 江苏泰州 225300)

摘 要 为了解高温高湿复合胁迫对番茄的影响,以番茄品种"金冠五号"(Jinguan 5)为对象,设计温度、相对湿度和处理天数三因素正交试验,温度设置4个水平(昼温/夜温),即32 ℃/22 ℃、35 ℃/25 ℃、38 ℃/28 ℃、41 ℃/31 ℃,相对湿度设置3个水平,为50%±5%、70%±5%、90%±5%,持续时间设为4个水平,为3、6、9、12 d。以28/18 ℃、50%~55%环境下处理的番茄幼苗为对照组(CK)。分别在高温高湿胁迫后及恢复生长的7、14、21、28 d进行取样,测定生长指标、抗氧化酶活性及叶绿素含量。结果表明:高温胁迫后,35、38、41 ℃处理下番茄干重显著降低,叶面积显著增加,41 ℃番茄干重较CK降低12.89%,高温处理后叶绿素a、叶绿素b、类胡萝卜素含量低于CK,SOD、POD、CAT酶活性均高于CK,且随温度升高,酶活性呈先上升后下降的趋势,38 ℃处理SOD、POD、CAT酶活性最高,分别较CK增加121.14%、35.41%、55.13%;从湿度来看,相同高温条件下,RH70%处理番茄的生长最好,RH70%处理番茄SOD、POD、CAT酶活性、叶绿素含量显著高于RH50%和RH90%湿度处理;适当的高温能够促进番茄的生长,增加抗氧化酶活性,32 ℃以下番茄生长呈超补偿;38 ℃及其以上番茄生长严重受阻;高温条件下,增加湿度能够一定程度上缓解高温对植株的胁迫,但这种作用也是有限的,并不能够完全抵消高温胁迫的伤害。

关键词 高温高湿; 抗氧化酶; 叶绿素含量; 补偿效应

Compensatory growth of tomato after high temperature and high humidity stress. YUAN Chang-hong[1,2], YANG Zai-qiang[1*], ZHAO He-li[1] ([1] *Collaborative Innovation Center on Forecast and Evaluation of Meteorological Disasters, Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing* 210044, *China*; [2] *Taizhou Weather Bureau, Taizhou* 225300, *Jiangsu, China*).

Abstract: A three-factor orthogonal experiment of temperature, relative humidity, and duration was carried out to examine the combined effects of high temperature and high humidity stress on tomato "Jinguan 5". There were four levels of temperature: 32 ℃/22 ℃, 35 ℃/25 ℃, 38 ℃/28 ℃, 41 ℃/31 ℃ (day/night temperature), three levels of air relative humidity: 50%±5%, 70%±5%, 90%±5%, and four durations (3, 6, 9, 12 d), with 28 °C/18 °C and 50%-55% relative humidity as control (CK). Sampling was carried out at 7, 14, 21 and 28 d after high temperature and high humidity stress. We measured growth index, antioxidase activity and chlorophyll content. The results showed that after high temperature stress, dry weight of tomato decreased significantly, and leaf area increased significantly when the treatment was at 35, 38 and 41 °C. Dry weight of tomato at 41 °C was 12.89% lower than that of CK. After high temperature treatment, the contents of chlorophyll a, chlorophyll b and carotenoids were lower than that of CK, and SOD, POD and CAT activities were higher than that of CK. With the increase of temperature, enzyme activities increased first and then decreased. The activities of SOD, POD and CAT were the highest at 38 ℃, which increased by 121.14%, 35.41% and 55.13%, respectively. Under the same temperature conditions, tomato grew best at the RH70% treatment. SOD, POD, CAT activity and chlorophyll content at RH70% were significantly higher than that at

国家自然科学基金面上项目(41775104, 41975142)、国家重点研发计划(2019YFD1002202)和2019年度江苏省研究生科研与实践创新计划项目(SJKY19-0965)资助。
收稿日期: 2019-06-05 接受日期: 2019-10-13
*通讯作者 E-mail: yzq@nuist.edu.cn

RH50% and RH90%. Appropriate high temperature could promote the growth of tomato and increase antioxidant enzymes. The growth of tomato was overcompensated when temperature was below 32 °C, but it was severely suppressed when temperature exceeded 38 °C. Under high temperature, increasing humidity could alleviate the stress of high temperature on plants to some extent, but such effect was limited and could not compensate the damage of high temperature stress.

Key words: high humidity and high temperature; antioxidant enzyme; chlorophyll content; compensation effect.

番茄(*Lycopersicon esculentum* Miller)是喜温植物,是中国主要设施栽培作物之一,最适生长温度为15~25 ℃,相对湿度为50%~70%(王姗姗,2015)。番茄对高温比较敏感,35 ℃条件时生长缓慢(Rabinowitch *et al.*,1980),高温环境抑制植株的生长,而高温环境下可通过增加空气湿度来缓解高温胁迫对植株的伤害(Bertin *et al.*,2000;赵和丽等,2019),而空气湿度过高,会造成湿害胁迫,同样抑制植株的发展(李静,2014)。王琳等(2017)指出,在高温(昼温35~41 ℃)环境中,70%空气相对处理可有效缓解高温胁迫对番茄的危害。但王斌等(2011)发现在高温(昼温30~40 ℃),90%空气相对湿度条件下,沼泽小叶桦叶片的生长和光合受到抑制。因此,湿度过高可能对植株反而产生不利影响。

补偿效应在自然界普遍存在,植物在受到外界胁迫后,产生补偿能力,来减小或抵消胁迫带来的不利影响,这是长期进化中,植物应对环境变化产生的一种适应能力(郭相平等,2005)。补偿效应最直观的表现是植株外部形态上的变化,按补偿类型可分为超补偿、等补偿和低补偿,轻度胁迫下植物发生超补偿或等补偿,胁迫强度增加,可导致低补偿(罗宏海等,2013)。高温环境一般不利于植株的生长,但秦红杰和李敦海(2010)发现,40 ℃培养5 d处理铜绿微囊藻解除胁迫后,在恢复生长中出现超补偿效应现象;李留勇(2015)也发现,早期高温处理结束后,水稻干物质增加量也表现出超补偿效应。超补偿效应在减轻植株高温伤害方面起着重要作用。韩玮等(2018)研究发现,小白菜在37/30 ℃高温下处理3 d,恢复6~9 d呈现超补偿生长,补偿指数为1.10。

目前,补偿生长的研究领域已涉及食草动物(陈志伟等,1999)、水产动物(王燕妮等,2001)、水生藻类(李婷等,2014)、高等植物等(Sadras *et al.*,1995),对于逆境下植物补偿生长研究主要集中在水分胁迫和高温胁迫上(赵伟洁等,2014;王利彬等,2015;韩玮等,2018),高温高湿复合灾害的补偿效应鲜有研究。随着全球气候变暖,高温已经成为作物生长发育的主要逆境,由于温室处于封闭状态,夏季设施作物常常遭受着高温高湿复合灾害。本研究开展控制试验,研究高温高湿胁迫后设施番茄生长和衰老的补偿效应,揭示番茄补偿生长规律并从生物内源性方面探讨番茄的补偿机制,为设施番茄种植过程中温湿度的优化控制提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

本试验于2018年6—9月在南京信息工程大学农业气象试验温室(Venlo型)进行,温室顶高5.0 m,宽10.0 m,长30.0 m,南北走向。以“金冠五号”(Jinguan 5)为试材,选取四叶一心,长势一致的番茄幼苗,定植到规格为28 cm(高)×34 cm(上口径)×18 cm(底径)的花盆中。当番茄幼苗长至花芽分化期时将番茄植株放入人工气候箱(TPG-2009, Australia)。试验设计为温度与相对湿度双因素正交试验,高温设置4个水平(昼温/夜温),即32 ℃/22 ℃、35 ℃/25 ℃、38 ℃/28 ℃、41 ℃/31 ℃,昼温与夜温分别表示白天最高温度与夜晚最低温度,昼温和夜温在气候箱内设置为有梯度的升高或降低,其中最低温度出现在05:00,最高气温出现在14:00(韦婷婷等,2018)。空气相对湿度设置50%±5%、70%±5%、90%±5%3个水平,持续时间设为4个水平:3、6、9、12 d。以28 ℃/18 ℃、空气相对湿度为50%~55%环境下处理的番茄幼苗为对照(CK)。正交试验设计表如表1,试验期间06:00—18:00设定光合有效辐射(PAR)为1000 μmol·m^{-2}·s^{-1},其他时段为0,试验期间各处理水分适宜,灌水量一致。处理后,均置于昼温/夜温为28 ℃/18 ℃、空气相对湿度为50%~55%的培养箱内恢复生长。并分别在高温高湿胁迫后及恢复生长的7、14、21、28 d进行取样,测定生长指标、抗氧化酶活性及叶绿素含量。

表 1 正交试验设计表

Table 1 Orthogonal test design

处理 Treatments	温度(℃) Temperature	空气相对湿度(%) Air relative humidity	处理天数(d) Treatment time
D1	32	50±5	3
D2	32	50±5	6
D3	32	70±5	9
D4	32	90±5	12
D5	35	50±5	3
D6	35	50±5	6
D7	35	90±5	9
D8	35	70±5	12
D9	38	70±5	3
D10	38	90±5	6
D11	38	50±5	9
D12	38	50±5	12
D13	41	90±5	3
D14	41	70±5	6
D15	41	50±5	9
D16	41	50±5	12

1.2 测定项目与方法

1.2.1 生长指标测定 在高温高湿处理当天和恢复后的 7、14、21 和 28 d 进行生长指标测定,每个处理选择 3 株。干重测定是将植株置于 80 ℃的烘箱中烘至恒温,称重测量。叶面积用叶面积仪(LI-3100C,USA)测量。

1.2.2 保护酶测定 选取植株顶端从上到下的第 5~8位叶子,采集后迅速置于液氮中冷却,后保存于冰箱中冷冻。称取 0.5 g 样品放入研钵中,加入 5 mLpH7.8 的磷酸缓冲液(0.2 mol · L^{-1}的 KH_2PO_4和 0.2 mol · L^{-1}的 K_2HPO_4配制)和少量石英砂,冰浴研磨,匀浆倒入离心管中,于 0 ℃,4000 r · min^{-1}冷冻离心 20 min,酶液倒入试管中,置于 0~4 ℃下保存,用于过氧化酶活性的测定,每次测定重复 3 次。过氧化物酶(POD)活性用愈创木酚法测定(Liang *et al.*,1955);超氧化物歧化酶(SOD)活性测定采用氮蓝四唑比色法(Rabinowitch *et al.*,1980);过氧化氢酶(CAT)活性测定采用紫外吸收法(Jimenez *et al.*,1997)。

1.2.3 叶绿素测定 称取鲜叶 0.2 g,加少量石英石研磨成匀浆,再加入 10 mL 95%乙醇,过滤,滤液倒入 25 mL 容量瓶,然后用 95%乙醇定容至刻度,摇匀,即得叶绿素提取液。提取液在 663、646、470 nm 波长下比色,测得叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素的含量。每个处理重复 3 次(李合生,2000)。

1.3 数据处理

补偿指数(G/C)为相同时段内实验组与对照组生长量的比值,来表示生物的补偿生长模式。G 为实验组补偿量,C 为对照组生长量,$G/C>1$ 为超补偿,$G/C=1$ 为等补偿,$G/C<1$ 为低补偿(Belsky *et al.*,1986)。

每个处理的指标值均为 3 次重复的算术平均值,正交实验数据进行极差分析,确定因素的主次和最佳水平组合。用 Excel 2007 进行数据分析和图表绘制,采用 SPSS 21.0 软件进行参数拟合,用 SAS 9.1进行方差统计和 Duncan 多重比较分析。

2 结果与分析

2.1 高温高湿胁迫后番茄补偿生长量

由表 2 可见,恢复期间的 CK 叶面积分别为各时期所有处理的最低值。胁迫处理后,高温、高湿处理叶面积均显著高于 CK,高温处理中 35 ℃处理叶面积最大,较 CK 增加 79.89%,湿度处理中 RH70%处理番茄叶面积最大,较 CK 增加 65.45%。通过极差分析确定,35 ℃高温环境下,RH70%叶面积最大。恢复生长 7 d 后,高温、高湿处理叶面积显著高于 CK,差异较大;而湿度处理中 RH50%处理叶面积最大。恢复生长 14 d 后,湿度处理中 38 ℃处理叶面积最大;而湿度处理中 RH70%处理叶面积达到最大。恢复生长 21、28 d 后,高温处理中 38 ℃处理叶面积最大,分别较 CK 增加 95.72%和 120.22%;而湿度处理中 RH50%处理叶面积最大,分别较 CK 增加 70.95%和 78.15%。恢复期间,高温高湿胁迫处理 9 d叶面积始终最高。

结束处理后,高温、高湿处理干重均低于 CK,但高温处理中 32、35、38 ℃处理干重与 CK 无显著性差异,41 ℃显著低于 CK,较 CK 降低 12.89%;湿度处理中 RH70%和 90%处理干重与 CK 无显著性差异,RH50%处理干重最低,胁迫 12 d 干重最低。利用极差分析法表明,高温高湿的交互影响就干重而言,32 ℃下,RH70%处理干重最高,长势最好。恢复生长 7 d 后,高温处理中 32、35 ℃处理干重与 CK 无显著性差异,38 和 41 ℃处理干重显著低于 CK;RH50%处理干重最低;胁迫 6、9、12 d 干重显著低于 CK。恢复生长 14 d 后, 38 和41 ℃处理干重显著低于 CK;所有湿度处理显著低于 CK;胁迫 3、6、9、12 d 干重显著低于 CK。恢复生长 21 d 后,38 和 41 ℃处理干重显著低于 CK;所有湿度处理显著低于 CK,RH50%处理干重最低;胁迫 6、9、12 d 干重显著低于 CK。恢复生长28 d后,35、38和41 ℃处理干重显

表 2 高温高湿胁迫及恢复后番茄生长量的比较

Table 2 Comparison of biomass of tomato during high temperature and high humidity stress phase and recovery phase

指标	处理 Treatments	恢复时间 Recovery time				
		0 d	7 d	14 d	21 d	28 d
叶面积	CK	41.37±1.91 e	78.55±2.32 d	105.62±3.04 e	118.52±3.42 e	130.11±8.26 f
Leaf area	$\overline{T}_{32\,℃}$	57.45±2.65 d	106.79±3.16 ab	146.68±4.23 bc	186.01±5.36 c	191.23±12.14 de
	$\overline{T}_{35\,℃}$	74.42±3.43 a	105.83±3.13 b	136.88±3.95 cd	164.26±4.74 d	183.36±11.64 e
	$\overline{T}_{38\,℃}$	61.39±2.83 bcd	111.89±3.31 ab	159.55±4.61 ab	231.97±6.69 a	286.54±18.19 a
	$\overline{T}_{41\,℃}$	70.98±3.27 ab	109.21±3.23 ab	163.32±4.71 a	202.61±5.84 bc	247.66±15.72 abc
	$\overline{RH}_{50\%}$	67.32±3.11 abc	113.37±3.35 ab	159.52±4.61 ab	200.08±5.79 bc	231.79±14.72 bcd
	$\overline{RH}_{70\%}$	68.45±3.16 abc	111.74±3.31 ab	161.84±4.67 a	198.35±5.72 bc	218.72±13.89 bcde
	$\overline{RH}_{90\%}$	60.34±2.78 cd	95.22±2.82 c	125.56±3.62 d	186.33±5.37 c	226.66±14.39 bcde
	$\overline{胁迫处理}_{3D}$	67.26±3.11 abc	108.07±3.21 ab	143.51±4.14 c	184.51±5.32 c	211.6±13.43 bcde
	$\overline{胁迫处理}_{6D}$	62.31±2.87 bcd	105.72±3.13 b	138.07±3.98 cd	188.77±5.44 c	203.38±12.91 cde
	$\overline{胁迫处理}_{9D}$	69.62±3.21 abc	116.66±3.45 a	164.25±4.74 a	209.77±6.05 b	257.08±16.32 ab
	$\overline{胁迫处理}_{12D}$	63.85±2.94 bcd	103.26±3.05 bc	160.61±4.63 a	201.79±5.82 bc	236.72±15.03 bcd
干重	CK	1.94±0.04 a	2.35±0.08 ab	2.86±0.05 a	3.86±0.11 ab	4.15±0.11 ab
Dry weight	$\overline{T}_{32\,℃}$	1.91±0.04 ab	2.37±0.08 a	2.91±0.05 ab	3.98±0.11 a	4.39±0.12 a
	$\overline{T}_{35\,℃}$	1.87±0.04 ab	2.31±0.08 ab	2.87±0.04 ab	3.78±0.1 ab	4.02±0.11 bc
	$\overline{T}_{38\,℃}$	1.81±0.04 abc	1.82±0.06 ef	2.22±0.03 ef	2.64±0.07 e	3.44±0.09 ef
	$\overline{T}_{41\,℃}$	1.69±0.03 cd	1.77±0.06 f	2.19±0.03 f	2.44±0.07 e	3.24±0.09 f
	$\overline{RH}_{50\%}$	1.77±0.04 bcd	1.97±0.06 cdef	2.34±0.04 de	2.99±0.08 d	3.42±0.09 ef
	$\overline{RH}_{70\%}$	1.86±0.04 ab	2.19±0.07 abc	2.79±0.04 bc	3.45±0.09 c	4.15±0.11 ab
	$\overline{RH}_{90\%}$	1.83±0.04 ab	2.04±0.07 cde	2.47±0.04 d	3.12±0.09 d	3.78±0.12 cd
	$\overline{胁迫处理}_{3D}$	1.87±0.04 ab	2.31±0.08 ab	2.81±0.04 bc	3.81±0.1 ab	4.29±0.12 ab
	$\overline{胁迫处理}_{6D}$	1.85±0.04 ab	2.13±0.07 bcd	2.71±0.04 c	3.62±0.1 bc	3.94±0.11 bcd
	$\overline{胁迫处理}_{9D}$	1.81±0.04 abc	1.92±0.06 def	2.39±0.04 d	3.02±0.08 d	3.64±0.1 de
	$\overline{胁迫处理}_{12D}$	1.66±0.03 d	1.77±0.06 f	2.21±0.03 ef	2.44±0.07 e	3.26±0.09 f

著低于 CK; RH50%、RH90% 处理显著低于 CK, RH50%处理干重最低;胁迫 6、9、12 d 干重显著低于 CK。

进一步计算高温高湿胁迫结束及恢复生长后番茄的生长补偿指数,结果见图 1。由图 1a 可见,32 ℃处理番茄恢复 7~28 d 时补偿指数均大于 1,呈现超补偿;35、38、41 ℃处理在整个恢复期间补偿指数均小于 1,为低补偿阶段。就高温条件下,比较 3 种相对湿度处理后的番茄补偿能力,由图 1b 可见,3 种相对湿度处理后补偿指数均小于 1,为低补偿,差异不大。可见,不同高温、高湿处理番茄出现了不同的补偿效应,高温胁迫对番茄的生长补偿更加敏感。

2.2 高温高湿胁迫后番茄保护酶活性

从表 3 可以看出,高温胁迫后,SOD 酶活性先上升后下降, 32、35、38 ℃处理分别较 CK 增加 46.37%、98.46%、121.14%,41 ℃处理活性最低;3 种

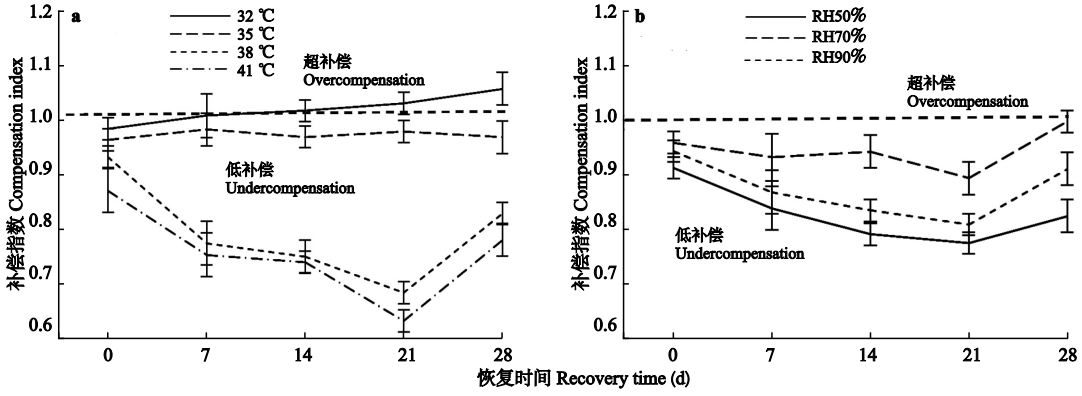


图 1 高温(a)高湿(b)胁迫及恢复的番茄干重补偿指数

Fig.1 Dry weight compensation index of tomato during high temperature and high humidity stress phase and recovery phase

表 3 高温高湿胁迫及恢复后番茄抗氧化酶活性的比较

Table 3 Comparison of antioxidase activity of tomato during high temperature and high humidity stress phase and recovery phase

指标 Index	处理 Treatments	恢复时间 Recovery time				
		0 d	7 d	14 d	21 d	28 d
SOD	CK	89.78±4.14 g	96.36±4.45 f	102.78±4.74 f	129.09±5.21 e	151.09±9.59 e
	$\overline{T}_{32\ ℃}$	131.41±6.06 de	160.45±7.41 cde	174.38±8.05 de	248.86±10.05 c	270.45±17.17 cd
	$\overline{T}_{35\ ℃}$	178.18±8.22 ab	190.86±8.81 b	190.45±8.79 bcde	260.45±10.52 bc	304.77±19.35 bc
	$\overline{T}_{38\ ℃}$	198.54±9.17 a	213.87±9.87 a	265.87±12.28 a	289.89±11.71 a	367.67±23.35 a
	$\overline{T}_{41\ ℃}$	98.21±4.53 fg	102.76±4.74 f	124.43±5.74 f	145.43±5.87 e	175.67±11.15 e
	$\overline{RH}_{50\%}$	136.36±6.29 de	153.63±7.09 def	171.52±7.92 de	208.86±8.44 d	259.09±16.45 cd
	$\overline{RH}_{70\%}$	168.63±7.78 bc	181.91±8.4 bc	216.09±9.98 b	256.81±10.37 bc	307.27±19.51 bc
	$\overline{RH}_{90\%}$	149.43±6.9 cd	163.6464±7.55 cde	177.27±8.18 de	244.09±9.86 c	275.65±17.5 cd
	$\overline{胁迫处理}_{3D}$	118.18±5.45 ef	140.91±6.5 e	166.54±7.69 e	192.27±7.77 d	241.36±15.32 d
	$\overline{胁迫处理}_{6D}$	164.54±7.59 bc	166.36±7.68 cd	186.49±8.61 cde	205.45±8.3 d	256.81±16.31 cd
	$\overline{胁迫处理}_{9D}$	179.54±8.29 ab	173.91±8.03 bcd	198.09±9.14 bcd	255.45±10.32 c	286.81±18.21 bcd
	$\overline{胁迫处理}_{12D}$	186.09±8.59 ab	183.64±8.48 bc	207.27±9.57 bc	285.45±11.53 ab	335.45±21.3 ab
POD	CK	38.78±1.11 e	42.13±1.94 def	47.32±1.36 f	58.43±1.68 cde	67.43±1.94 cde
	$\overline{T}_{32\ ℃}$	43.43±1.25 cd	48.32±2.23 bcd	54.21±1.56 de	60.32±1.74 cde	68.43±1.97 cd
	$\overline{T}_{35\ ℃}$	45.32±1.3 bc	52.43±2.42 bc	59.43±1.71 bc	66.54±1.92 ab	72.49±2.09 bc
	$\overline{T}_{38\ ℃}$	52.51±1.51 a	65.59±3.02 a	69.62±2.01 a	71.38±2.06 a	79.63±2.29 a
	$\overline{T}_{41\ ℃}$	32.74±0.94 f	38.91±1.79 e	46.38±1.33 f	55.32±1.59 e	61.32±1.77 e
	$\overline{RH}_{50\%}$	40.72±1.17 de	47.23±2.18 cd	52.9±1.52 de	58.2±1.68 cde	62.75±1.81 de
	$\overline{RH}_{70\%}$	48.16±1.39 b	55.84±2.57 b	63.5±1.83 b	69.6±2.09 a	75.75±2.18 ab
	$\overline{RH}_{90\%}$	42.93±1.23 cd	51.32±2.36 bc	57.1±1.64 cd	63.4±1.83 bc	69.98±2.02 bc
	$\overline{胁迫处理}_{3D}$	41.72±1.2 cde	47.38±2.18 cd	51.25±1.47 ef	56.87±1.64 de	67.87±1.95 cd
	$\overline{胁迫处理}_{6D}$	41.53±1.19 cde	48.75±2.25 bcd	53.56±1.54 de	61.56±1.77 bcd	69.43±2.04 bc
	$\overline{胁迫处理}_{9D}$	44.53±1.28 bcd	53.24±2.45 bc	60.53±1.74 bc	66.37±1.91 ab	71.75±2.07 bc
	$\overline{胁迫处理}_{12D}$	45.62±1.31 bc	56.13±2.59 b	64.52±1.86 b	69.625±2.09 a	72.37±2.08 bc
CAT	CK	0.78±0.027 e	0.89±0.03 f	0.94±0.025 e	1.06±0.035 e	1.12±0.034 e
	$\overline{T}_{32\ ℃}$	0.87±0.027 cd	1.01±0.03 def	1.16±0.036 cd	1.26±0.034 bcd	1.34±0.034 cd
	$\overline{T}_{35\ ℃}$	0.92±0.024 bc	1.14±0.03 bc	1.31±0.033 b	1.35±0.032 b	1.48±0.045 b
	$\overline{T}_{38\ ℃}$	1.21±0.034 a	1.42±0.04 a	1.56±0.043 a	1.69±0.042 a	1.76±0.052 a
	$\overline{T}_{41\ ℃}$	0.56±0.017 f	0.62±0.02 g	0.68±0.015 f	0.76±0.023 f	0.82±0.024 f
	$\overline{RH}_{50\%}$	0.79±0.028 de	0.95±0.03 ef	1.07±0.032 d	1.21±0.036 cd	1.28±0.035 d
	$\overline{RH}_{70\%}$	0.97±0.022 b	1.21±0.04 b	1.32±0.036 b	1.32±0.034 bc	1.43±0.045 bc
	$\overline{RH}_{90\%}$	0.87±0.026 cd	1.03±0.03 cde	1.15±0.034 cd	1.26±0.032 bcd	1.34±0.033 cd
	$\overline{胁迫处理}_{3D}$	0.86±0.028 cd	0.97±0.03 ef	1.06±0.034 d	1.18±0.034 d	1.28±0.034 d
	$\overline{胁迫处理}_{6D}$	0.89±0.026 bc	0.99±0.03 ef	1.09±0.033 cd	1.22±0.032 cd	1.29±0.033 d
	$\overline{胁迫处理}_{9D}$	0.89±0.023 bc	1.04±0.03 cde	1.16±0.036 cd	1.28±0.031 bcd	1.35±0.032 cd
	$\overline{胁迫处理}_{12D}$	0.91±0.022 bc	1.11±0.03 bcd	1.18±0.032 c	1.29±0.035 bcd	1.39±0.046 bcd

相对湿度处理的 SOD 酶活性显著高于 CK,RH50% 处理酶活性最低,RH70%处理酶活性最高,较 CK 增加 87.82%;SOD 酶活性随胁迫时间增加呈增加趋势,胁迫 12 d 处理的 SOD 酶活性比 CK 增加 107.27%。极差分析法表明,高温高湿的交互影响就 SOD 酶活性而言,38/18 ℃高温条件下,RH70% 处理 SOD 酶活性最强。恢复生长 7~28 d,SOD 酶活性均有所增加,高温处理中 38 ℃/18 ℃酶活性最高,41 ℃/18 ℃最低;RH50%处理酶活性最低,RH70%处理酶活性最高;SOD 酶活性随胁迫时间增加呈增加趋势。

胁迫后,32、35、38 ℃POD 酶活性显著增加,分别较 CK 增加 11.99%、16.86%、35.41%,而 41 ℃处理 POD 酶活性显著降低,较 CK 降低 15.57%;RH70%处理活性最高,较 CK 显著增加 24.19%,RH50%最低与 CK 无显著性差异;POD 酶活性随胁迫时间增加升高。就高温高湿的交互作用来讲,38/18 ℃高温条件下,RH70%POD 酶活性最高。恢复生长 7~28 d,POD 酶活性随恢复时间增加升高,高温处理中 38 ℃POD 酶活性最高,41 ℃最低;

RH70%处理 POD 酶活性最高;POD 酶活性随胁迫时间增加呈增加趋势。

高温胁迫后,CAT 酶的变化与 POD 类似,32、35、38 ℃ CAT 酶活性显著增加,分别较 CK 增加 11.53%、17.94%、55.13%,41 ℃处理 CAT 酶活性显著降低,较 CK 降低 28.21%;RH70%处理活性最高,较 CK 显著增加 24.36%,RH50%最低与 CK 无显著性差异;CAT 酶活性随胁迫时间增加升高。恢复生长 7~28 d,CAT 酶活性随恢复时间增加升高,高温处理中 38 ℃/18 ℃ CAT 酶活性最高,41 ℃最低;RH70%处理 CAT 酶活性最高;CAT 酶活性随胁迫时间增加呈增加趋势。

2.3 高温高湿胁迫后番茄叶绿素含量

高温高湿胁迫及恢复生长期番茄叶片叶绿素含量随时间的变化如表 4 所示。胁迫结束后,CK 叶绿素 a 含量高于所有高温高湿处理,38 ℃处理叶绿素 a 含量最高与 CK 无显著差异,41 ℃处理叶绿素 a 含量最低,较 CK 降低 20.39%;高湿处理中 RH50%叶绿素 a 含量最低;叶绿素 a 含量随胁迫时间增加呈现降低趋势。由极差分析可得,就高温高湿交互对番茄叶片叶绿素 a 含量的影响而言,38 ℃高温条件下,RH70%处理叶绿素a含量最高。恢复7、14、

表 4 高温高湿胁迫及恢复后番茄叶绿素含量的比较

Table 4 Comparison of chlorophyll content of tomato during high temperature and high humidity stress phase and recovery phase

指标 Index	处理 Treatments	恢复时间 Recovery time				
		0 d	7 d	14 d	21 d	28 d
Chla	CK	1.52±0.015 a	1.71±0.023 a	1.72±0.053 a	1.46±0.033 ab	1.31±0.015 a
	$\overline{T}_{32\ ℃}$	1.25±0.012 d	1.29±0.022 ef	1.42±0.045 cde	1.31±0.034 c	1.12±0.016 b
	$\overline{T}_{35\ ℃}$	1.31±0.016 c	1.53±0.026 c	1.43±0.046 cd	1.36±0.035 bc	1.27±0.013 a
	$\overline{T}_{38\ ℃}$	1.49±0.013 a	1.61±0.022 bc	1.58±0.052 abc	1.42±0.031 ab	1.29±0.015 a
	$\overline{T}_{41\ ℃}$	1.21±0.017 e	1.32±0.026 e	1.46±0.054 bcd	1.28±0.028 cd	0.94±0.016 d
	$\overline{RH}_{50\%}$	1.19±0.014 e	1.31±0.026 e	1.33±0.042 de	1.29±0.024 c	0.93±0.017 d
	$\overline{RH}_{70\%}$	1.43±0.016 b	1.58±0.023 bc	1.69±0.055 a	1.46±0.035 ab	1.28±0.018 a
	$\overline{RH}_{90\%}$	1.26±0.017 d	1.41±0.027 d	1.38±0.043 de	1.31±0.033 c	1.12±0.013 b
	$\overline{胁迫处理}_{3D}$	1.43±0.012 b	1.62±0.027 b	1.71±0.056 a	1.51±0.038 a	1.29±0.015 a
	$\overline{胁迫处理}_{6D}$	1.28±0.016 cd	1.54±0.022 bc	1.6±0.058 ab	1.38±0.032 bc	1.27±0.013 a
	$\overline{胁迫处理}_{9D}$	1.27±0.014 cd	1.41±0.023 d	1.44±0.043 bcd	1.29±0.025 c	1.07±0.016 c
	$\overline{胁迫处理}_{12D}$	1.26±0.017 d	1.23±0.022 f	1.26±0.045 e	1.19±0.022 d	0.95±0.012 d
Chlb	CK	0.54±0.012 a	0.61±0.014 a	0.59±0.006 a	0.58±0.021 a	0.55±0.015 a
	$\overline{T}_{32\ ℃}$	0.46±0.013 cd	0.56±0.012 bcd	0.47±0.021 bcde	0.45±0.015 cde	0.36±0.011 f
	$\overline{T}_{35\ ℃}$	0.48±0.013 bc	0.57±0.013 abc	0.49±0.017 bcde	0.47±0.016 bcd	0.45±0.012 bcd
	$\overline{T}_{38\ ℃}$	0.51±0.014 ab	0.59±0.013 ab	0.49±0.023 bcd	0.48±0.016 bc	0.48±0.013 b
	$\overline{T}_{41\ ℃}$	0.42±0.012 de	0.52±0.012 d	0.41±0.027 de	0.43±0.014 cde	0.47±0.013 bc
	$\overline{RH}_{50\%}$	0.48±0.013 bc	0.53±0.012 cd	0.44±0.021 cde	0.42±0.014 de	0.41±0.011 de
	$\overline{RH}_{70\%}$	0.5±0.014 abc	0.57±0.013 abc	0.52±0.007 abc	0.48±0.016 bc	0.45±0.012 bcd
	$\overline{RH}_{90\%}$	0.42±0.012 de	0.56±0.012 bcd	0.43±0.033 cde	0.46±0.015 bcde	0.43±0.012 cd
	$\overline{胁迫处理}_{3D}$	0.53±0.015 a	0.58±0.013 ab	0.54±0.005 ab	0.51±0.017 b	0.47±0.013 bc
	$\overline{胁迫处理}_{6D}$	0.52±0.015 ab	0.57±0.013 abc	0.48±0.021 bcde	0.46±0.015 bcde	0.43±0.012 cd
	$\overline{胁迫处理}_{9D}$	0.42±0.012 de	0.52±0.012 d	0.44±0.017 cde	0.44±0.015 cde	0.42±0.012 d
	$\overline{胁迫处理}_{12D}$	0.38±0.011 e	0.55±0.012 bcd	0.39±0.044 e	0.41±0.014 e	0.38±0.011 ef
类胡萝卜素 Carotenoid	CK	0.32±0.0092 a	0.37±0.0091 a	0.36±0.012 a	0.37±0.012 a	0.33±0.011 a
	$\overline{T}_{32\ ℃}$	0.29±0.0084 b	0.34±0.0098 b	0.33±0.011 ab	0.35±0.011 ab	0.31±0.013 b
	$\overline{T}_{35\ ℃}$	0.24±0.0069 cd	0.29±0.0083 cd	0.31±0.015 bc	0.32±0.017 bc	0.24±0.008 ef
	$\overline{T}_{38\ ℃}$	0.21±0.0061 ef	0.27±0.0077 de	0.29±0.016 cd	0.28±0.015 cd	0.22±0.013 ef
	$\overline{T}_{41\ ℃}$	0.19±0.0054 f	0.23±0.0066 f	0.24±0.008 e	0.24±0.008 e	0.21±0.007 g
	$\overline{RH}_{50\%}$	0.22±0.0063 de	0.25±0.0072 ef	0.28±0.009 cd	0.26±0.009 cd	0.22±0.007 ef
	$\overline{RH}_{70\%}$	0.26±0.0075 c	0.31±0.0089 c	0.31±0.017 bc	0.34±0.014 bc	0.28±0.009 bc
	$\overline{RH}_{90\%}$	0.23±0.0066 de	0.28±0.0082 d	0.29±0.015 cd	0.28±0.015 cd	0.24±0.008 ef
	$\overline{胁迫处理}_{3D}$	0.21±0.0061 ef	0.25±0.0072 ef	0.27±0.009 de	0.28±0.009 de	0.25±0.008 de
	$\overline{胁迫处理}_{6D}$	0.26±0.0075 c	0.31±0.0089 c	0.33±0.011 ab	0.34±0.011 ab	0.27±0.009 cd
	$\overline{胁迫处理}_{9D}$	0.24±0.0069 cd	0.28±0.0081 d	0.29±0.015 cd	0.27±0.015 cd	0.24±0.008 ef
	$\overline{胁迫处理}_{12D}$	0.23±0.0066 de	0.27±0.0077 de	0.28±0.009 cd	0.31±0.009 cd	0.21±0.007 g

21、28 d 时,番茄叶绿素含量变化规律一致,表现为 38 ℃处理叶绿素 a 含量最高,41 ℃处理叶绿素 a 含量最低;RH70%叶绿素 a 含量最高;叶绿素 a 含量随胁迫时间增加呈现降低趋势。

高温高湿胁迫结束后,38 ℃处理叶绿素 b 含量最高与 CK 无显著差异,41 ℃处理叶绿素 b 含量最低,较 CK 降低 22.22%;RH70%处理叶绿素 b 含量最高;胁迫 3、6 d 叶绿素 b 含量与 CK 无显著性差异;恢复生长 7~28 d,38 ℃处理叶绿素含量最高;RH70%处理叶绿素含量最高;叶绿素 b 含量随胁迫时间增加呈现降低的趋势。高温高湿胁迫后,类胡萝卜素含量随处理温度升高降低;RH70%处理类胡萝卜素含量最高;类胡萝卜素含量随胁迫时间先增加后降低,胁迫处理 6 d 类胡萝卜素含量最高。恢复生长 7~28 d,类胡萝卜素含量在不同高温、高湿和胁迫时间的变化情况与胁迫阶段的变化一致。

2.4 高温高湿胁迫后番茄补偿生长的机制

通过每个生理生化指标的归一化数值绘制雷达图,来确定番茄高温高湿胁迫的生长限制指标(图 2)。每个数轴对应一个指标,用折线连接起来不同数轴上的指标。越靠近数轴的外侧,代表对应指标有利于番茄的恢复;越靠近中心,代表指标不利于恢复。图 2a 表示 CK 恢复期生长分析,高温高湿胁迫后,各项指标归一化指标评分较低,恢复生长期间 SOD、POD、CAT 酶活性指标逐渐靠近数轴的外侧,恢复生长初期叶绿素含量指标评分较高,而恢复生长后期叶绿素含量指标评分较差。图 2b~图 2e 分别表示不同高温胁迫后番茄恢复生长分析,32 和 35 ℃处理恢复生长期间中 SOD、POD、CAT 酶活性指标逐渐靠近数轴的外侧,恢复生长初期叶绿素含量指标评分较高,恢复 28 天时叶绿素含量评分下降,总体恢复情况与 CK 差异不大,在恢复过程中达到了较好的状态。38 和 41 ℃恢复生长初期间各项指标较低,尤其是叶绿素 b 含量的评价值靠近圆心。图 2f~2h 分别表示 RH50%、RH70%、RH90%处理番茄恢复期生长分析,从湿度处理来看,RH70%处理评分结果构成的多边形逐渐向外侧靠近,说明恢复生长期间各项指标综合状况有所好转;RH50% 和 RH70%处理恢复生长后期叶绿素 b 含量指标接近圆心,评分结果构成的多边形有向圆心收缩的趋势,说明 RH50%和 RH70%处理恢复生长后期各指标的综合状况并不好。

3 讨 论

在长期进化过程中,植物不仅形成了对逆境的抵抗能力,逆境消失后,其生理生化功能得到一定程度的恢复,有时生长甚至超过未胁迫时的现象,这便是植物生长补偿效应(郭相平等,2005)。高温是影响农业发展和人类生活最主要的环境因子,高温环境抑制番茄叶片的净光合速率,导致生长缓慢,温度越高胁迫越严重(张富存等,2011),同时高温在植物组织中诱导 $O_2^{\cdot-}$ 及 H_2O_2 的产生,叶绿体结构受到破坏,抑制叶绿素的合成(Kingsley *et al.*,2000)。高温还诱导抗氧化酶的增加,POD 和 CAT 可以催化清除 H_2O_2 等过氧化物,减少 H_2O_2 对植物组织可能造成的氧化伤害;而 SOD 能够清除 $O_2^{\cdot-}$,可以降低膜脂过氧化程度,减小活性氧对植物的伤害,维持活性氧代谢平衡(汪祖程,2006)。本研究中,32 ℃处理番茄干重增加最快,长势最好;35、38、41 ℃处理下番茄干重显著降低,叶面积显著增加生长受阻;高温处理使番茄叶片中叶绿素素含量低于 CK,SOD、POD、CAT 酶活性均高于 CK,且随温度升高,酶活性呈先上升后下降的趋势,但 41 ℃处理酶活性显著降低,这与前人的结果一致(朱静等,2012;张洁等,2015)。不同高温高湿胁迫处理补偿生长能力不同,其中 32 ℃恢复 7 d 后出现超补偿生长,由于高温胁迫程度较轻,植株启动应激防御机制,保护酶活性升高,叶绿素含量上升,有利于叶片的光合作用和恢复生长,减轻高温胁迫对植株的伤害,此时植株具有较强的抗高温胁迫能力,因此 32 ℃处理恢复生长中出现超补偿生长。38 和 41 ℃处理则表现为低补偿生长,高温胁迫加强,保护酶活性和叶绿素含量下降,其清除活性氧的防御系统能力减弱,加剧了细胞的膜脂过氧化(袁侃等,2010),表明 38 ℃以上的高温对番茄带来了严重伤害。

从不同湿度处理来看,本研究湿度处理的平均温度为 36.5 ℃,高温环境中 RH70%处理番茄的生长情况最好,SOD、POD、CAT 酶活性最高;RH50% 和 RH90%处理生长缓慢番茄叶片中叶绿素含量急剧减少。3 种湿度处理恢复过程中均处于低补偿生长。在高温环境中,适当增加湿度有利于番茄苗的生长,延迟衰老,而湿度过高则可能导致叶片气孔关闭,抑制光合作用,诱导病虫害的发生,对番茄生长不利(王斌等,2011;赵恒栋等,2011;王琳等,

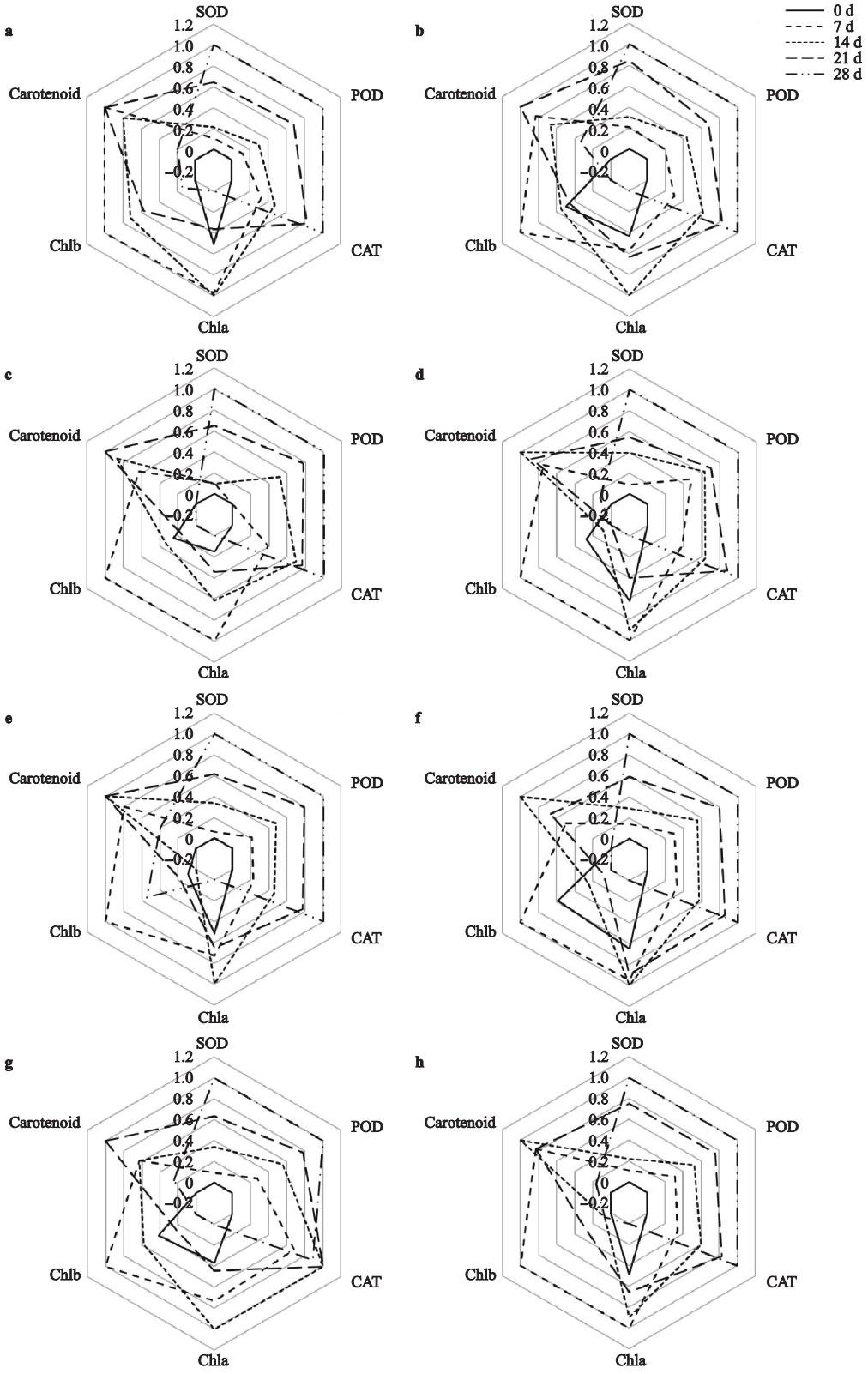


图 2 高温高湿胁迫后番茄恢复期的生长分析

Fig.2 Growth analysis of tomato during the recovery phase

注:图 a~h 分别表示 CK、32 ℃、35 ℃、38 ℃、41 ℃、RH50%、RH70%、RH90%处理后番茄恢复期的生长分析。

Note: Figures a-h showed the growth analysis of tomato recovery period after CK, 32°C, 35°C, 38°C, 41°C, RH50%, RH70%, and RH90% treatment.

2017)。整体来看,适当的高温胁迫能够促进番茄 的生长,诱发氧化代谢的变化,激活基因表达,增加

抗氧化酶活性,32 ℃以下温度中番茄生长呈超补偿;38 ℃及其以上温度番茄生长严重受阻;高温条件下,增加湿度能够一定程度上缓解高温胁迫对植株的胁迫,但这种作用也是有限的,并不能够完全抵消高温胁迫的伤害。

综合来看,高温胁迫抑制了番茄幼苗的生长,但32 ℃处理番茄生长呈现超补偿,抗氧化酶活性增强,防御应答机制启动;在超过日最高 35 ℃的环境中,番茄呈现低补偿生长。通过适当增加空气相对湿度,保护酶活性和叶绿素含量提高,有助于缓解36.5 ℃以上高温对氧化系统的伤害,增强番茄植株的热稳定性。本文讨论了不同高温高湿胁迫组合对番茄补偿效应的影响,结果可为设施番茄调控提供理论依据和技术支持,但高温高湿对番茄果实产量和品质等方面本研究未作深入研究,还需要今后的进一步探讨。

参考文献

郭相平, 张烈君, 王 琴, 等. 2005. 作物水分胁迫补偿效应研究进展. 河海大学学报(自然科学版), **33**(6): 32-35. [Guo XP, Zhang LJ, Wang Q, *et al*. 2005. Advances in compensatory effects response to water stress. *Journal of Hohai University* (*Natural Sciences*), **33**(6): 32-35.]

韩 玮, 孙晨曦, 赵和丽, 等. 2018. 高温胁迫后小白菜的补偿生长能力及防御机制. 中国农业气象, **39**(2): 119-128. [Han W, Sun CX, Zhao Hl, *et al*. 2018. Compensatory ability and defense mechanism of Chinese cabbage under high temperature stress. *Chinese Journal of Agrometeorology*, **39**(2): 119-128.]

李合生. 2000. 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社. [Li HS. 2000. Principles and techniques of plant physiological and biochemical experiments. Beijing: Higher Education Press.]

李 静. 2014. 几种植物叶片气孔导度与植物激素对大气湿度的响应(硕士学位论文). 济南: 山东大学. [Li J. 2014. Response of stomatal conductance and phytohormones of leaves to vapor pressure deficit in some species of plants (Master's thesis). Jinan: Shandong University.]

李留勇. 2015. 不同生育期高温处理对水稻生长及产量形成的影响(硕士学位论文). 武汉: 华中农业大学. [Li YY. 2015. Effects of high temperature treatment on growth and yield formation of rice in different growth stages (Master's thesis). Wuhan: Huazhong Agricultural University.]

李 婷, 景元书, 韩 玮, 等. 2014. 亚高温胁迫解除后铜绿微囊藻的生长恢复. 应用生态学报, **25**(11): 3337-3343. [Li T, Jin YS, Han W, *et al*. 2014. Recovery growth of *Microcystis aeruginosa* after the sub-high temperature stress. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **25**(11): 3337-3343.]

罗宏海, 韩焕勇, 张亚黎, 等. 2013. 干旱和复水对膜下滴灌棉花根系及叶片内源激素含量的影响. 应用生态学报, **24**(4): 1009-1016. [Luo HH, Han HY, Zhang YN, *et al*. 2014. Effects of drought and re-watering on endogenous hormone contents of cotton roots and leaves under d drip irrigation with mulch. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **24**(4): 1009-1016.]

秦红杰, 李敦海. 2010. 铜绿微囊藻高温胁迫后的超补偿生长. 环境科学, **31**(7): 1504-1509. [Qin HJ, Li DH. 2010. Over-compensatory growth of *Microcystis aeruginosa* after high temperature stress. *Environmental Science*, **31**(7): 1504-1509.]

汪祖程. 2006. 高温对日光温室作物生长发育影响的研究进展. 江西农业学报, **18**(5): 31-33. [Wang ZC. 2006. Advances in effect of heat stress on growth of crops in solar greenhouse. *Acta Agriculturae Jiangxi*, **18**(5): 31-33.]

王 斌, 赵慧娟, 巨 波, 等. 2011. 高温高湿对沼泽小叶桦光合和生理特征的影响及其恢复效应. 中国农学通报, **27**(28): 47-52. [Wang B, Zhao HJ, Ju B, *et al*. 2011. Effects and recovery effects of high temperature and air humidity on photosynthetic and physiological characteristics of *Betula microphylla*. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, **27**(28): 47-52.]

王利彬, 祖 伟, 董守坤, 等. 2015. 干旱程度及时期对复水后大豆生长和代谢补偿效应的影响. 农业工程学报, **31**(11): 150-156. [Wang LB, Zu W, Dong SK, *et al*. 2011. Effects of drought stresses and times on compensation effect after re-watering in soybean. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, **31**(11): 150-156.]

王 琳, 杨再强, 杨世琼, 等. 2017. 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. 中国农业气象, **38**(12): 761-770. [Wang L, Yang ZQ, Yang SQ, *et al*. 2017. Effects of high temperature and different air humidity on growth and senescence characteristics for tomato seedlings. *Chinese Journal of Agrometeorology*, **38**(12): 761-770.]

王姗姗. 2015. 干热胁迫下增加空气湿度对缓解温室番茄高温危害的效果(硕士学位论文). 太谷: 山西农业大学. [Wang SS. 2015. Effect of increasing air humidity under dry heat stress on alleviating high temperature hazard in greenhouse tomato (Master's thesis). Taigu: Shanxi Agricultural University.]

王燕妮, 张志蓉, 郑曙明. 2001. 鲤鱼的补偿生长及饥饿对淀粉酶的影响. 水生态学杂志, **21**(5): 6-7. [Wang YN, Zhang ZR, Zhen SM, *et al*. 2001. Effect of compensatory growth and starvation of squid on amylase. *Journal of Hydrogeology*, **21**(5): 6-7.]

韦婷婷, 杨再强, 王 琳, 等. 2018. 玻璃温室和塑料大棚内逐时气温模拟模型. 中国农业气象, **39**(10): 26-37. [Wei TT, Yang ZQ, Wang L, *et al*. 2018. Simulation model of hourly air temperature inside glass greenhouse and plastic greenhouse. *Chinese Journal of Agrometeorology*, **39**(10): 26-37.]

袁 侃, 毛献忠, 陶 益, 等. 2010. UV-C 辐照抑制铜绿微囊藻生长的动态实验研究. 环境科学, **31**(2): 310-317. [Yuan K, Mao XZ, Tao Y, *et al*. 2010. Dynamic experiment on controlling of *Microcystis aeruginosa* by UV-C irradiation. *Environmental Science*, **31**(2): 310-317.]

张富存, 张 波, 王 琴, 等. 2011. 高温胁迫对设施番茄光合作用特性的影响. 中国农学通报, **27**(28): 211-216. [Zhang FC, Zhang B, Wang Q, *et al*. 2011. Effect of high temperature stress on photosynthesis characters of tomato. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, **27**(28): 211-216.]

张 洁, 李天来. 2005. 日光温室亚高温对番茄光合作用及叶绿体超微结构的影响. 园艺学报, **32**(4): 47-52. [Zhang J, Li TL. 2005. Effects of daytime sub-high temperature on photosynthesis and chloroplast ultrastructure of tomato leaves in greenhouse. *Acta Horticulturae Sinica*, **32**(4): 47-52.]

赵和丽, 杨再强, 王明田, 等. 2019. 高温高湿胁迫及恢复对番茄快速荧光诱导动力学的影响. 生态学杂志, **38**(8): 2405-2413. [Zhao HL, Yang ZQ, Wang MT, *et al*. 2019. Effects of high temperature and high humidity stress and restoration on the fast fluorescence induction dynamics of tomato leaves. *Chinese Journal of Ecology*, **38**(8): 2405-2413.]

赵恒栋, 崔世茂, 李 明, 等. 2011. 高温高湿高 CO_2 处理对黄瓜根系生长及根系保护酶活性的影响. 中国园艺文摘, **27**(5): 1-3. [Zhao HD, Cui SM, Li M, *et al*. 2011. Effect of high temperature and humidity under rich CO_2 on the growth and protective enzymes of cucumber root. *Chinese Horticulture Abstracts*, **27**(5): 1-3.]

赵伟洁, 李 翠, 晁桂梅, 等. 2014. 复水对水分胁迫条件下糜子生长的补偿效应. 中国农业大学学报, **19**(5): 55-65. [Zhao WJ, Li C, Yao GM, *et al*. 2014. Compensation effect of rewatering on the growth of broomcorn millet under water stress. *Journal of China Agricultural University*, **19**(5): 55-65.]

朱 静, 杨再强, 李永秀, 等. 2012. 高温胁迫对设施番茄和黄瓜光合特性及抗氧化酶活性的影响. 北方园艺 (1): 63-68. [Zhu J, Yang ZQ, Li YX, *et al*. 2012. Effect of high temperature on the photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme activities of cucumber and tomato in greenhouse. *Northern Horticulture*, (1): 63-68.]

Belsky AJ. 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *American Naturalist*, **127**: 870-892.

Bertin N, Guichard S, Leonardi C, *et al*. 2000. Seasonal evolution of the quality of fresh glasshouse tomatoes under Mediterranean conditions as affected by air vapour pressure deficit and plant fruit load. *Annals of Botany*, **85**: 741-750.

Liang X, Chen Q, Lu H, *et al*. 2017. Increased activities of peroxidase and polyphenol oxidase enhance cassava resistance to *Tetranychus urticae*. *Experimental and Applied Acarology*, **71**: 195-209.

Jimenez A, Hernandez JA, Del Rio LA, *et al*. 1997. Evidence for the presence of the ascorbate-glutathione cycle in mitochondria and peroxisomes of pea leaves. *Plant Physiology*, **114**: 275.

Kingsley SJ, Vivekanandan M, Agastian P. 2000. Effect of salinity on photosynthesis and biochemical characteristics in mulberry genotypes. *Photosynthetica*, **38**: 287-290.

Rabinowitch HD, Sklan D. 1980. Sunscald tolerance in tomatoes: Role of superoxide dismutase. *Planta*, **148**: 162-167.

Sadras VO. 1995. Compensatory growth in cotton after loss of reproductive organs. *Field Crops Research*, **34**: 1-18.

作者简介 袁昌洪,男,1971 年生,博士研究生,主要研究方向为现代农业气象技术研究和服务。E-mail: taizhsqxj@126.com

责任编辑 李凤芹