

烯效唑对低温胁迫下秋茄幼苗光合作用与抗氧化系统的影响

郑春芳¹, 陈继浓¹, 仇建标¹, 刘伟成^{1*}, 张呈念², 彭欣¹

¹浙江省海洋水产养殖研究所, 温州海洋研究院, 浙江省近岸水域生物资源开发与保护重点实验室, 浙江温州325005; ²温州科技职业学院, 浙江温州325006

摘要: 以秋茄(*Kandelia obovata*)幼苗为材料, 研究了喷洒0.1 mmol·L⁻¹烯效唑对植株叶片光合作用、叶绿素、荧光特性、抗氧化系统及细胞膜透性的影响。结果表明: 烯效唑能显著提高低温胁迫下秋茄幼苗叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、叶绿素含量和叶绿素a/叶绿素b (Chl a/Chl b)比值, 降低胞间CO₂浓度(C_i)和气孔限制值(L_s); 同时烯效唑也能显著提高低温胁迫下秋茄幼苗叶片PSII最大光化学效率(F_v/F_m)、实际光化学效率(Φ_{PSII})、光化学猝灭系数(q_p), 增加了超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)与抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性, 反而降低了非光化学猝灭系数(NPQ)、细胞膜透性和丙二醛(MDA)积累, 说明烯效唑处理能改善低温胁迫下秋茄植株抗氧化系统运行, 增强其植株光合电子传递效率, 从而有效促进植株的光合作用, 减少低温胁迫对秋茄叶片细胞的伤害。

关键词: 红树林; 秋茄; 烯效唑; 低温胁迫; 光合作用; 抗氧化系统

红树林是热带、亚热带特有的嗜热植物, 易受低温胁迫的伤害, 尤其是冻害(Liu等2014; 陈燕等2013)。近年来, 由于气候变化而导致的极端低温天气增多增强, 加剧了引种红树林死亡(陈鹭真等2010)。因而, 如何缓解低温胁迫对红树林的伤害就成为了引种造林的瓶颈问题。低温胁迫对植物最直接的影响就是光合功能下降(Adam和Murthy 2014), 目前国内外关于低温胁迫对红树林的光合作用过程及相关生理特性的影响也已有报道。杨盛昌等(2001)发现, 低温能降低红树植物叶片超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)与过氧化物酶(peroxidase, POD)活性, 抑制叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)和水分利用率(water use efficiency, WUE), 促进胞间CO₂浓度(C_i)增加。Kao等(2004)认为, 低温胁迫使红树植物叶片PSII最大光化学效率(F_v/F_m)、实际光化学效率(Φ_{PSII})以及电子传递速率(electron transport rate, ETR)降低, 抑制了PSII活性和电子传递速率, 致使光合功能受损。因而, 提高红树植物的光合作用对增强植株抗寒性有重要意义。秋茄属于耐寒红树植物之一, 也是我国红树林引种成林最北缘的唯一品种。但由于极端低温的影响, 提高秋茄抗寒性仍是我国红树林向高纬度扩种的关键。

烯效唑(uniconazole)属广谱、高效植物生长调节剂, 能显著提高植物的抗逆性。大量研究表明, 烯效唑能提高渍水胁迫下油菜抗氧化系统活性, 降低氧化损伤对光合速率抑制, 增加作物产量(Leul和Zhou 1999; Qiu等2005); 提高镉胁迫下小麦

叶片叶绿素含量(Singh 1993)和Hill反应活性(Purohit和Singh 1999); 也能增加干旱胁迫下大豆叶片保护酶活性, 减少膜脂过氧化伤害(闫艳红等2009)。最近, 也有研究发现烯效唑在增强植物抗寒性上发挥着重要作用。如姚雄等(2008)发现, 烯效唑能抑制低温胁迫下水稻内丙二醛(malonaldehyde, MDA)和电解质外渗率的增加, 提高可溶性糖和游离氨基酸含量, 从而增强秧苗的抗寒性。但关于烯效唑调控低温胁迫下红树植物秋茄叶片光合作用和保护酶的研究尚鲜见报道。为此, 本研究探讨了叶面喷洒烯效唑对低温胁迫下秋茄叶片光合、荧光参数以及抗氧化系统中相关保护酶活性的影响, 探讨烯效唑诱导秋茄抗寒性机理, 以期寻求减轻红树植物低温胁迫的新途径提供理论参考。

材料与方法

1 材料

2014年4月, 插种秋茄[*Kandelia obovata* (S., L.) Yong] (Sheue等2003)胚轴于高为30 cm、直径为20 cm并装有3 kg滩涂淤泥自然风干土的聚乙烯

收稿 2015-07-22 修定 2015-12-21

资助 海洋公益性行业科研专项经费项目(20150528)、浙江省重大科研专项(2012C12017-3)、浙江省自然科学基金(LQ13C030002)、浙江省科技计划项目(2013C25096和2014F50003)、浙江省远洋渔业(2015)“基于生态系统水平的中以(中国-以色列)海水养殖技术合作与交流”。

* 通讯作者(E-mail: lzly2010@126.com)。

塑料桶内, 每个桶中插种4株, 并在自然环境下培养, 定期浇灌Hoagland营养液, 保持水层1~2 cm。

2 试验处理

试验在浙江省海洋水产养殖研究所实验室内进行。试验设定4个处理: (1)喷洒自来水; (2)喷洒0.1 mmol·L⁻¹烯效唑; (3)低温处理: 喷洒自来水+低温(自来水+低温); (4)烯效唑缓解低温胁迫处理: 喷洒0.1 mmol·L⁻¹烯效唑+低温(烯效唑+低温)。具体操作为: 2014年11月, 把5~6对叶生长个体一致的幼苗移入智能光照培养箱内适应14 d, 设定温度为(20/25)°C(夜/昼, 下同), 光照每天12 h, 光照强度400 μmol·m⁻²·s⁻¹, 相对湿度70%。适应结束后, 把幼苗分为两部分, 一部分叶面喷洒自来水, 另一部分叶面喷洒烯效唑。每天上午和下午喷洒2次, 喷洒以叶面湿润且不下滴为宜, 处理共7 d。然后, 取喷洒自来水和烯效唑各一半置于另一台智能光照培养箱内, 温度设定为(-2/5)°C, 光照条件不变。另一半作物仍保留在温度为(20/25)°C、光照每天12 h及光照强度400 μmol·m⁻²·s⁻¹的光照培养箱内作为对照和适宜温度条件下用烯效唑处理。低温胁迫48 h后, 温度调整为(20/25)°C, 恢复48 h。分别在低温48 h和恢复48 h, 选取幼苗顶端完全展开的倒三对叶片进行光合、荧光以及生理指标测定, 每个处理3盆, 3次重复。

3 测定指标与方法

在温度为25°C, 光强为400 μmol·m⁻²·s⁻¹的光照培养箱内恢复15 min后测定光合参数。利用Li-6400型便携式光合仪(LI-COR公司, 美国)测定顶端完全展开的倒三对叶片的 P_n 、 C_i 和 G_s 。叶片气孔限制值(L_s)根据公式 $L_s=1-C_i/C_a$ 计算, 式中 C_a 为环境CO₂浓度。

在测定光合参数相同条件下, 用FMS-2型便携调制式叶绿素荧光仪测定叶片荧光参数。测定前先暗适应30 min, 然后打开FMS-2的内源光化光(400 μmol·m⁻²·s⁻¹), 5 min后测定稳态荧光(F_s)、光下最大荧光(F_m)、光下最小荧光(F_o)。根据Roháček (2002)的方法计算 Φ_{PSII} 、 F_v/F_m 、 q_p 与NPQ。

将0.1 g叶片剪成小片, 放于25 mL的无水乙醇-丙酮(1:1, V/V)容量瓶中, 定容, 放于25°C避光24 h后, 分别在470、649及665 nm波长下测定吸光值。叶绿素含量依照李合生(2000)的公式计算。

取0.5 g叶片, 加5 mL 50 mmol·L⁻¹磷酸提取液(pH 7.0), 在冰浴上研磨, 4°C条件下10 000×g离心30 min, 上清液为待测提取液。用氯化硝基四氮唑蓝(nitrotetrazolium, NBT)法560 nm比色测定SOD活性(Tan等2008); 愈创木酚法测定POD活性(Tan等2008); MDA含量的测定采用硫代巴比妥酸法(李合生2000)。用H₂O₂清除反应法290 nm吸光度值变化测定APX活性(沈文飏等1996)。

将0.5 g新鲜叶片放入15 mL去离子水中, 用抽气机抽气15 min后静置60 min, 用DDS211AT型电导仪测定外渗电解质(S_1), 以沸水煮10 min杀死植物组织为终电导值(S_2), 并计算细胞膜相对透性(高俊凤2000)。

4 数据处理与分析

采用SPSS 21软件对实验数据进行方差分析和LSD显著性检验, 并使用SigmaPlot 10.0绘图软件作图。

实验结果

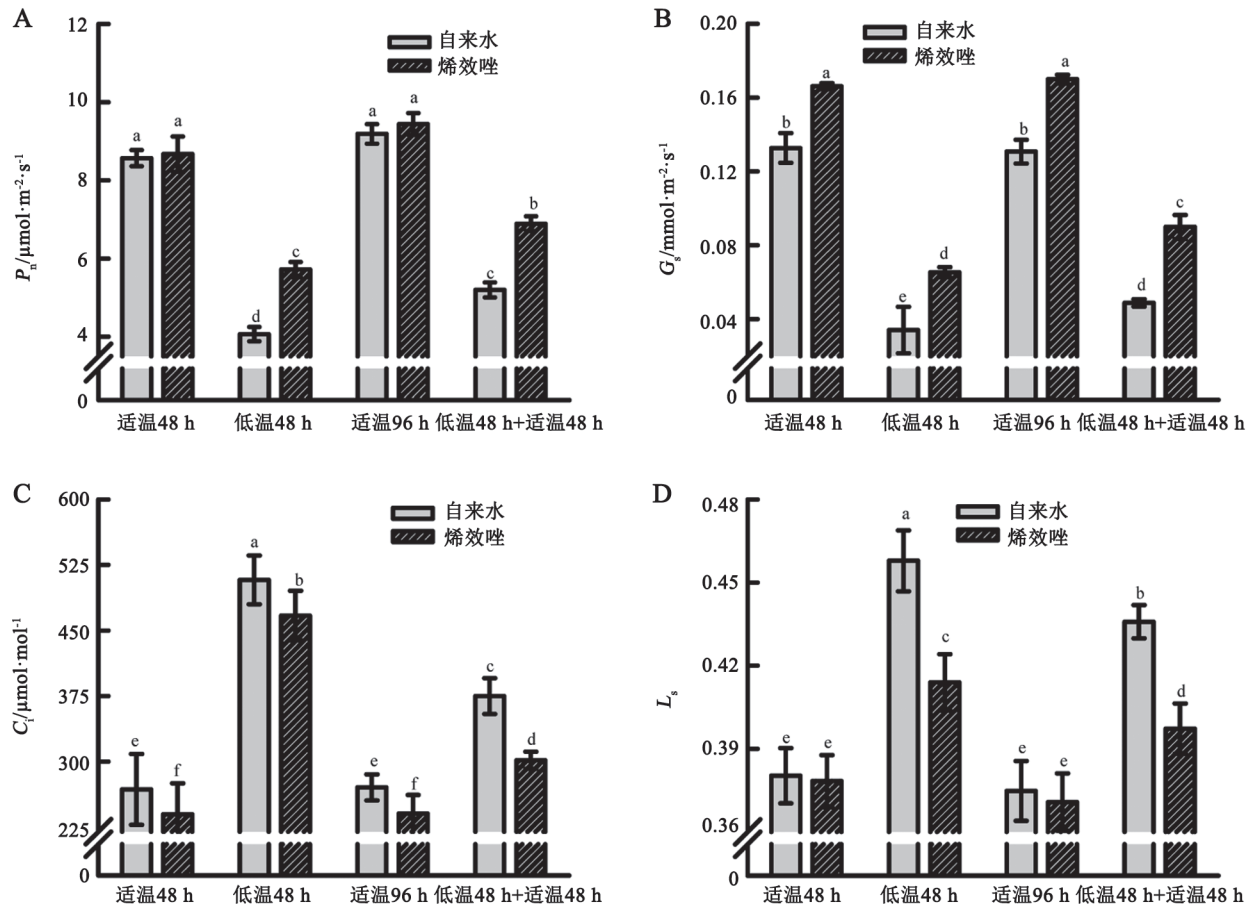
1 烯效唑对低温胁迫下秋茄幼苗叶片 P_n 、 G_s 、 C_i 和 L_s 的影响

如图1所示, 与自来水处理相比, 适温48 h和96 h条件下烯效唑处理对叶片 P_n 和 L_s 无显著影响, 但烯效唑能显著提高秋茄幼苗叶片 G_s , 显著降低叶片 C_i ; 与适温48 h和96 h相比, 自来水和烯效唑处理均显著降低了低温胁迫48 h和低温胁迫后适温恢复48 h条件下叶片 P_n 和 G_s , 而显著增加了叶片 C_i 和 L_s 。

由图1-A和B可知, 与自来水处理相比, 烯效唑处理显著提高了低温胁迫48 h条件下秋茄幼苗叶片 P_n 和 G_s ; 在低温胁迫后适温恢复48 h条件下, 烯效唑缓解低温伤害作用仍存在, 且叶片 P_n 和 G_s 为自来水处理的1.3倍和1.8倍, 仍达到显著差异; 与自来水处理相比, 烯效唑处理能显著降低低温胁迫48 h条件下植株叶片 C_i 和 L_s 且均比自来水处理减少10.2%和12.3%, 差异均达到显著水平(图1-C和D); 在低温48 h后适温恢复48 h条件下, 烯效唑仍对植株叶片 C_i 和 L_s 有显著抑制作用。

2 烯效唑对低温胁迫下秋茄幼苗叶片NPQ、 q_p 、 Φ_{PSII} 和 F_v/F_m 的影响

与自来水处理相比, 适温48 h和96 h条件下烯效唑处理对叶片 q_p 、NPQ、 Φ_{PSII} 以及 F_v/F_m 均无

图1 烯效唑对低温胁迫下秋茄幼苗叶片 P_n 、 G_s 、 C_i 和 L_s 的影响Fig.1 Effect of uniconazole on leaf P_n , G_s , C_i and L_s of *K. obovata* seedlings under low temperature stress

适温48 h: 在(20/25)°C培养箱中生长48 h; 低温48 h: 在(-2/5)°C培养箱中生长48 h; 适温96 h: 在(20/25)°C培养箱中生长96 h; 低温48 h+适温48 h: 在(-2/5)°C培养箱中生长48 h后, 调整温度为(20/25)°C恢复48 h。各柱形上用不同小写字母标识表示差异显著($P < 0.05$), 下同。

显著影响(图2); 与适温48 h和96 h相比, 自来水和烯效唑处理均显著降低了低温胁迫48 h和低温胁迫后适温恢复48 h条件下叶片 q_p 和 Φ_{PSII} , 而显著增加了叶片NPQ; 与适温48 h相比, 自来水和烯效唑处理均显著降低了低温胁迫48 h条件下叶片 F_v/F_m , 但与适温96 h相比, 仅自来水显著降低了低温胁迫后适温恢复48 h条件下叶片 F_v/F_m 。由图2可知, 与自来水处理相比, 烯效唑处理显著提高了低温胁迫48 h下秋茄幼苗叶片 q_p 、 Φ_{PSII} 和 F_v/F_m , 反而显著降低了叶片NPQ, 并且在低温胁迫48 h后适温恢复48 h时, 烯效唑对 q_p 、 Φ_{PSII} 和 F_v/F_m 的促进作用仍存在。

3 烯效唑对低温胁迫下秋茄叶片叶绿素含量和Chl a/Chl b比值的影响

由图3可知, 与自来水处理相比, 适温48 h和96

h条件下烯效唑处理能显著提高叶片叶绿素含量和Chl a/Chl b比值; 与适温48 h和96 h相比, 低温48 h和低温胁迫后适温恢复48 h条件下自来水和烯效唑处理均显著减少了植株叶片叶绿素含量和Chl a/Chl b比值; 在低温48 h和低温胁迫后适温恢复48 h条件下, 烯效唑处理提高了叶片叶绿素含量和Chl a/Chl b比值, 并分别比自来水处理增加了11.1%和16.0%、13.2%和21.8%, 均达到显著差异。

4 烯效唑对低温胁迫下秋茄幼苗叶片POD、APX、SOD活性、MDA含量及细胞膜透性的影响

与适温48 h和96 h相比, 自来水和烯效唑处理均显著降低了低温胁迫48 h和胁迫后适温恢复48 h条件下叶片POD和APX活性, 反而增加了MDA含量和SOD活性(图4); 如图4-A和B所示, 与自来水处理相比, 烯效唑处理显著提高了适温48 h

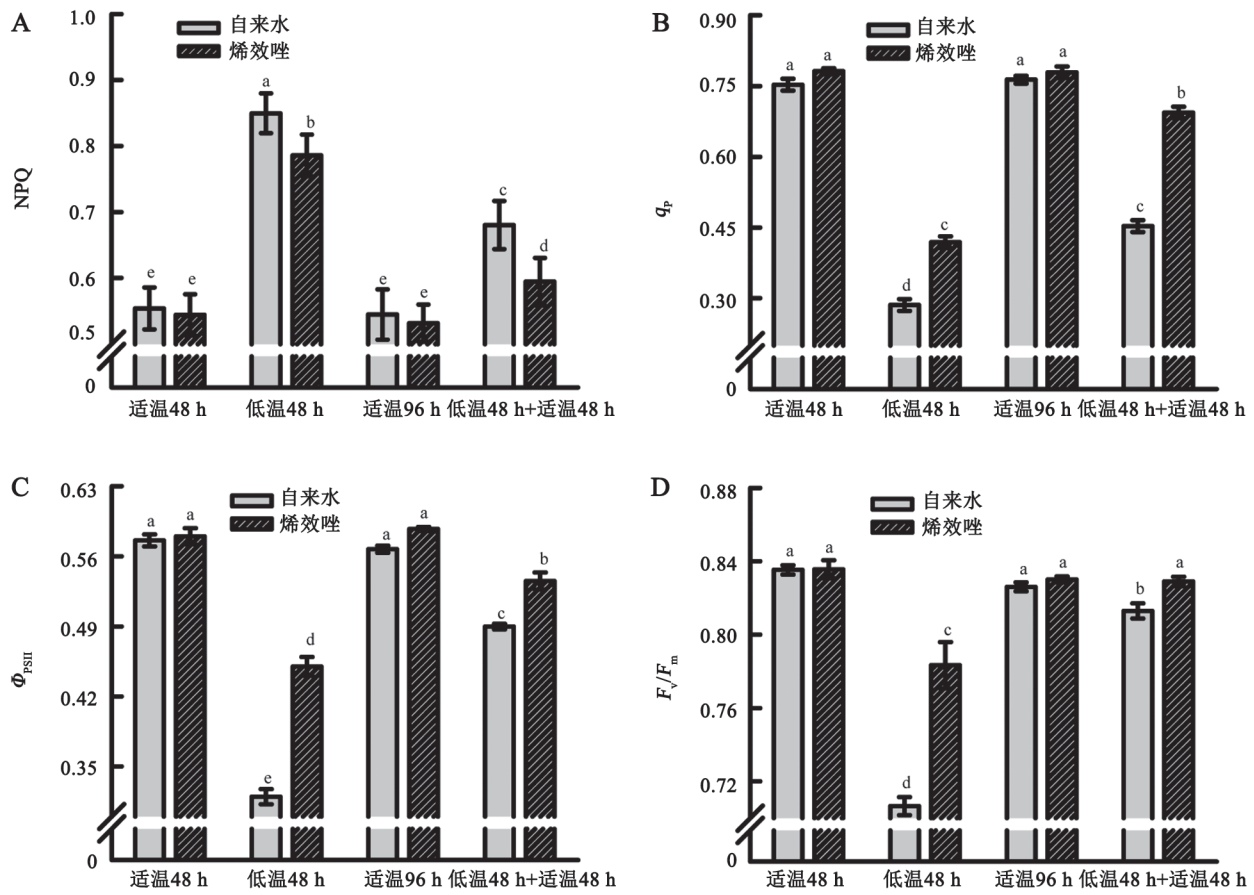


图2 烯效唑对低温胁迫下秋茄幼苗叶片NPQ、 q_p 、 Φ_{PSII} 和 F_v/F_m 的影响

Fig.2 Effect of uniconazole on leaf NPQ, q_p , Φ_{PSII} and F_v/F_m of *K. obovata* seedlings under low temperature stress

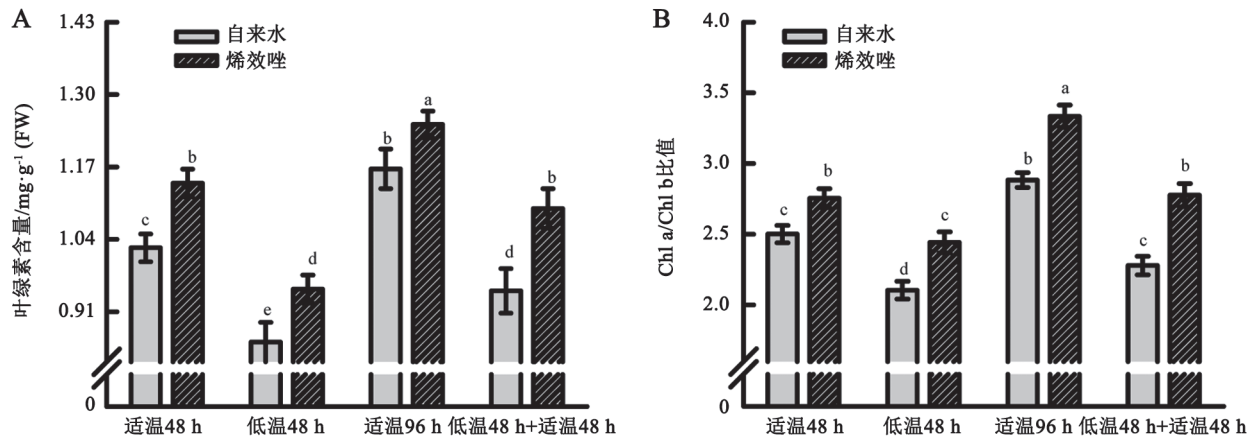


图3 烯效唑对低温胁迫下秋茄叶片叶绿素含量和Chl a/Chl b比值的影响

Fig.3 Effect of uniconazole on leaf chlorophyll content and Chl a/Chl b ratio of *K. obovata* seedlings under low temperature stress

和96 h条件下叶片POD、APX活性; 在低温48 h和低温胁迫后适温恢复48 h条件下, 烯效唑处理提高了叶片POD、APX活性, 并分别比自来水处理增

加了11.4%和9.4%、13.3%和11.9%, 均达到显著差异; 由图4-C所知, 与自来水处理相比, 烯效唑能显著提高适温48 h和96 h条件下叶片SOD活性; 在低

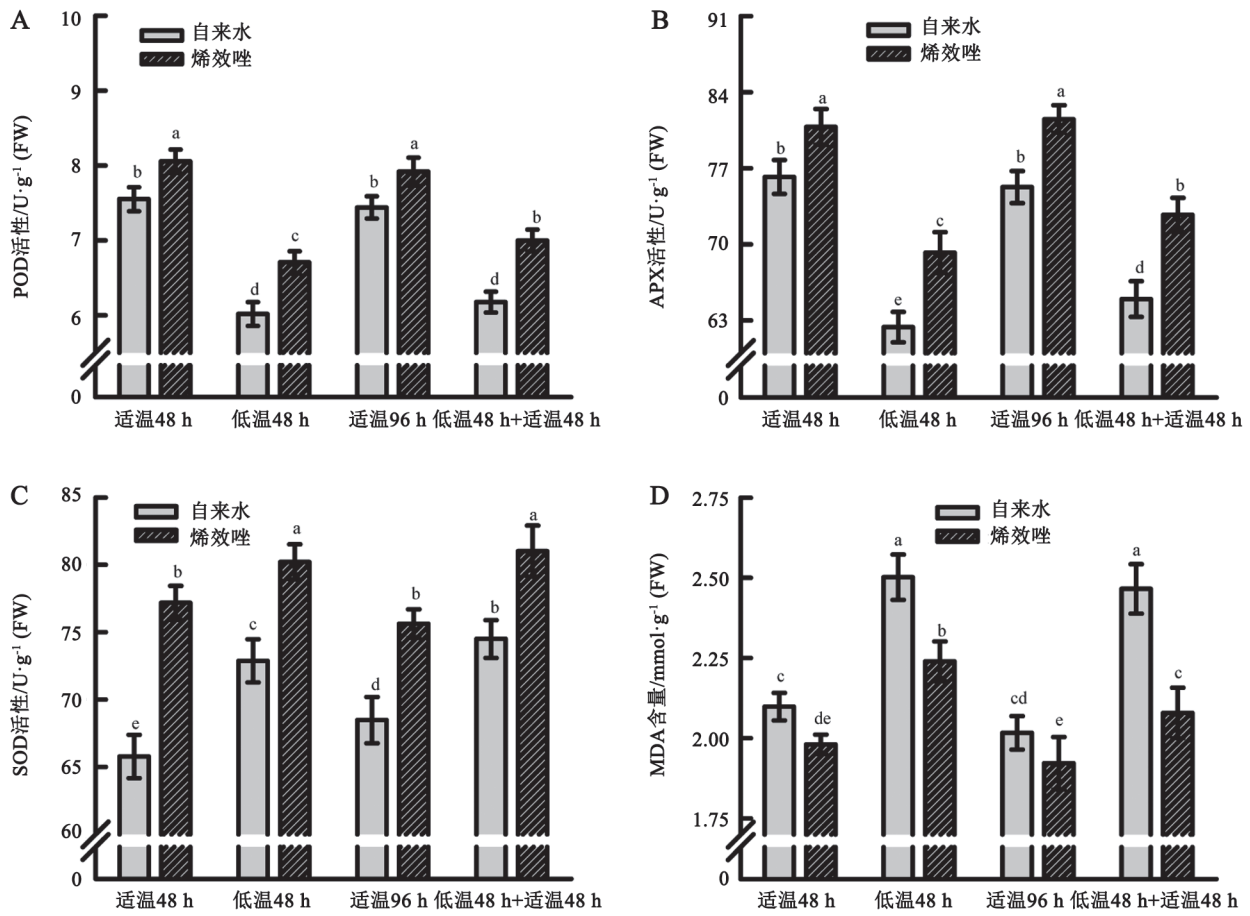


图4 烯效唑对低温胁迫下秋茄幼苗叶片POD、APX、SOD活性和MDA含量的影响

Fig.4 Effect of uniconazole on the activities of POD, APX and SOD and MDA content in leaves of *K. obovata* seedlings under low temperature stress

温48 h和低温胁迫后适温恢复48 h条件下, 烯效唑处理提高了叶片SOD活性, 并分别比自来水处理增加10.1%和8.8%, 均达到显著水平; 与自来水处理相比, 烯效唑处理显著减少了低温48 h和适温恢复48 h下叶片MDA含量(图4-D)。

在适温48 h和96 h条件下, 烯效唑抑制了叶片细胞膜透性的增加, 但与自来水处理之间无显著差异(图5)。在低温48 h条件下, 自来水和烯效唑处理均提高了叶片细胞膜透性, 并比适温48 h增加38.24%和11.28%, 差异达到了显著水平; 在低温48 h后适温恢复48 h条件下, 仅自来水处理显著提高了叶片细胞膜透性; 与自来水处理相比, 烯效唑处理能显著减少低温48 h和低温胁迫后适温恢复48 h条件下叶片细胞膜透性。

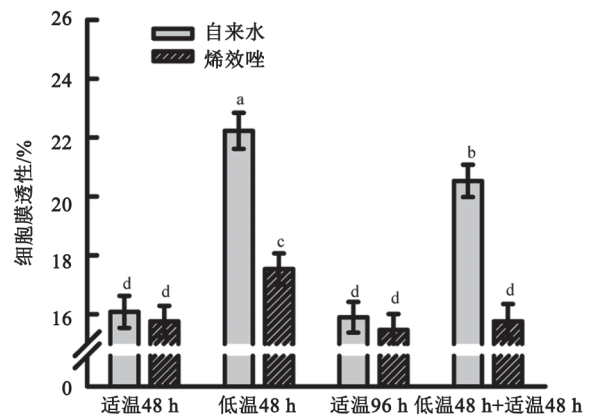


图5 烯效唑对低温胁迫下秋茄幼苗叶片细胞膜透性的影响

Fig.5 Effect of uniconazole on the cell membrane permeability in leaves of *K. obovata* seedlings under low temperature stress

讨 论

早期研究(郑春芳等2013)发现, 低温胁迫下秋茄幼苗叶片 P_n 的降低主要是因为非气孔限制所致, 并认为这与光合色素含量下降、活性氧代谢失调、生物膜结构的破坏等有关。烯效唑能增加水分胁迫下百日草叶片叶绿素含量, 提高植株叶片 P_n 和 G_s (李宁毅等2012)。本研究中, 低温48 h处理显著降低了红树植物秋茄幼苗叶片叶绿素含量、Chl a/Chl b比值、 G_s 以及 L_s , 反而增加了 C_i 。根据Farquhar和Sharkey (1982)的观点, 本研究认为 P_n 的减少也是与非气孔限制有关, 而降低的Chl a/Chl b比值体现了低温胁迫干扰了叶片叶绿素构成, 即Chl a的合成对低温胁迫更为敏感。此外, 低温48 h后适温恢复48 h, 叶片 P_n 和 G_s 仍显著低于适温96 h条件下的值, 而 C_i 和 L_s 显著高于适温96 h条件下的值, 表明植株低温胁迫对光合作用造成的伤害仍存在。烯效唑处理可显著提高低温胁迫下秋茄幼苗叶片叶绿素含量、Chl a/Chl b比值、 P_n 和 G_s , 抑制 C_i 和 L_s 增加, 并加速植株光合能力的恢复。可见, 烯效唑处理可通过延缓叶绿素降解, 增强光合作用的效率, 减少非气孔限制对光合作用的影响。

逆境胁迫条件下, 红树植物抗氧化能力影响着植株光合作用(廖岩和陈桂珠2007; 李诗川等2014)。Zheng等(2013)发现低温胁迫降低了红树植物秋茄幼苗叶片SOD和POD活性, 增加了膜脂过氧化产物MDA含量, 抑制了幼苗叶片光合色素合成, 植株光合能力受阻。Chen等(2014)也认为, 盐胁迫下桐花树幼苗叶片SOD、CAT等酶活性的降低会抑制色素合成, 导致光合作用显著下降。烯效唑能提高油菜幼苗叶片SOD、POD以及CAT活性, 减少MDA积累, 有效促进叶绿素合成(Leul和Zhou 1999)。同样的诱导作用也发生在热胁迫下(Zhou和Leul 1999)。本研究中, 低温胁迫48 h及低温胁迫后恢复适温48 h均显著降低了秋茄幼苗叶片POD和APX活性, 反而增加了SOD活性、MDA含量和细胞膜透性, 表明SOD受低温胁迫影响较强, 但POD、APX却在活性氧清除过程中起关键作用。在胁迫和恢复期间, 烯效唑能显著提高低温胁迫下叶片SOD、POD和APX活性, 有效地减少MDA含量和细胞膜透性, 表明烯效唑能快速激活抗氧化酶, 抑制活性氧积累, 维护细胞内活

性氧的清除平衡, 减少膜脂过氧化伤害, 稳定细胞膜结构, 这与Zhou和Leul (1998)的研究一致。

分析叶绿素荧光参数可以探明低温胁迫下光合作用的变化特征, 尤其是PSII光化学活性(Dai等2007)。NPQ反映的是PSII天然色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的光能部分, 对光合机构起一定的保护作用。研究发现, 低温胁迫会降低叶片 q_p 和 Φ_{PSII} , 反而增加NPQ, 并指出叶片 Φ_{PSII} 与冷害指数呈极显著负相关(颌建明等2011)。为了探索外源物质对低温胁迫下植物荧光特性的影响, 吴雪霞等(2013)报导了外源6-苄氨基嘌呤(6-BA)可以显著提高低温胁迫下茄子幼苗叶片 F_v/F_m 、 q_p 和 Φ_{PSII} , 降低NPQ, 明确了外源物质的介入可以增加植物光合电子传递效率, 减轻低温胁迫对光合作用的抑制。本研究中, 低温胁迫48 h和适温恢复48 h后, 幼苗叶片 F_v/F_m 、 q_p 以及 Φ_{PSII} 均显著下降, 而NPQ显著增加, 结果认为低温胁迫抑制了PSII捕获激发能的效率和光合作用的原初反应, 导致叶片光合电子传递活性降低, 且越来越多的吸收光能通过非光化学的途径被耗散掉, 最终引起光合速率下降, 这与Ploschuk等(2014)在麻风树上的研究结果一致。烯效唑能显著提高低温胁迫下叶片 F_v/F_m 、 q_p 以及 Φ_{PSII} , 减少NPQ, 表明烯效唑能提高低温胁迫下叶片PSII原初光能转化率, 促进光合作用的电子传递和光合原初反应过程, 减轻胁迫对PSII的伤害, 抑制以热的形式耗散反应中心的光能来保护其光合能力。

综上所述, 低温胁迫48 h抑制了秋茄叶片叶绿素合成, 增加了膜脂过氧化作用, 导致了光合作用下降; 即使恢复48 h, 植株光合能力也难以恢复。烯效唑能缓解低温胁迫对秋茄幼苗叶片光合作用的抑制, 主要是通过减缓植株叶绿素降解、非气孔限制和PSII活性下降来减轻低温胁迫对光合作用的抑制, 同时烯效唑提高SOD、POD和APX活性, 降低秋茄幼苗膜脂过氧化产物MDA含量, 稳定了细胞膜结构, 从而抑制活性氧产生, 进而提高秋茄叶片光合作用, 减轻低温胁迫对植株的伤害。

参考文献

- Adam S, Murthy SDS (2014). Effect of cold stress on photosynthesis of plants and possible protection mechanisms. In: Gaur RK, Sharma P (eds). Approaches to Plant Stress and Their Manage-

- ment. New Delhi: Springer, 219–226
- Chen J, Xia Q, Wang C, Wang WH, Wu FH, Chen J, He BY, Zhu Z, Ru QM, Zhang LL, et al (2014). Nitric oxide alleviates oxidative stress caused by salt in leaves of a mangrove species, *Aegiceras corniculatum*. *Aquat Bot*, 117: 41–47
- Chen LZ, Wang WQ, Zhang YH, Huang L, Zhao CL, Yang SC, Yang ZW, Chen YC, Xu HL, Zhong CR, et al (2010). Damage to mangroves from extreme cold in early 2008 in southern China. *Chin J Plant Ecol*, 34 (2): 186–194 (in Chinese with English abstract) [陈鹭真, 王文卿, 张宜辉, 黄丽, 赵春磊, 杨盛昌, 杨志伟, 陈粤超, 徐华林, 钟才荣等(2010). 2008年南方低温对我国红树植物的破坏作用. *植物生态学报*, 34 (2): 186–194]
- Chen Y, Xie ZS, Liu KD, Xu FH, Chen YC (2013). Differences of physiological responses between *Cerops tagal* and *Rhizophora stylosa* against low-temperature stress. *J Northwest A&F Univ-Nat Sci*, 41 (3): 69–74 (in Chinese with English abstract) [陈燕, 谢正生, 刘楷栋, 许方宏, 陈粤超(2013). 角果木和红海榄对低温胁迫的生理响应差异研究. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 41 (3): 69–74]
- Dai F, Zhou M, Zhang G (2007). The change of chlorophyll fluorescence parameters in winter barley during recovery after freezing shock and as affected by cold acclimation and irradiance. *Plant Physiol Biochem*, 45: 915–921
- Farquhar GD, Sharkey TD (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. *Annu Rev Plant Physiol*, 33: 317–345
- Jie JM, Yu JH, Huang GB, Feng Z (2011). Correlations between changes of absorption and transformation of light energy by PSII in pepper leaves and the variety tolerance under low temperature and weak light. *Sci Agr Sin*, 44 (9): 1855–1862 (in Chinese with English abstract) [颜建明, 郁继华, 黄高宝, 冯致(2011). 低温弱光下辣椒叶片PSII光能吸收和转换变化与品种耐性的关系. *中国农业科学*, 44 (9): 1855–1862]
- Kao WY, Shih CN, Tsai TT (2004). Sensitivity to chilling temperatures and distribution differ in the mangrove species *Kandelia candel* and *Avicennia marina*. *Tree Physiol*, 24: 859–864
- Leul M, Zhou WJ (1999). Alleviation of waterlogging damage in winter rape by uniconazole application: effects on enzyme activity, lipid peroxidation, and membrane integrity. *J Plant Growth Regul*, 18: 9–14
- Li HS (2000). Principle and Technology of Plant Physiological and Biochemical Experiments. Beijing: Higher Education Press, 134–137 (in Chinese) [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, 134–137]
- Li NY, Shi YP, Wang JZ (2012). Effect of uniconazole on photosynthetic characters and leaf anatomical structure of zinnia seedlings under water stress. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 32 (8): 1626–1631 (in Chinese with English abstract) [李宁毅, 时彦平, 王吉振(2012). 水分胁迫下烯效唑对百日草幼苗光合特性及叶解剖结构的影响. *西北植物学报*, 32 (8): 1626–1631]
- Li S, Li N, Liu Q, Chen J, Xiang M, Wang Y (2014). Analyses on ion accumulation, photosynthetic and antioxidant capacities and their correlations of mangrove plants in *Sonneratia*. *J Plant Resour Environ*, 3 (3): 15–23 (in Chinese with English abstract) [李诗川, 李妮亚, 刘强, 陈坚, 向敏, 王永丹(2014). 海桑属红树植物离子积累、光合和抗氧化能力及相关性分析. *植物资源与环境学报*, 3 (3): 15–23]
- Liao Y, Chen GZ (2007). Research on physiological adaptability of three mangrove species to salt stress. *Acta Ecol Sin*, 27 (6): 2208–2214 (in Chinese with English abstract) [廖岩, 陈桂珠(2007). 三种红树植物对盐胁迫的生理效应. *生态学报*, 27 (6): 2208–2214]
- Liu K, Liu L, Liu H, Wang S (2014). Exploring the effects of biophysical parameters on the spatial pattern of rare cold damage to mangrove forests. *Remote Sens Environ*, 150: 20–33
- Ploschuk EL, Bado LA, Salinas M, Wassner DF, Windauer LB, Insausti P (2014). Photosynthesis and fluorescence responses of *Jatropha curcas* to chilling and freezing stress during early vegetative stages. *Environ Exp Bot*, 102: 18–26
- Purohit S, Singh VP (1999). Uniconazole (S-3307) induced protection of *Abelmoschus Esculentus* L. against cadmium stress. *Photosynthetica*, 36 (4): 597–599
- Qiu J, Wang R, Yan J, Hu J (2005). Seed film coating with uniconazole improves rape seedling growth in relation to physiological changes under waterlogging stress. *Plant Growth Regul*, 47: 75–78
- Roháček K (2002). Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships. *Photosynthetica*, 40 (1): 13–29
- Singh VP (1993). Uniconazole (S-3307) induced cadmium tolerance in wheat. *J Plant Growth Regul*, 12: 1–3
- Shen WB, Xu LL, Ye MB, Zhang RX (1996). Study on determination of ASP activity. *Plant Physiol Commun*, 32 (2): 203–205 (in Chinese) [沈文飏, 徐朗莱, 叶茂炳, 张荣铤(1996). 抗坏血酸过氧化物酶活性测定的探讨. *植物生理学通讯*, 32 (2): 203–205]
- Sheue CR, Liu HY, Yong JWH (2003). *Kandelia obovata* (Rhizophoraceae), a new mangrove species from Eastern Asia. *Taxon*, 52: 287–294
- Tan W, Liu J, Dai T, Jing Q, Cao W, Jiang D (2008). Alterations in photosynthesis and antioxidant enzyme activity in winter wheat subjected to post-anthesis water-logging. *Photosynthetica*, 46 (1): 21–27
- Wang X, Cai J, Jiang D, Liu F, Dai T, Cao W (2011). Pre-anthesis high-temperature acclimation alleviates damage to the flag leaf caused by post-anthesis heat stress in wheat. *J Plant Physiol*, 168: 585–593
- Wu XX, Yang XC, Zhu ZW, Zha DS, Xu S (2013). Effects of exogenous 6-BA on photosynthesis, chlorophyll fluorescence characteristics and the allocation of absorbed light in eggplant seedlings under low temperature stress. *Plant Physiol J*, 49 (11): 1181–1188 (in Chinese with English abstract) [吴雪霞, 杨晓春, 朱宗文, 查丁石, 许爽(2013). 外源6-BA对低温胁迫下茄子幼苗光合作用、叶绿素荧光参数及光能分配的影响. *植物生理学报*, 49 (11): 1181–1188]
- Yan YH, Li B, Yang WY (2009). Effects of uniconazole soaking on drought tolerance of soybean seedling. *Chin J Oil Crop Sci*, 31 (4): 480–485 (in Chinese with English abstract) [闫艳红, 李波, 杨文钰(2009). 烯效唑浸种对大豆苗期抗旱性的影响. *中国油料作物学报*, 31 (4): 480–485]

- Yang SC, Lin P, Nakasuga T (2001). Effect of 5°C night temperature on photosynthetic rate and transpiration rate of mangrove seedlings. *Bull Bot Res*, 21 (4): 587–591 (in Chinese with English abstract) [杨盛昌, 林鹏, 中须贺常雄(2001). 5°C夜间低温对红树幼苗光合速率和蒸腾速率的影响. *植物研究*, 21 (4): 587–591]
- Yao X, Ren WJ, Yang WY, Huang DL, Yin D (2008). Effects of S₃₃₀₇ on the ability of rice seedlings to resist chilling stress. *Acta Pratac Sin*, 17 (5): 68–75 (in Chinese with English abstract) [姚雄, 任万军, 杨文钰, 黄端龙, 尹丹(2008). 烯效唑对水稻秧苗抵御不同类型低温胁迫能力的影响. *草业学报*, 17 (5): 68–75]
- Zheng C, Liu W, Chen S, Qiu J, Huang L, Peng X, Huang X, Wang N (2003). Effects of short-term dark chilling on leaves carbon and nitrogen metabolism and involved activities of enzymes in mangrove *Kandelia obovata* seedling. *Acta Ecol Sin*, 33 (21): 6853–6862 (in Chinese with English abstract) [郑春芳, 刘伟成, 陈少波, 仇建标, 黄丽, 彭欣, 黄晓林, 王宁(2003). 短期夜间低温胁迫对秋茄幼苗碳氮代谢及其相关酶活性的影响. *生态学报*, 33 (21): 6853–6862]
- Zheng C, Liu W, Qiu J, Huang L, Huang X, Chen S (2013). Comparison of physiological characteristic of *Kandelia obovata* at different ages in winter in the northernmost mangrove transplanted area of China. *Acta Ecol Sin*, 33: 132–138
- Zhou W, Leul M (1998). Uniconazole-induced alleviation of freezing injury in relation to changes in hormonal balance, enzyme activities and lipid peroxidation in winter rape. *Plant Growth Regul*, 26: 41–47
- Zhou W, Leul M (1999). Uniconazole-induced tolerance of rape plants to heat stress in relation to changes in hormonal levels, enzyme activities and lipid peroxidation. *Plant Growth Regul*, 27: 99–104

Effect of uniconazole on photosynthesis and antioxidant system in *Kandelia obovata* seedlings under low temperature stress

ZHENG Chun-Fang¹, CHEN Ji-Nong¹, QIU Jian-Biao¹, LIU Wei-Cheng^{1,*}, ZHANG Cheng-Nian², PENG Xin¹

¹Zhejiang Key Laboratory of Exploitation and Preservation of Coastal Bio-resource, Wenzhou Ocean Research Institute, Zhejiang Mariculture Research Institute, Wenzhou, Zhejiang 325005, China; ²Wenzhou Vocational College of Science and Technology, Wenzhou, Zhejiang 325006, China

Abstract: The effect of uniconazole on leaf photosynthetic characteristics, chlorophyll fluorescence and antioxidant system in *Kandelia obovata* seedling under cold stress was investigated. *Kandelia obovata* seedlings were pretreated with 0.1 mmol·L⁻¹ uniconazole for 7 d, and then exposed to cold stress at day/night of (5/-2)°C for 48 h. Results show that the net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), chlorophyll content and Chl a/Chl b ratio significantly increased, and intercellular CO₂ concentration (C_i) and stomatal limitation (L_s) were reduced in *K. obovata* leaves by the use of uniconazole. The photochemical efficiency of photosystem II (F_v/F_m), actual photochemical efficiency (Φ_{PSII}) and photochemical quenching coefficient (q_p) could be enhanced, but non-photochemical quenching coefficient (NPQ) decreased, in *K. obovata* leaves with uniconazole treatment. In addition, uniconazole alleviated the oxidative damage in leaves of *K. obovata* by reducing cell membrane permeability and lipid peroxidation, and by increasing the activities of superoxide dismutase (SOD), ascorbate peroxidase (APX) and peroxidase (POD). Sum up, it indicates that uniconazole alleviates freezing-induced cell damages through regulating the photosynthesis and antioxidant system of *K. obovata*.

Key words: mangrove; *Kandelia obovata*; uniconazole; low temperature stress; photosynthesis; antioxidant system

Received 2015-07-22 Accepted 2015-12-21

This work was supported by Special Funding for Research of National Oceanic Public Service Industry (Grant No. 201505028), Zhejiang Provincial Natural Science Foundation (Grant No. LQ13C030002), Science and Technology Plan of Zhejiang Province (Grant Nos. 2012C12017-3, 2013C25096 and 2014F50003), and Zhejiang Province Pelagic Fishery (2015) “Cooperation and Exchange of Aquaculture Technology Between China and Israel Based on the Level of Ecological System”.

*Corresponding author (E-mail: lzly2010@126.com).