



苏应威, 刘海娇, 范云霞, 朱书生, 杨敏. 高温对番茄幼苗叶片的损伤及外源氨基酸缓解高温下叶片伤害的效应评价[J]. 中国农业大学学报, 2025, 30(03): 120-130.

SU Yingwei, LIU Haijiao, FAN Yunxia, ZHU Shusheng, YANG Min. Evaluation of high temperature damage to tomato seedling leaves and the effect of exogenous amino acid in alleviating leaf damage under high temperature[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2025, 30(03): 120-130.

DOI: 10.11841/j.issn.1007-4333.2025.03.11

高温对番茄幼苗叶片的损伤及外源氨基酸缓解高温下叶片伤害的效应评价

苏应威 刘海娇 范云霞 朱书生 杨敏*

(云南农业大学 植物保护学院/农业生物多样性与病虫害控制教育部重点实验室/云南生物资源保护与利用国家重点实验室, 昆明 650201)

摘要 为探究高温对番茄幼苗叶片的影响及外源氨基酸缓解高温胁迫的效果, 首先在高温(36℃)和适温(25℃)下处理番茄幼苗15 d, 统计叶片热损伤率并测定叶绿素含量和抗氧化酶活性; 然后利用代谢组学的方法分析高温下番茄幼苗的代谢响应; 最后评价外源喷施甘氨酸、天冬酰胺、异亮氨酸及其混配溶液对番茄幼苗高温胁迫的缓解效果。结果表明: 与对照相比, 高温导致番茄幼苗叶片热损伤率极显著提高4.11倍($P<0.01$), 叶绿素含量显著降低1.16倍($P<0.01$), 过氧化物酶(POD)活性极显著增加2.09倍($P<0.01$); 代谢组分析显示高温导致番茄幼苗叶片中氨基酸及衍生物、糖及衍生物、胺类和有机酸的相对含量分别显著增加3.53、3.21、1.59和1.38倍($P<0.05$), 无机酸极显著增加2.50倍($P<0.01$); KEGG富集分析进一步表明高温胁迫后番茄幼苗叶片氨基酸代谢和碳水化合物代谢增强。外源喷施1和5 mmol/L的甘氨酸和异亮氨酸、5 mmol/L的天冬酰胺以及1 mmol/L 3种氨基酸的混配溶液能降低番茄幼苗叶片热损伤率, 其中1 mmol/L的混配溶液处理效果最佳; 与清水对照处理相比, 叶片热损伤率显著降低1.82倍($P<0.05$)。本研究可为利用氨基酸缓解番茄高温胁迫提供理论基础。

关键词 番茄; 高温胁迫; 代谢响应; 氨基酸

中图分类号 S432.3+4

文章编号 1007-4333(2025)03-0120-11

文献标志码 A

Evaluation of high temperature damage to tomato seedling leaves and the effect of exogenous amino acid in alleviating leaf damage under high temperature

SU Yingwei, LIU Haijiao, FAN Yunxia, ZHU Shusheng, YANG Min*

(College of Plant Protection/Key Laboratory of Agrobiodiversity and Pest Management of Ministry of Education/State Key Laboratory for Conservation and Utilization Bio-resources in Yunnan, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China)

Abstract This study aimed to explore the effects of high temperature on the leaves of tomato seedlings and to evaluate the effect of exogenous amino acidson alleviating high temperature stress on tomato seedlings. Firstly, tomato seedlings were subjected to high temperature (36℃) and moderate temperature (25℃) for 15 days, and the leaf heat damage rate was measured. Subsequently, chlorophyll content and antioxidant enzyme activity were measured. Then, metabolomics was used to determine the metabolic response of tomato to high temperature stress. Finally, the effects of exogenous spray of glycine, asparagine,

收稿日期: 2024-07-08

基金项目: 国家重点研发计划中法农业联合实验室项目(2023YFE0107500); 云南省中青年后备人才项目(202005AC160045)

第一作者: 苏应威(ORCID:0009-0002-1350-0189), 博士研究生, E-mail: 737280067@qq.com

通讯作者: 杨敏(ORCID:0000-0003-2658-3075), 教授, 主要从事生物多样性控制病害研究, E-mail: yangminsenc@126.com

isoleucine and three amino acid mixtures on the high temperature stress of tomato seedlings were evaluated. The results showed that: Compared with the control, the heat damage rate of tomato seedlings was highly significantly increased by 4.11 times ($P<0.01$), the content of chlorophyll was highly significantly decreased by 1.16 times ($P<0.01$), and the activity of peroxidase (POD) was highly significantly increased by 2.09 times ($P<0.01$). The metabolomic analysis demonstrated that the relative contents of amino acids and derivatives, sugars and derivatives, amines and organic acids increased significantly by 3.53, 3.21, 1.59 and 1.38 times, respectively ($P<0.05$), inorganic acids was highly significantly increased by 2.50 times ($P<0.01$). KEGG enrichment analysis further indicated that amino acid metabolism and carbohydrate metabolism of tomato seedlings were enhanced after high temperature stress. Lastly, exogenous application of 1 and 5 mmol/L of glycine and isoleucine, 5 mmol/L asparagine, and 1 mmol/L mixture of three amino acids effectively reduced heat damage of tomato seedlings leaves, among which 1 mmol/L amino acid mixture showed the best effect compared with the sterilized water control. The leaf heat damage rate was significantly reduced by 1.82 times ($P<0.05$). The findings of this study can provide a theoretical basis for employing amino acids to mitigate high temperature stress in tomato cultivation.

Keywords tomato seedlings; high temperature stress; metabolic response; amino acids

番茄(*Solanum lycopersicum* L.)是我国主要的蔬菜作物之一,生长中喜温但不耐热,尤其是幼苗阶段对高温环境非常敏感^[1]。番茄生长发育的最适温度是20~28℃,当环境温度持续在35℃以上会对番茄产生高温胁迫,限制营养生长、开花、花粉活力、果实发育和坐果^[2]。高温胁迫引起植物热损伤主要与活性氧积累有关,过量的活性氧会导致膜脂过氧化和膜透性增加,进而引起细胞损伤^[3]。在番茄上的研究证实,高温胁迫会导致番茄幼苗内超氧阴离子和丙二醛含量显著增加,破坏细胞膜和叶绿体完整性,抑制番茄幼苗的光合作用,严重影响番茄幼苗的生长发育^[1]。目前,设施栽培番茄是一种常见的番茄种植模式,不仅能提高番茄的产量和品质,还可获得较高的经济效益,发展前景广阔^[4]。然而,由于设施大棚环境相对封闭,棚内温度在高温天气可达45℃,对番茄苗产生高温胁迫效应,严重影响了番茄种植业的经济效益^[5]。此外,随着温室效应的加剧,全球气候持续变暖,高温胁迫对番茄的不利影响将逐年加剧^[6]。因此,明确高温对番茄幼苗的影响进而开发相关措施提高其耐热性是保障设施番茄优质高产的关键。

植物已经进化出多种策略来抵御高温胁迫。例如植物可通过抗氧化酶及非酶抗氧化物组成的抗氧化防御系统消除体内过量的活性氧^[7]。此外,复杂的代谢调控网络在植物应对高温胁迫中也发挥重要作用^[8]。如与热敏辣椒相比,耐热辣椒叶片中谷胱甘肽代谢途径的相关代谢产物明显增加,从而提高其耐热性^[9]。耐热型匍匐剪股颖(*Agrostis*

scabra Willd)在高温胁迫环境中可积累较多可溶性单糖、用于次级信号传导的支链氨基酸以及参与渗透调节的代谢物进而提高耐热性^[10]。众多研究也表明,代谢组学是研究植物对生物和非生物胁迫反应的有效工具^[8-11]。但目前对高温胁迫下番茄代谢响应的研究主要集中在花粉上^[12],对植株的研究相对较少。

培育耐热品种是缓解作物高温胁迫最有效的措施,但育种工作繁琐且耗时,在田间也难以量化耐热性状^[13-14]。近年来,外源喷施氨基酸类物质成为缓解作物高温胁迫常用且简单有效的措施^[15]。氨基酸在植物发育和胁迫防御中发挥着重要作用^[16]。甘氨酸是甘氨酸甜菜碱合成途径中的起始代谢物^[17],外源喷施甘氨酸甜菜碱能增强白菜的耐热性^[18]。天冬酰胺在植物中具有氮储存和运输功能,盐胁迫和干旱胁迫都会导致天冬酰胺积累^[19],叶面施用天冬酰胺能显著改善玉米植物在盐胁迫下的生长^[20]。异亮氨酸作为渗透调节因子在植物逆境抵抗中起着关键作用,外源应用10 nmol/L缬氨酸-苏氨酸-异亮氨酸-天冬氨酸短肽(VTID)能提高玉米幼苗抗氧化酶活性,从而有效地调节玉米幼苗的盐胁迫耐受性^[21]。但是,外源喷施甘氨酸、天冬酰胺和异亮氨酸能否增强番茄幼苗的耐热性尚未见报道。基于此,本研究拟以番茄幼苗为研究对象,测定高温胁迫对番茄幼苗叶片抗氧化酶等生理指标的影响,利用代谢组学方法分析番茄幼苗响应高温的代谢机制,探究甘氨酸、天冬酰胺和异亮氨酸3种外源氨基酸及其混合溶液缓解番茄幼苗高温

胁迫的潜力,以期在生产上应用氨基酸缓解番茄幼苗高温胁迫提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验材料:番茄种子,品种为‘夏粉’,购于山东寿光瑞恒种业。将复配基质按V(草炭):V(椰糠):V(蛭石)=7:2:1装入穴盘,每孔播种1粒种子,然后覆盖一层基质,浇透水,置于玻璃温室的苗床上。待番茄出苗后25 d,选取生长基本一致的番茄幼苗移栽进黑色方形培养盒(底部带透水孔)中,基质同上。缓苗7 d后用于开展试验。

1.2 试剂及仪器

供试试剂:叶绿素含量测定试剂盒,过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化氢酶(CAT)试剂盒均购于苏州格锐思生物科技有限公司。甘氨酸(99%)、天冬酰胺(98%)和异亮氨酸(98%)均购于上海易恩化学技术有限公司,甲氧基胺盐酸盐(98%)和吡啶(99.8%)购于Sigma-Aldrich公司,N-甲基-N-(三甲基硅烷基)三氟乙酰胺(>95%)购于梯希爱(上海)化成工业发展有限公司。

供试仪器:光照培养箱(上海一恒科技有限公司,中国)、真空干燥仪SpeedVac(Christ,德国)、离心机(Eppendorf, Centrifuge 5424R,德国)、酶标仪(Molecular Devices, Sunnyvale, CA,美国)、超声波清洗机(宁波新芝生物科技有限公司,中国)、分析天平(梅特勒-托利多仪器有限公司,瑞士)。气相色谱-质谱联用仪(Gas chromatography-mass spectrometry, GC-MS)型号为GC MS-QP 2010 Ultra(Shimadzu, Kyoto,日本),搭配自动进样器AOC-500(Shimadzu, Kyoto,日本),色谱柱为SH-Rxi-5Sil MS (30 m×0.25 mm×0.25 μm, Shimadzu, Kyoto,日本),载气为高纯氮气(99.99%)。

1.3 试验方法

1.3.1 番茄幼苗叶热损伤评估及叶片样品处理方法

利用光照培养箱设置不同环境温度对番茄幼苗进行处理。将生长情况一致的盆栽番茄幼苗分别放入2个光照培养箱,高温胁迫处理设置光照9 h(36℃)+黑暗15 h(25℃)循环,适温处理设置光照

9 h(25℃)+黑暗15 h(25℃)循环。2种温度均处理15 d,光照9 h期间培养箱光照强度设置为2 000 Lx,相对湿度保持在65%左右;黑暗15 h期间,相对湿度保持在40%左右。每个温度4盆。每3 d补充土壤水分,即光照结束1 h后将番茄花盆置于装无菌去离子水的塑料托盘中,使土壤吸收充足的水分。为防止光照等环境条件不均匀,每天随机调换花盆在光照培养箱中的位置。培养15 d后,统计番茄幼苗叶片出现变黄、焦枯、黄斑、枯萎和掉落等热损伤症状的叶片数,按照以下公式计算叶热损伤率:

$$\text{叶片热损伤率} = \text{损伤叶片数} / \text{植株总叶数} \times 100\% \quad (1)$$

统计完成后用无菌去离子水轻轻冲洗番茄叶片,然后用灭菌纱布轻轻擦干水分。用灭菌的剪刀快速剪下番茄幼苗叶片,置于液氮中速冻,然后保存于-80℃的冰箱中用于叶绿素含量、抗氧化酶活性测定以及代谢物提取。

1.3.2 叶绿素含量测定

使用叶绿体含量测定试剂盒测量番茄幼苗叶片中叶绿素含量。根据试剂说明书,取新鲜番茄叶片,称量0.1 g剪碎后置于研钵中,加入1 mL抽提Buffer和50 mg试剂一,在弱光条件下充分研磨(叶绿素对光敏感),随后转移至10 mL玻璃试管中,用抽提Buffer少量多次冲洗研钵、研棒,将冲洗液也转移至玻璃试管中,并用抽提Buffer补充至10 mL。然后置于黑暗条件下,待试管底部组织残渣完全变白后则提取完成。分别取200 μL浸提液(测定管)和抽提Buffer(空白管)于96孔板中,使用酶标仪于665和649 nm波长处读取吸光度A, $\Delta A_{665} = A_{665}(\text{测定}) - A_{665}(\text{空白})$, $\Delta A_{649} = A_{649}(\text{测定}) - A_{649}(\text{空白})$ 。按以下公式计算叶绿素含量:

$$\text{叶绿素含量} = C_T \times \frac{V}{1000 \times W} \quad (2)$$

$$C_T = 6.63 \times \Delta A_{665} + 18.08 \times \Delta A_{649} \quad (3)$$

式中: C_T 为叶绿素浓度, mg/L; V 为提取液体积, 10 mL; W 为样本质量, g; ΔA_{665} 和 ΔA_{649} 分别为叶绿素提取液在665和649 nm下的吸光度与空白对照的差值。

1.3.3 抗氧化酶活性测定

分别使用试剂盒测定过氧化物酶、超氧化物歧化酶以及过氧化氢酶活性。具体如下:取0.1 g番茄幼苗叶片和1 mL提取液冰浴匀浆,离心10 min

后取补充上清液 10 μL 加入无酶 96 孔板中,按照试剂盒说明书添加反应试剂,混匀后立即用酶标仪测量吸光度。过氧化物酶、超氧化物歧化酶以及过氧化氢酶活性测量波长分别为 470、450 以及 510 nm。

1.3.4 代谢物提取、鉴定和分析

参考苏应威等^[22]的方法使用 GC-MS 对叶片代谢物进行提取和检测。然后将代谢物的峰高归一化为总和,并通过 Metaboanalyst 6.0 (<http://www.metaboanalyst.ca/MetaboAnalyst/>) 中的 Pareto 方法进行对数转换和缩放。使用偏最小二乘判别分析 (Partial least squares-discriminant analysis, PLS-DA) 计算变量投影重要度 (Variable importance for the projection, VIP)。根据 $\text{VIP} > 1.0$ 且 $P < 0.05$ 筛选差异积累的代谢物。随后将差异代谢物映射到京都基因和基因组百科全书 (Kyoto encyclopedia of genes and genomes, KEGG) 数据库中的代谢通路进行分析,再根据通路影响值 (Pathway impact) > 0 且 $P < 0.05$ 筛选显著富集的代谢通路。

1.3.5 外源喷施氨基酸缓解番茄幼苗高温胁迫效应的评价

将生长情况一致的盆栽番茄幼苗植株置入 1 个光照培养箱,培养条件设置为 36 $^{\circ}\text{C}$ 光照培养 9 h + 25 $^{\circ}\text{C}$ 黑暗培养 15 h。用去离子水分别配置浓度为 1 和 5 mmol/L 浓度的甘氨酸、天冬酰胺和异亮氨酸

溶液 (Gly_1、Gly_5, Asn_1、Asn_5, Ile_1、Ile_5) 及 3 种氨基酸的混合溶液 (Mix_1、Mix_5),待光照结束 1 h 后均匀喷洒于番茄叶片上,以喷洒无菌去离子水为对照。每盆喷洒 3 mL,每 2 d 喷洒 1 次。期间每 3 d 补足 1 次土壤水分,培养方法同 1.3.1。每个处理 4 盆。处理 15 d 后根据番茄叶片热损伤情况统计叶热损伤率,方法同 1.3.1。

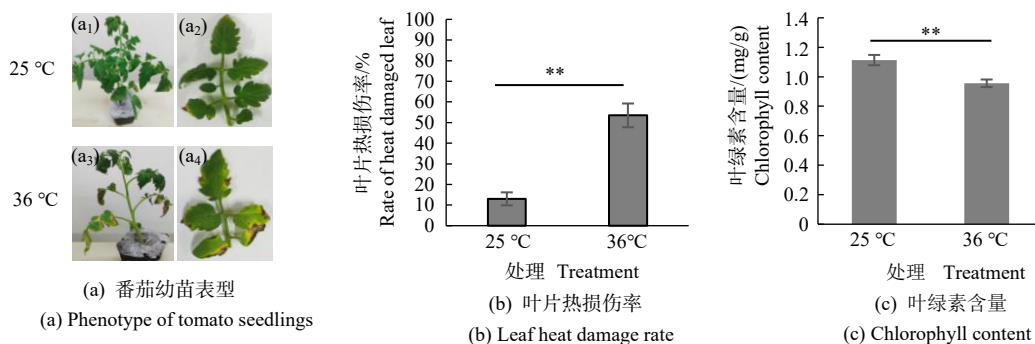
1.4 数据分析

利用 Excel 2019 进行数据处理及图表制作,采用 SPSS 27.0 软件中独立样本 t 检验对试验数据进行显著性检验。

2 结果与分析

2.1 高温胁迫对番茄幼苗叶片的影响

适温 (25 $^{\circ}\text{C}$) 和高温 (36 $^{\circ}\text{C}$) 处理后番茄幼苗叶片存在明显差异。适温处理后,番茄幼苗仅个别叶片的叶尖或叶缘出现干尖现象 (图 1(a₁)~(a₂)); 但高温胁迫处理后,较多叶片出现边缘变黄、焦枯、叶面黄斑、枯萎和掉落等热损伤现象,尤其是植株下部叶片症状更为明显,上部叶片受热损伤的程度较轻 (图 1(a₃)~(a₄))。叶损伤率统计结果表明 36 $^{\circ}\text{C}$ 处理的叶损伤率极显著高于 25 $^{\circ}\text{C}$ 4.11 倍 ($P < 0.01$, 图 1(b))。此外,高温胁迫导致番茄幼苗叶片叶绿素含量极显著降低 1.16 倍 ($P < 0.01$, 图 1(c))。



*, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ns, 无显著性差异。下同。

*, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ns, no significant difference. The same below.

图1 高温胁迫对番茄幼苗叶片的影响

Fig. 1 Effect of high temperature stress on leaves of tomato seedlings

2.2 高温胁迫对番茄幼苗抗氧化酶活性的影响

番茄叶片的抗氧化酶 POD、SOD 和 CAT 的活性测定结果表明 (图 2), 相对于 25 $^{\circ}\text{C}$ 适温, 36 $^{\circ}\text{C}$ 高温胁迫使抗氧化酶 POD 活性极显著增加 2.09 倍 ($P <$

0.01); 对 CAT 活性几乎没有影响; SOD 活性也有所增加, 但差异不显著。

2.3 高温胁迫对番茄幼苗叶片代谢的影响

2 个温度处理组共鉴定到 58 个代谢物, 包括 19 个

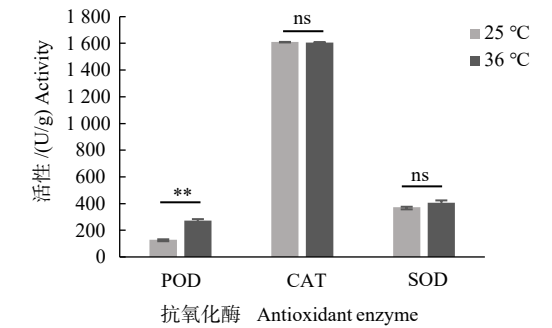
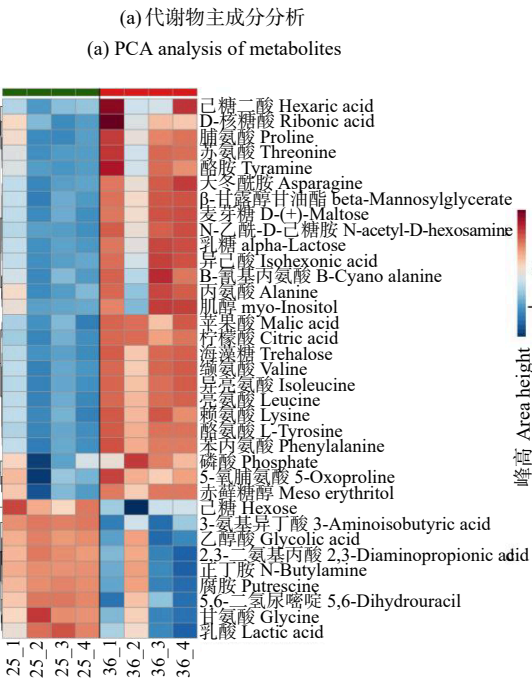
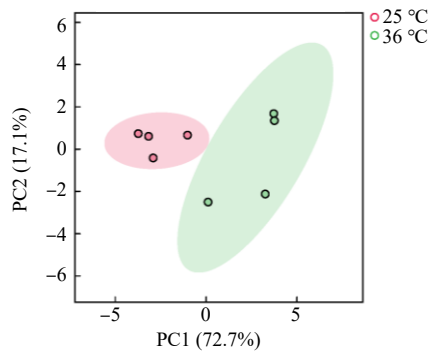
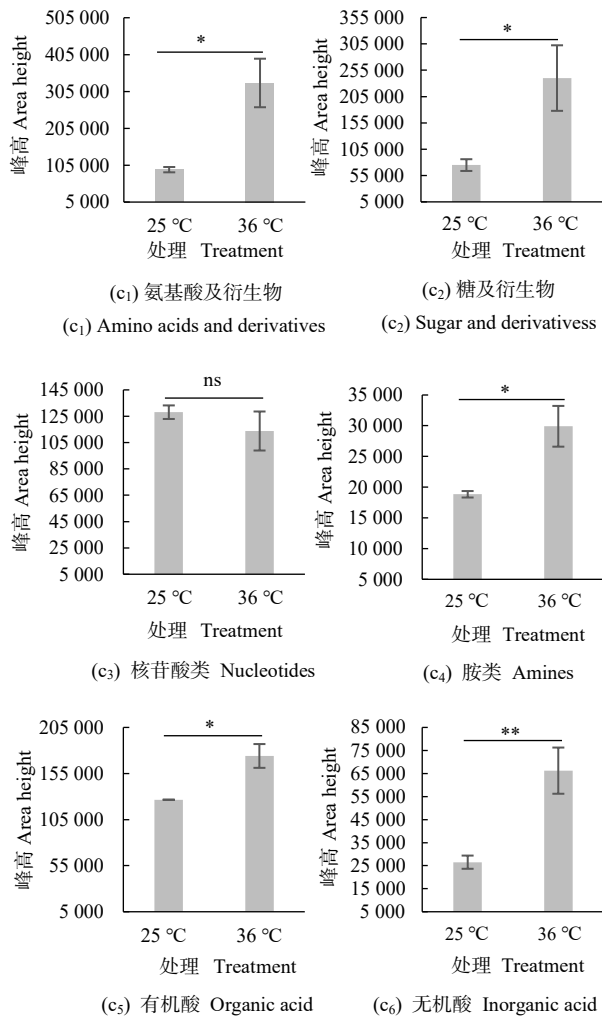


图2 高温胁迫对番茄叶片抗氧化酶活性的影响
Fig. 2 Effect of high temperature stress on antioxidant enzyme activity of tomato leaves



(b) 差异代谢物热图
(b) Heat map of differential accumulation metabolites

糖类及其衍生物、20个氨基酸及其衍生物、7个有机酸、3个醇类、3个胺类、2个游离脂肪酸、2个无机酸、1个核苷酸以及1个其它类物质。采用主成分分析区分不同处理番茄幼苗叶片的代谢差异,结果表明:叶片的2个主成分(PC1和PC2)对差异的解释率分别为72.17%和17.1%(图3(a)),表明高温胁迫改变了番茄幼苗的代谢谱。采用PLS-DA模型筛选到35个差异代谢物。聚类热图发现,25 °C和36 °C处理各有部分代谢物相对含量较高(图3(b)),进一步说明高温胁迫改变了番茄幼苗的叶片代谢。



(c) 差异代谢物分类
(c) Categorical of differential metabolites

图3 高温胁迫对番茄幼苗叶片代谢的影响
Fig. 3 Effect of high temperature stress on leaf metabolic profiles of tomato seedlings

对 35 个差异代谢物进行分类,可分为氨基酸及衍生物、糖及衍生物、胺类、有机酸、无机酸和核苷酸类共 6 类。与适温相比,氨基酸及衍生物、糖及衍生物、胺类和有机酸的相对含量在 36 ℃处理的番茄幼苗叶片中分别显著增加 3.53、3.21、1.59 和 1.38 倍($P<0.05$,图 3(c));无机酸极显著增加 2.50 倍($P<0.01$,图 3(c))。

2.4 高温胁迫对番茄幼苗叶片代谢通路的影响

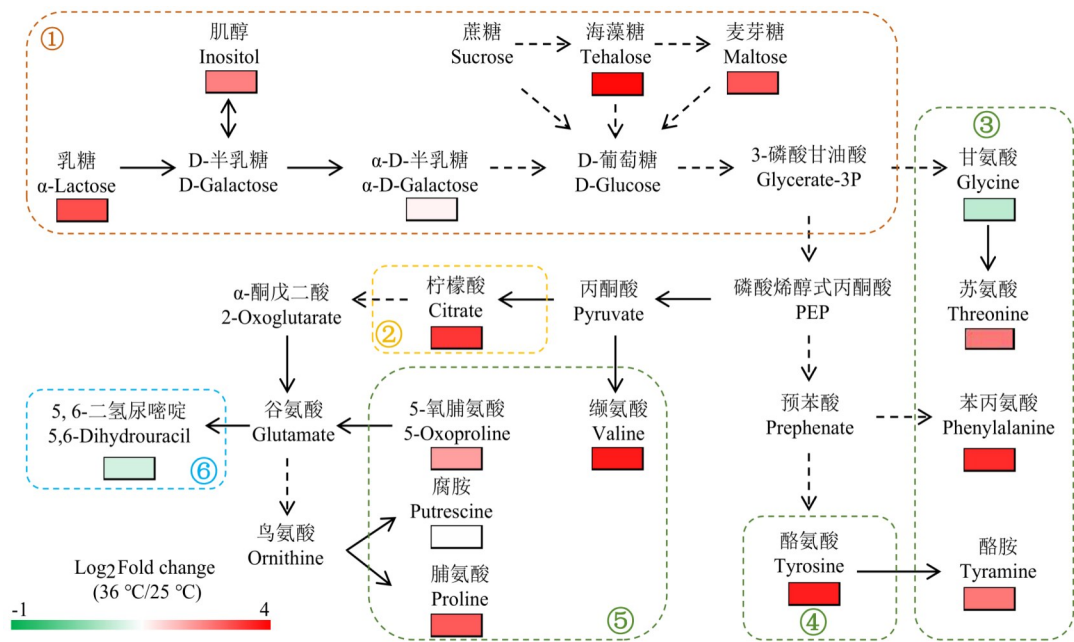
高温胁迫处理后番茄幼苗叶片差异代谢物富集到 34 条代谢通路。其中包含 16 条通路影响值 >0 且 $P<0.05$ 的代谢通路,涉及 5 条碳水化合物代谢途径、7 条氨基酸代谢途径、1 条核苷酸代谢途径以及 3 条其它代谢途径(表 1)。

16 条代谢通路(Pathway impact >0 且 $P<0.05$)中共有 16 个差异代谢物,包括 5 个糖类及衍生物(乳糖、海藻糖、肌醇、麦芽糖和 α -D-半乳糖)、9 个氨基酸及衍生物(甘氨酸、苏氨酸、苯丙氨酸、缬氨酸、5-氧脯氨酸、脯氨酸、酪氨酸、腐胺和酪胺)、1 个有机酸(柠檬酸)和 1 个核苷酸(5,6-二氢尿嘧

啶)(图 4)。根据 KEGG 代谢途径数据库构建了综合代谢网络。KEGG 网络主要由碳水化合物代谢和相关氨基酸代谢途径组成。第①和②部分是糖酵解过程中二糖或单糖的分解,包括淀粉和蔗糖代谢、半乳糖代谢、磷酸肌醇代谢、TCA 循环以及乙醛酸和二羧酸代谢。③、④和⑤部分是以糖酵解和柠檬酸循环的中间产物为前体的氨基酸代谢途径,包括苯丙氨酸,酪氨酸和色氨酸的生物合成、苯丙氨酸代谢、酪氨酸代谢、精氨酸和脯氨酸代谢、甘氨酸,丝氨酸和苏氨酸的代谢、谷胱甘肽代谢。⑥是以谷氨酸为合成前体的核苷酸代谢途径,嘧啶代谢。酪氨酸和酪胺还参与异喹啉生物碱的生物合成,5,6-二氢尿嘧啶参与泛酸和 CoA 生物合成和 β -丙氨酸代谢,缬氨酸参与泛酸和 CoA 生物合成,肌醇参与泛酸和 CoA 生物合成和磷脂酰肌醇信号系统。此外,综合代谢网络也表明高温胁迫促进了番茄幼苗的氨基酸代谢和碳水化合物代谢。除腐胺和甘氨酸外,其他氨基酸和衍生物、碳水化合物以及有机酸(柠檬酸)的相对含量在热胁迫下显著增加($P<0.05$)。

表 1 差异代谢物 KEGG 富集分析
Table 1 Differential accumulation metabolites KEGG enrichment analysis

代谢通路 Metabolic pathway	通路影响值 Pathway impact	$-\lg P$	分类 Class
柠檬酸循环(TCA 循环) Citrate cycle (TCA cycle)	0.12	4.35	碳水化合物代谢 Carbohydrate metabolism
乙醛酸和二羧酸代谢 Glyoxylate and dicarboxylate metabolism	0.11	3.69	
半乳糖代谢 Galactose metabolism	0.06	3.35	
淀粉和蔗糖代谢 Starch and sucrose metabolism	0.11	3.18	
磷酸肌醇代谢 Inositol phosphate metabolism	0.10	1.33	
苯丙氨酸,酪氨酸和色氨酸的生物合成 Phenylalanine, tyrosine and tryptophan biosynthesis	0.02	3.67	氨基酸代谢 Amino acid metabolism
苯丙氨酸代谢 Phenylalanine metabolism	0.47	3.44	
酪氨酸代谢 Tyrosine metabolism	0.17	3.21	
精氨酸和脯氨酸代谢 Arginine and proline metabolism	0.14	2.03	
甘氨酸,丝氨酸和苏氨酸代谢 Glycine, serine and threonine metabolism	0.33	2.03	
谷胱甘肽代谢 Glutathione metabolism	0.08	1.95	
β -丙氨酸代谢 beta-Alanine metabolism	0.07	1.85	
嘧啶代谢 Pyrimidine metabolism	0.03	1.85	核苷酸代谢 Nucleotide metabolism
异喹啉生物碱的生物合成 Isoquinoline alkaloid biosynthesis	0.50	3.21	其他 Other
泛酸和 CoA 生物合成 Pantothenate and CoA biosynthesis	0.03	2.75	
磷脂酰肌醇信号系统 Phosphatidylinositol signaling system	0.03	1.33	



橙色、黄色、绿色和蓝色显示的代谢物分别代表糖和衍生物、有机酸、氨基酸和衍生物、核苷酸。颜色方块代表log₂转换后的倍数变化(36 °C/25 °C);红色代表显著上调,绿色代表显著下调。①②、③④⑤和⑥分别代表糖酵解中单糖或二糖的分解后流入三羧酸循环、利用糖酵解和TCA循环的中间产物作为前体的氨基酸生物合成代谢途径、核苷酸代谢途径。

Metabolites shown in orange, yellow, green, and blue represent sugars and derivatives, organic acids, amino acids and derivatives, and nucleotides, respectively. The colour block represents the fold changes (36 °C/25 °C) after log₂ conversion, red represents up-regulated significantly, and green represents downregulated significantly. ①②, ③④⑤ and ⑥ represent the flow into the tricarboxylic acid(TCA) cycle after the catabolism of monosaccharides or disaccharides in glycolysis, the metabolic pathway of amino acid biosynthesis that utilizes the intermediates of glycolysis and the TCA cycle as precursors, and the pathway of nucleotide metabolism, respectively.

图4 番茄幼苗叶片代谢途径KEGG代谢网络分析

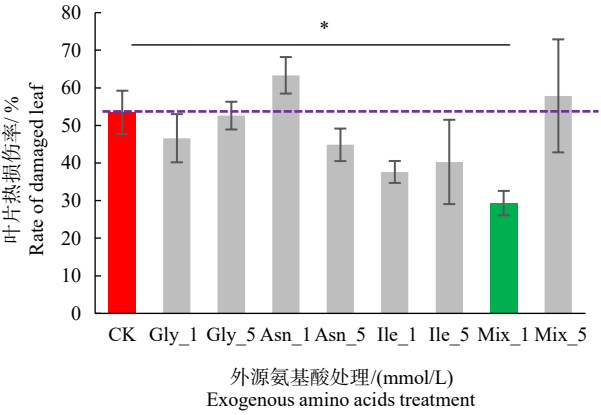
Fig. 4 KEGG metabolic network analysis of leaf metabolic pathways in tomato seedlings.

2.5 外源氨基酸降低番茄幼苗叶片热损伤率

选取已有文献报道可能增强植物非生物胁迫抗性的甘氨酸、天冬酰胺和异亮氨酸验证其对高温(36 °C)胁迫下番茄幼苗叶片热损伤的缓解效应(图5)。叶片热损伤率统计结果显示:除喷施1 mmol/L天冬酰胺(Asn_1)和5 mmol/L混合溶液(Mix_5)外,其余处理均能降低36 °C下番茄幼苗叶片的叶片热损伤率。其中,1 mmol/L的混合溶液(Mix_1)处理效果最佳,叶片热损伤率显著降低1.82倍($P<0.05$,图5)。

3 讨论

番茄是我国重要的蔬菜作物之一,高温胁迫是限制番茄产量的主要因素。探明高温对番茄幼苗的影响并探索简单易行的缓解措施对提高番茄产量和减轻热损伤有重要意义。本研究发现:1)高温胁迫导致番茄幼苗叶片叶损伤增加,叶绿素含量降低,但过氧化物酶活性显著增强;2)KEGG富集分



CK、Gly、Asn、Ile和Mix分别代表清水、甘氨酸、天冬酰胺、异亮氨酸和混配处理;1和5分别表示1和5 mmol/L。红色框代表长势最差,绿色框代表长势最优。紫色线以下表示叶热损伤率低于CK。

CK, Gly, Asn, Ile, and Mix represent the water, glycine, asparagine, isoleucine and mix treatments, respectively. 1 and 5 represent 1 and 5 mmol/L, respectively. The red and green boxes represent the worst and best growth, respectively. Below the purple line, the leaf heat damage rate is lower than CK.

图5 外源氨基酸对番茄幼苗叶片高温胁迫的缓解效应

Fig. 5 Alleviative effect of exogenous amino acids on tomato seedling leaves under high temperature stress

析发现高温胁迫增强番茄幼苗叶片氨基酸代谢和碳水化合物代谢;3)外源喷施1 mmol/L的甘氨酸、天冬酰胺和异亮氨酸的混合溶液可显著降低高温对番茄幼苗叶片的热损伤。这些结果与前人研究结果相似,高温胁迫会导致植物叶片出现热损伤^[22]、降低叶绿素含量、提高抗氧化酶活性^[23];糖类、有机酸以及氨基酸类物质含量也会在高温胁迫后增加^[10];此外,利用叶面喷施氨基酸能有效提高植物耐热性^[1, 24]。外源喷施1 mmol/L的甘氨酸、天冬酰胺和异亮氨酸的混合溶液缓解番茄幼苗叶片热损伤的代谢和分子水平的机理有待探索。

本研究发现高温(36℃)导致番茄幼苗叶片出现明显的热损伤并使叶绿素含量显著降低。李思琦等^[25]也证实高温条件可造成番茄幼苗叶片损伤。高温胁迫可能抑制了番茄幼苗叶片光系统功能。光系统I(photosystem I, PSI)和光系统II(PSII)是植物光系统的重要组成部分,其中PSII对高温胁迫最为敏感^[26],容易发生光抑制。高温胁迫会抑制PSI和PSII,阻滞电子传递正常进行,最终导致ROS的大量积累,进一步抑制光合作用正常进行^[27-28]。叶绿素是捕捉光能的光合色素之一。高温胁迫会破坏叶绿素合成和降解的动态平衡,导致叶绿素减少,进而影响光合作用^[29]。

植物具有发达的酶和非酶物质组成的抗氧化防御系统来清除ROS以缓解非生物胁迫引起的氧化损伤^[7]。本研究发现,高温胁迫下番茄可通过提高抗氧化酶活性和非酶抗氧化物质含量来缓解叶片的氧化损伤。POD和SOD是植物体抗氧化酶的主要组成,高温使番茄幼苗叶片中POD和SOD活性上升,可清除高温诱导积累的ROS以减轻植物组织的过氧化损害^[30]。非酶类物质,如氨基酸及衍生物、可溶性糖以及有机酸类物质也与植物的耐热性密切相关^[31]。本研究发现:高温胁迫导致多种氨基酸及衍生物积累量显著增加。其中,芳香族氨基酸酪氨酸和苯丙氨酸是合成抗氧化剂酚类和黄酮类的前体物质^[32],它们的积累可能有助于增加多酚和黄酮的含量,从而提高番茄幼苗的抗氧化能力。脯氨酸是植物体内重要的渗透物质,具有稳定细胞蛋白结构、清除活性氧等功能^[33]。谷胱甘肽(Glutathione, GSH)是细胞抗氧化防御系统的重要组成部分,其再生需要5-氧代脯氨酸转化为谷氨酸^[34]。苏氨酸可以作为渗透调节物质提高植物耐

盐性^[35],植物在干旱胁迫下会积累苏氨酸^[36],因而其积累增加可能有利于提高植物耐热性。缬氨酸是一种支链氨基酸,前人研究报道高羊茅能在高温条件下积累缬氨酸以增强其耐热性^[37]。肌醇在对抗非生物应激的信号转导和ROS清除剂中发挥作用^[38]。因此,番茄幼苗在环境中会提高抗氧化酶活性和积累非酶抗氧化代谢物来抵御高温胁迫。

糖类在植物对非生物胁迫的耐受性中起重要作用,可作为渗透调节剂和能量来源^[10]。本研究发现高温胁迫导致番茄幼苗叶片中糖及其衍生物(乳糖、 α -D-半乳糖、海藻糖和麦芽糖)相对含量显著上调。这些代谢物处于三羧酸循环(Tricarboxylic acid, TCA)上游,可转化为乙酰辅酶A参与TCA循环进行能量代谢。柠檬酸是TCA循环中重要有机酸之一,其含量高低可直接反映植物的代谢活性^[39],因而柠檬酸含量积累可能是因为高温胁迫后番茄幼苗代谢水平提高。此外,海藻糖还具有保护细胞膜、光合机构,增加抗氧化活性的功能,从而保护细胞膜并减少脂质过氧化,进而缓解高温胁迫对植物的热损伤^[40]。本研究发现高温胁迫下番茄幼苗叶片中可以积累麦芽糖,与前人在高温下对番茄的研究结果一致^[41]。据报道,麦芽糖可作为渗透保护剂增强植物冷耐受性^[42],推测其可能也是通过渗透保护增强番茄幼苗的耐热性。因此,碳水化合物和有机酸上调对番茄幼苗的能量补充以及渗透调节具有重要作用,这也可能是番茄幼苗提高自身耐热性的策略。

研究发现外源施用氨基酸在缓解番茄高温胁迫方面具有一定潜力^[43]。本研究测试了甘氨酸、天冬酰胺和异亮氨酸以及3种氨基酸的混合溶液外源喷施对番茄幼苗高温胁迫的缓解效果,结果发现喷施不同浓度的3种氨基酸可缓解番茄幼苗的高温胁迫,其中喷1 mmol/L的混合溶液番茄幼苗叶片损伤率最低,且显著低于清水对照处理;异亮氨酸的缓解效果也优于甘氨酸和天冬酰胺。异亮氨酸为支链氨基酸,其碳骨架可以转化为TCA循环的前体或中间体,用于ATP的生产^[44]以增强植物在高温胁迫下的能量供应,提高能量代谢有利于增强植物高温耐受性^[24]。在植物中,天冬酰胺在氮素的运输和储存中扮演者重要角色,并参与植物不同发育阶段的氮代谢^[45]。在面临非生物胁迫时,天冬酰胺可以重新吸收释放的游离氨基酸,以缓解铵盐对植

物的毒性作用^[46],因而外施天冬酰胺可能也是通过缓解铵盐的毒性作用增强番茄幼苗的耐热性。甘氨酸是植物体内最重要的非酶抗氧化剂-谷胱甘肽的合成前体^[47],因而甘氨酸喷施可能通过增强番茄的抗氧化能力缓解其热损伤。而本研究中3种氨基酸1 mmol/L的混合溶液对番茄幼苗损伤的缓解效果最好,可能是这3种氨基酸缓解热胁迫具有协同作用。

4 结 论

高温胁迫会对番茄幼苗叶片造成损伤,但番茄幼苗能通过提高叶片抗氧化酶活性、氨基酸代谢和碳水化合物代谢水平在一定程度上增强耐热性。外施氨基酸能有效减轻高温胁迫对番茄幼苗叶片损伤,其中1 mmol/L的甘氨酸、天冬酰胺和异亮氨酸的混配溶液效果最佳,可为番茄抗高温胁迫提供新的策略。

参考文献 References

- [1] 史建硕,潘丽佳,蒋龙刚,贾舟,任燕利,侯升林,王丽英. 外源 γ -氨基丁酸对高温胁迫下番茄幼苗生长、抗氧化酶活性及光合特性的影响[J]. 华北农学报, 2023, 38(S1): 188-193
Shi J S, Pan L J, Jiang L G, Jia Z, Ren Y L, Hou S L, Wang L Y. Effects of exogenous GABA on growth, leaf antioxidant enzyme activity and photosynthetic of tomato seedlings under high temperature stress[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2023, 38(S1): 188-193 (in Chinese)
- [2] Alsamir M, Mahmood T, Trethowan R, Ahmad N. An overview of heat stress in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) [J]. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 2021, 28(3): 1654-1663
- [3] Mittler R, Zandalinas S I, Fichman Y, van Breusegem F. Reactive oxygen species signalling in plant stress responses[J]. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 2022, 23(10): 663-679
- [4] 韩瑛祚,赵颖,刘爱群,娄春荣,宫亮,董环. 基于灌水下限和灌水量调控的设施番茄灌溉施肥制度研究[J]. 山西农业大学学报:自然科学版, 2023, 43(5): 51-60
Han Y Z, Zhao Y, Liu A Q, Lou C R, Gong L, Dong H. Research on fertigation regime for greenhouse tomato based on irrigation threshold and irrigation amount regulation [J]. *Journal of Shanxi Agricultural University: Natural Science Edition*, 2023, 43(5): 51-60 (in Chinese)
- [5] 王琳,杨再强,王明田,杨世琼,蔡霞,张洁. 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, Yang S Q, Cai X, Zhang J. 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)
- [6] 孙永江,王琪,邵琪雯,辛智鸣,肖辉杰,程瑾. 高温胁迫对植物光合作用的影响研究进展[J]. 植物学报, 2023, 58(3): 486-498
Sun Y J, Wang Q, Shao Q W, Xin Z M, Xiao H J, Cheng J. Research advances on the effect of high temperature stress on plant photosynthesis [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2023, 58(3): 486-498 (in Chinese)
- [7] Singh A, Mehta S, Yadav S, Nagar G, Ghosh R, Roy A, Chakraborty A, Singh I K. How to cope with the challenges of environmental stresses in the era of global climate change: An update on ROS stave off in plants [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(4): 1995-2029
- [8] Raza A. Metabolomics: A systems biology approach for enhancing heat stress tolerance in plants[J]. *Plant Cell Reports*, 2022, 41(3): 741-763
- [9] Wang J, Lü J H, Liu Z B, Liu Y H, Song J S, Ma Y Q, Ou L J, Zhang X L, Liang C L, Wang F, Juntawong N, Jiao C H, Chen W C, Zou X X. Integration of transcriptomics and metabolomics for pepper (*Capsicum annuum* L.) in response to heat stress [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(20): 5042-5049
- [10] Xu Y, Du H M, Huang B R. Identification of metabolites associated with superior heat tolerance in thermal bentgrass through metabolic profiling [J]. *Crop Science*, 2013, 53(4): 1626-1635
- [11] Yang X X, Liu C, Li M D, Li Y M, Yan Z S, Feng G J, Liu D J. Integrated transcriptomics and metabolomics analysis reveals key regulatory network that response to cold stress in common Bean (*Phaseolus vulgaris* L.)[J]. *BMC Plant Biology*, 2023, 23(1): 85-102
- [12] Paupière M J, Müller F, Li H J, Rieu I, Tikunov Y M, Visser R G F, Bovy A G. Untargeted metabolomic analysis of tomato pollen development and heat stress response[J]. *Plant Reproduction*, 2017, 30: 81-94
- [13] Ahmad M, Waraich E A, Skalicky M, Hussain S, Zulfiqar U, Anjum M Z, Habib Ur Rahman M, Brestic M, Ratnasekera D, Lamilla-Tamayo L, Al-Ashkar I, El Sabagh A. Adaptation strategies to improve the resistance of oilseed crops to heat stress under a changing climate: An overview[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 767150
- [14] Hassan M U, Chattha M U, Khan I, Chattha M B, Barbanti L, Aamer M, Iqbal M M, Nawaz M, Mahmood A, Ali A, Aslam M T. Heat stress in cultivated plants: Nature, impact, mechanisms, and mitigation strategies: A review [J]. *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with All Aspects of Plant Biology*, 2021, 155(2): 211-234
- [15] Hirakawa T, Tanno S, Ohara K. Exogenous treatment with N-acetylglutamic acid confers tolerance to heat stress in plants [J]. *Plant Biotechnology*, 2024, 41(1): 71-76
- [16] Trovato M, Funck D, Forlani G, Okumoto S, Amir R. Amino acids in plants: Regulation and functions in development and stress defense [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 772810
- [17] Zulfiqar F, Ashraf M, Siddique K H M. Role of glycine betaine in the thermotolerance of plants [J]. *Agronomy*, 2022, 12(2): 276-287
- [18] Quan J, Li X Y, Li Z W, Wu M F, Zhu B, Hong S B, Shi J, Zhu Z J, Xu L A, Zang Y X. Transcriptomic analysis of heat stress response in *Brassica rapa* L ssp *pekinensis* with improved thermotolerance through exogenous glycine betaine [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(7): 6429-6446
- [19] Curtis T Y, Bo V, Tucker A, Halford N G. Construction of a network describing asparagine metabolism in plants and its application to the identification of genes affecting asparagine metabolism in wheat under drought and nutritional stress [J]. *Food and Energy Security*, 2018, 7(1): e00126
- [20] Kaya C, Aydemir S, Sonmez O, Ashraf M, Dikilitas M. Regulation of growth and some key physiological processes in salt-stressed maize (*Zea mays* L.) plants by exogenous application of asparagine and glycerol [J].

- Acta Botanica Croatica*, 2013, 72(1): 157-168
- [21] Wu K H, Liang X Y, Zhang X, Yang G P, Wang H X, Xia Y N, Ishfaq S, Ji H F, Qi Y X, Guo W. Metabolomics analysis reveals enhanced salt tolerance in maize through exogenous Valine-Threonine-Isoleucine-Aspartic acid application [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2024, 15: 1374142
- [22] 苏应威, 刘海娇, 左登鸿, 徐杰, 徐志贤, 马森, 杨敏, 朱书生. 叶面喷施丝氨酸缓解三七热胁迫机制初探[J]. 云南农业大学学报: 自然科学, 2023, 38(6): 987-996
- Su Y W, Liu H J, Zuo D H, Xu J, Xu Z X, Ma M, Yang M, Zhu S S. Preliminary study on the mechanism of foliar spraying of serine to alleviate heat stress in *Panax notoginseng* [J]. *Journal of Yunnan Agricultural University: Natural Science*, 2023, 38(6): 987-996 (in Chinese)
- [23] 常菲菲, 杨志杰, 冉春霞, 孟恒宇, 张迎迎, 朱为民. 外源 γ -氨基丁酸缓解番茄幼苗热胁迫的生理生化机制[J]. 植物生理学报, 2023, 59(11): 2039-2051
- Chang F F, Yang Z J, Ran C X, Meng H Y, Zhang Y Y, Zhu W M. Physiological and biochemical mechanism of exogenous γ -aminobutyric acid alleviating heat stress in tomato seedlings [J]. *Plant Physiology Journal*, 2023, 59(11): 2039-2051 (in Chinese)
- [24] Liu H J, Su Y W, Fan Y X, Zuo D H, Xu J, Liu Y X, Mei X Y, Huang H C, Yang M, Zhu S S. Exogenous leucine alleviates heat stress and improves saponin synthesis in *Panax notoginseng* by improving antioxidant capacity and maintaining metabolic homeostasis [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1175878
- [25] 李思琦, 蒋芳玲, 周艳朝, 刘敏, 吴震. 叶面喷施生物刺激素对番茄幼苗高温胁迫的减缓效应[J]. 西北农业学报, 2021, 30(2): 224-233
- Li S Q, Jiang F L, Zhou Y Z, Liu M, Wu Z. Alleviation effect of foliar spraying with biostimulants on heat stress in tomato seedlings [J]. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2021, 30(2): 224-233 (in Chinese)
- [26] Berry J, Bjorkman O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants [J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1980, 31(1): 491-543
- [27] Nishiyama Y, Allakhverdiev S I, Murata N. Protein synthesis is the primary target of reactive oxygen species in the photoinhibition of photosystem II [J]. *Physiologia Plantarum*, 2011, 142(1): 35-46
- [28] Pospíšil P. Production of reactive oxygen species by photosystem II as a response to light and temperature stress [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1950
- [29] 李龙兴, 王志伟, 陈莹. 高温胁迫对5种牧草生理生化特性的影响[J]. 草原与草坪, 2019, 39(4): 107-111
- Li X L, Wang Z W, Chen Y. Effects of high temperature stress on physiological and biochemical characteristics of five forages [J]. *Grassland and Turf*, 2019, 39(4): 107-111 (in Chinese)
- [30] Sehar Z, Gautam H, Masood A, Khan N A. Ethylene- and proline-dependent regulation of antioxidant enzymes to mitigate heat stress and boost photosynthetic efficacy in wheat plants [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2023, 42(5): 2683-2697
- [31] Liu L J, Lin L D. Effect of heat stress on *Sargassum fusiforme* leaf metabolome [J]. *Journal of Plant Biology*, 2020, 63(3): 229-241
- [32] Kumar K, Debnath P, Singh S, Kumar N. An overview of plant phenolics and their involvement in abiotic stress tolerance [J]. *Stresses*, 2023, 3(3): 570-585
- [33] Zandi P M, Schnug E. Reactive oxygen species, antioxidant responses and implications from a microbial modulation perspective [J]. *Biology*, 2022, 11(2): 155-184
- [34] Ghosh A, Islam M S, Alam N B, Mustafiz A, Islam T. Transcript profiling of glutathione metabolizing genes reveals abiotic stress and glutathione-specific alteration in *Arabidopsis* and rice [J]. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2022, 28(7): 1375-1390
- [35] 马建华, 郑海雷. 植物耐盐的分子生物学基础[J]. 生物学杂志, 2007, 24(1): 5-8, 4
- Ma J H, Zheng H L. Molecular biological basis of salt tolerance in plants [J]. *Journal of Biology*, 2007, 24(1): 5-8, 4 (in Chinese)
- [36] Joshi J, Hasnain G, Logue T, Lynch M, Wu S, Guan J C, Alseekh S, Fernie A R, Hanson A D, McCarty D R. A core metabolome response of maize leaves subjected to long-duration abiotic stresses [J]. *Metabolites*, 2021, 11(11): 797-819
- [37] 杨雨薇, 刘大林, 王琳. 高羊茅对高温胁迫应答机制的研究进展[J]. 草学, 2022(1): 15-22
- Yang Y W, Liu D L, Wang L. Research progress on the effects of high temperature stress on *Festuca arundinacea* [J]. *Journal of Grassland and Forage Science*, 2022(1): 15-22 (in Chinese)
- [38] Li Z, Yu J J, Peng Y, Huang B R. Metabolic pathways regulated by γ -aminobutyric acid (GABA) contributing to heat tolerance in creeping bentgrass (*Agrostis stolonifera*) [J]. *Scientific Reports*, 2016, 6(1): 30338-30353
- [39] 赵秀琴, 张婷, 王文生, 张帆, 朱苓华, 傅彬英, 黎志康. 水稻低温胁迫不同时间的代谢物谱图分析[J]. 作物学报, 2013, 39(4): 720-726
- Zhao X Q, Zhang T, Wang W S, Zhang F, Zhu L H, Fu B Y, Li Z K. Time-course metabolic profiling in rice under low temperature treatment [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2013, 39(4): 720-726 (in Chinese)
- [40] Hassan M U, Nawaz M, Shah A N, Raza A, Barbanti L, Skalicky M, Hashem M, Brestic M, Pandey S, Alamri S, Mostafa Y S, Sabagh A E L, Qari S H. Trehalose: A key player in plant growth regulation and tolerance to abiotic stresses [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2023, 42(8): 4935-4957
- [41] Vijayakumar A, Beena R. Alterations in carbohydrate metabolism and modulation of thermo-tolerance in tomato under heat stress [J]. *International Journal of Environment and Climate Change*, 2023, 13(9): 2798-2818
- [42] 王海波, 王森, 何平, 常源升, 李林光, 何晓文. 苹果 β -淀粉酶基因 MdBAM3 的克隆和低温响应表达分析[J]. 分子植物育种, 2020, 18(13): 4205-4212
- Wang H B, Wang S, He P, Chang Y S, Li L G, He X W. Cloning and expression response to low-temperature stress of β -amylase gene (MdBAM3) in apple [J]. *Molecular Plant Breeding*. 2020, 18(13): 4205-4212 (in Chinese)
- [43] Tonhati R, Mello S C, Momesso P, Pedroso R M. L-proline alleviates heat stress of tomato plants grown under protected environment [J]. *Scientia Horticulturae*, 2020, 268: 109370
- [44] Hildebrandt T M, Nesi A N, Araújo W L, Braun H P. Amino acid catabolism in plants [J]. *Molecular Plant*, 2015, 8(11): 1563-1579
- [45] Gaufichon L, Reisdorf-Cren M, Rothstein S J, Chardon F, Suzuki A. Biological functions of asparagine synthetase in plants [J]. *Plant Science*, 2010, 179(3): 141-153
- [46] Han M, Wang S Z, Wu L D, Feng J H, Si Y J, Liu X N, Su T. Effects of exogenous L-asparagine on poplar biomass partitioning and root morphology [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(21): 13126-13141

- [47] Liu H J, Wu J Q, Su Y W, Li Y B, Zuo D H, Liu H B, Liu Y X, Mei X Y, Huang H C, Yang M, Zhu S S. Allyl isothiocyanate in the volatiles of *Brassica juncea* inhibits the growth of root rot pathogens of *Panax*

notoginseng by inducing the accumulation of ROS [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2021, 69(46): 13713-13723

责任编辑: 申青苗



第一作者简介: 苏应威, 博士研究生, 就读于云南农业大学植物保护学院植物病理学专业。博士期间主持云南农业大学校级学生科技创新创业行动基金项目1项。



通讯作者简介: 杨敏, 博士, 教授, 博士生导师, 长期从事三七连作障碍机理及克服连作障碍技术研发。近年来主持国家自然科学基金面上项目1项、国家自然科学基金地区基金2项, 作为子项目主持人参与国家重点研发计划项目2项, 主持云南省农业联合重点项目1项。在 *Journal of Agricultural and Food Chemistry*、*Microbiology Spectrum*、*Soil & Tillage Research* 等刊物上发表SCI论文30余篇, 中文核心期刊论文30余篇; 副主编专著2部, 授权专利30余项。2019年入选云南省高层次人才计划“青年拔尖人才”和云南省中青年学术和技术带头人后备人才项目。