

根际低氧胁迫对网纹甜瓜生长、根呼吸代谢及抗氧化酶活性的影响^{*}

刘义玲 李天来^{**} 孙周平 陈亚东

(沈阳农业大学园艺学院设施园艺省部共建教育部重点实验室/辽宁省设施园艺重点实验室, 沈阳 110866)

摘要 采用气雾法栽培系统,研究了根际低氧(10% O₂ 和 5% O₂)胁迫对网纹甜瓜果实发育期间植株生长、根呼吸代谢及抗氧化酶活性的影响.结果表明:与对照相比,低氧胁迫下,网纹甜瓜株高、根长降低,植株鲜、干物质质量显著下降;根呼吸速率极显著低于对照(21% O₂),且 5% O₂ 处理下降幅度大于 10% O₂ 处理;乳酸脱氢酶(LDH)、乙醇脱氢酶(ADH)和丙酮酸脱羧酶(PDC)活性较对照显著升高,而苹果酸脱氢酶(MDH)活性显著降低;根系中超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)活性和丙二醛(MDA)含量显著高于对照,其中 10% O₂ 处理抗氧化酶活性升高幅度显著大于 5% O₂ 处理,而 MDA 含量 5% O₂ 处理高于 10% O₂ 处理.说明网纹甜瓜果实发育期间根际氧浓度降到 10% 及其以下时,根系有氧呼吸明显受阻,无氧呼吸代谢被促进,同时根系抗氧化酶发生应激反应,但随低氧胁迫时间的延长,根细胞质膜过氧化程度加剧,根系受到伤害,植株生长受到抑制,最终导致果实产量和品质下降.

关键词 根际低氧胁迫 网纹甜瓜 呼吸代谢 抗氧化酶活性

文章编号 1001-9332(2010)06-1439-07 **中图分类号** Q945.78 **文献标识码** A

Impacts of root-zone hypoxia stress on muskmelon growth, its root respiratory metabolism, and antioxidative enzyme activities. LIU Yi-ling, LI Tian-lai, SUN Zhou-ping, CHEN Ya-dong (Ministry of Education Key Laboratory of Protected Horticulture/Liaoning Province Key Laboratory of Protected Horticulture, College of Horticulture, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2010, 21(6): 1439–1445.

Abstract: By using aeroponics culture system, this paper studied the impacts of root-zone hypoxia (10% O₂ and 5% O₂) stress on the plant growth, root respiratory metabolism, and antioxidative enzyme activities of muskmelon at its fruit development stage. Root-zone hypoxia stress inhibited the plant growth of muskmelon, resulting in the decrease of plant height, root length, and fresh and dry biomass. Comparing with the control (21% O₂), hypoxia stress reduced the root respiration rate and malate dehydrogenase (MDH) activity significantly, and the impact of 5% O₂ stress was more serious than that of 10% O₂ stress. Under hypoxic conditions, the lactate dehydrogenase (LDH), alcohol dehydrogenase (ADH), pyruvate decarboxylase (PDC), superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), and catalase (CAT) activities and the malondialdehyde (MDA) content were significantly higher than the control. The increment of antioxidative enzyme activities under 10% O₂ stress was significantly higher than that under 5% O₂ stress, while the MDA content was higher under 5% O₂ stress than under 10% O₂ stress, suggesting that when the root-zone oxygen concentration was below 10%, the aerobic respiration of muskmelon at its fruit development stage was obviously inhibited while the anaerobic respiration was accelerated, and the root antioxidative enzymes induced defense reaction. With the increasing duration of hypoxic stress, the lipid peroxidation would be aggravated, resulting in the damages on muskmelon roots, inhibition of plant growth, and decrease of fruit yield and quality.

Key words: root-zone hypoxia stress; muskmelon; respiratory metabolism; antioxidative enzyme activity.

^{*} 国家“十一五”科技支撑计划项目(2006BAD07B04)、辽宁省“十一五”重大科技攻关项目(2006215001)和沈阳农业大学青年基金项目(20070103)资助.

^{**} 通讯作者. E-mail: tianlaili@126.com

2009-08-21 收稿, 2010-03-23 接受.

氧是细胞线粒体膜上电子传递的最终受体,驱动能量梭子 ATP 的合成,构成整个植物生命代谢的核心.农业生产中自然土壤栽培条件下,植株根系常因土壤板结或湿涝而导致低氧胁迫^[1];无土栽培中,也常因水培条件下营养液溶氧浓度低、消耗快或基质栽培条件下植株形成根垫等而产生低氧逆境,影响植物生长发育^[2].因此,研究改善植物根际氧环境对于促进植物生长发育具有重要意义.网纹甜瓜(*Cucumis melon*)作为厚皮甜瓜中的精品受到消费者青睐,但由于栽培难度大使其产品昂贵,难以被普通消费者广为消费,其中原因也与其根系对氧浓度的变化反应敏感有关^[2].根系是易受到低氧胁迫的直接部位,因此,深入研究根际低氧逆境对网纹甜瓜根系生理代谢的影响,探讨改善根际氧气环境的栽培措施尤为重要.

目前有关低氧胁迫对植物生理代谢方面的研究已有大量报道^[3-5].研究表明,当根际氧水平为 5% 和 10% 时,番茄和黄瓜幼苗植株的相对生长速率显著低于根际 20% O_2 浓度处理^[6].黄瓜幼苗在营养液溶氧浓度为 $1.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 条件下处理 2 d 后,根系三羧酸循环严重受阻,有氧呼吸酶活性显著降低,无氧呼吸酶活性及无氧呼吸代谢产物显著增加^[7].低氧胁迫下,大麦^[8]、羽扇豆^[9]、西瓜^[10]、樱桃^[11]、猕猴桃^[12]、番茄和茄子^[13]等植物体内活性氧含量增加,刺激了 SOD、POD、CAT 等保护酶活性的增加来清除体内产生的活性氧,以维持氧化代谢的平衡,从而减轻氧化伤害.目前有关根际低氧胁迫对网纹甜瓜生长的影响研究较少^[14-15],而有关果实发育期根际低氧胁迫对甜瓜根系生理代谢影响的研究尚未见报道.本研究以‘顶峰三号’网纹甜瓜品种为试材,通过气雾法栽培系统,研究了低氧胁迫对网纹甜瓜果实发育期间植株生长、根呼吸代谢及抗氧化酶活性的影响,以期为进一步研究甜瓜根际低氧胁迫机制,改进设施栽培方式提供依据.

1 材料与方法

1.1 供试材料

试验于 2007 年 4—7 月(春茬)和 8—11 月(秋茬)分两批在沈阳农业大学辽沈 I 型日光温室内进行.供试网纹甜瓜品种为‘顶峰三号’.

1.2 试验设计

试验用栽培床为长 120 cm、宽 80 cm、高 40 cm 的气雾栽培装置,用角铁作骨架,四周用 3 cm 厚苯板维护,黑色 PVC 塑料膜覆盖,保持栽培槽内不透

光.在床一侧距上沿 10 cm 处和床底部附近分别打取直径为 1.5 cm 的孔,安装进水管和回水管.进水管与床同长,并在其上均匀安装雾化喷头,在盖板上均匀打两排孔(每排 3 个),作定植孔.营养液采用日本山崎甜瓜配方^[16]营养液,由水泵供给.苗期每隔 300 s 供给营养液 50 s,缓苗后每隔 300 s 供给营养液 30 s,通过定时器和电磁阀控制.雾化喷头的流量为 $1 \text{ L} \cdot \text{min}^{-1}$,管道营养液压力在 0.2 Pa 左右.营养液循环利用,每周更换 1 次.营养液 pH 保持在 6.5~6.8,温度保持在 $22 \text{ }^{\circ}\text{C} \sim 26 \text{ }^{\circ}\text{C}$.

于 2007 年 3 月 14 日播种育苗,育苗基质组成为草碳:蛭石=2:1,32 孔穴盘育苗.4 月 20 日(三叶一心期)选取整齐一致的幼苗,洗净根系定植在栽培床上,株距 45 cm、行距 50 cm,每床 6 株,3 次重复.定植后 6 d 内挂遮阳网遮光,单干整枝,吊蔓栽培,人工授粉,单株留瓜 1 个,其他管理同生产.

设置 21% (对照)、10%、5% 3 个根际 O_2 浓度处理,每处理 6 株,3 次重复.21% O_2 处理为室外正常大气,10% 和 5% O_2 处理采用室外正常大气与钢瓶中 N_2 混合气体,用 PVC 导管通入栽培床中下部,10% 和 5% O_2 处理栽培床中氧的分压(PO_2)分别为 $(10 \pm 1) \text{ kPa}$ 和 $(5 \pm 1) \text{ kPa}$.自第 1 雌花开放当天开始连续处理 30 d(授粉后 30 d 果实成熟),栽培床盖板上安装开闭可调的排气管,用 XPO-318 型数字式氧气浓度计持续监测 O_2 的浓度变化,通过调整流量及不间断通气使栽培床内气体浓度保持在试验设置浓度范围内.

1.3 测定项目与方法

1.3.1 生长指标的测定 于处理 0、10、20 和 30 d 用直尺测量株高、根长.取全株鲜样,洗净根系,擦干水分,测定地上部和地下部鲜质量,然后在 $105 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 下杀青 15 min, $75 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 烘干至恒量,分别测定地上部和地下部干质量.各项指标测定均重复 3 次.

1.3.2 根系呼吸速率的测定 利用中国科学院上海植物生理研究所生产的 SP-2 溶氧测定仪,按李合生^[17]的方法测定新鲜根组织耗氧量,计算根系呼吸速率.

1.3.3 根系丙酮酸脱羧酶(PDC)、乙醇脱氢酶(ADH)、乳酸脱氢酶(LDH)和苹果酸脱氢酶(MDH)活性的测定 根系 PDC、ADH 和 LDH 活性的测定参照 Mustroph 等^[18]和孙艳军等^[14]的方法,MDH 活性的测定按薛应龙^[19]的方法,测定 340 nm 波长处吸光值的变化,以每毫克酶蛋白每分钟 NADH 变化 $1 \text{ } \mu\text{mol}$ 为一个酶活性单位(U),酶活性

表 1 根际低氧胁迫对网纹甜瓜生长的影响
Tab.1 Effects of root-zone hypoxia stress on the plant growth of muskmelon

处理天数 Days of treatment	O ₂ 浓度 Oxygen concentration (%)	株 高 Plant height (cm)	根 长 Root length (cm)	鲜质量 Fresh mass (g · plant ⁻¹)		干质量 Dry mass (g · plant ⁻¹)	
				地上部 Aboveground	地下部 Root	地上部 Aboveground	地下部 Root
0	21	125.58±12.22a	37.33±2.08a	254.59±14.13a	90.82±2.51a	30.90±2.79a	4.19±0.62a
10	5	146.67±7.64b	41.67±1.53a	268.19±18.17b	108.22±2.87b	32.13±3.01b	4.95±0.14b
	10	158.14±2.65ab	42.88±1.53a	300.70±14.02a	119.47±1.31b	41.39±1.24a	5.59±0.21b
	21	172.51±2.51a	46.51±3.25a	319.57±14.41a	143.03±12.71a	43.70±4.52a	6.42±0.28a
20	5	162.67±12.52b	46.67±1.58b	329.94±22.02b	173.28±16.99b	48.97±4.91b	6.14±0.21b
	10	170.33±10.52ab	50.01±4.36b	380.31±33.09a	183.25±13.81b	52.91±4.81b	6.60±0.77b
	21	184.33±5.13a	60.67±2.09a	394.65±24.39a	211.87±16.95a	60.08±2.15a	8.91±0.53a
30	5	169.67±7.09b	50.67±2.53c	403.15±29.71b	212.98±22.13c	51.76±2.97b	8.33±0.73c
	10	178.11±2.65b	59.33±5.13bc	421.03±19.75b	253.12±20.61b	53.77±4.29b	11.61±0.64b
	21	193.22±12.31a	75.12±2.65a	470.83±23.83a	340.92±15.73a	67.75±4.45a	15.33±1.71a

同列不同小、大写字母分别表示差异显著 ($P<0.05$) 或极显著 ($P<0.01$) Small and capital letters in the same column meant significantly different at 0.05 and 0.01 levels, respectively. 下同 The same below.

以 $\text{U} \cdot \text{mg}^{-1}$ 蛋白表示, 蛋白质含量参照 Bradford^[20] 的方法测定.

1.3.4 抗氧化酶活性及丙二醛 (MDA) 含量的测定

超氧化物歧化酶 (SOD) 活性采用李合生^[17] 的方法测定, 以一定时间抑制氮蓝四唑 (NBT) 光还原 50% 为一个酶活性单位 (U); 过氧化物酶 (POD) 活性测定按照曾韶西等^[21] 的方法进行, 以 OD_{470} 每分钟增加 1 为一个酶活性单位 (U); 过氧化氢酶 (CAT) 活性按照 Dhindsa 等^[22] 的方法测定, 以 OD_{240} 每分钟减少 0.1 为一个酶活性单位 (U). 酶的活性均以 $\text{U} \cdot \text{mg}^{-1}$ 蛋白表示. 丙二醛 (MDA) 含量的测定采用赵世杰等^[23] 的方法.

1.3.5 果实产量及品质指标的测定 果实成熟时测定单瓜质量. 果实维生素 C、蛋白质、有机酸、可溶性总糖、淀粉含量的测定参照李合生^[17] 的方法.

1.4 数据处理

由于春、秋两茬处理变化趋势相同, 文中以春茬数据进行分析, 所有数据均为 3 次重复的平均值. 利用 Microsoft Excel 2003 和 DPS 软件对数据进行处理和作图, 差异显著性分析用邓肯氏检验法.

2 结果与分析

2.1 根际低氧胁迫对网纹甜瓜生长的影响

由表 1 可知, 根际低氧显著抑制了网纹甜瓜植株的生长, 表现为株高、根长降低, 植株鲜质量和干质量显著下降. 随着处理时间的延长和氧浓度的降低, 抑制程度增加. 处理 30 d 时, 与对照相比, 根际 10% O_2 和 5% O_2 处理植株地下部鲜质量分别降低了 25.79% 和 37.53%, 地上部鲜质量分别降低了 10.57% 和 14.38%, 地下部干质量分别降低了

24.80% 和 45.66%, 地上部干质量分别降低了 20.65% 和 23.61%, 差异均达到显著水平. 5% O_2 处理对植株生长的抑制效应大于 10% O_2 处理, 地下部对低氧的响应早于地上部.

2.2 根际低氧胁迫对网纹甜瓜根系呼吸速率的影响

由图 1 可以看出, 各处理植株根系呼吸速率均表现为先增后降的变化趋势, 处理 10 d 时达最大值. 低氧胁迫下根系呼吸速率极显著低于对照, 其中 5% O_2 处理下降幅度大于 10% O_2 处理. 处理 10 d 时, 10% O_2 和 5% O_2 处理根系呼吸速率分别较对照下降 37.05% 和 52.68% ($P<0.01$), 且 5% O_2 处理显著低于 10% O_2 处理; 处理 30 d 时, 分别较对照下降 42.48% 和 56.14% ($P<0.01$). 说明网纹甜瓜在果实发育期间根际氧浓度降低到 10% 就会对根

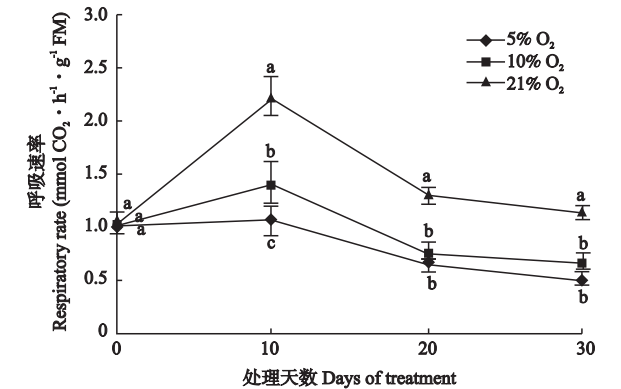


图 1 根际低氧胁迫对网纹甜瓜根系呼吸速率的影响
Fig.1 Effect of root-zone hypoxia stress on the root respiratory rate of muskmelon.
同一处理时间不同字母表示差异显著 ($P<0.05$) Different letters at the same time meant significant difference at 0.05 level. 下同 The same below.

的有氧呼吸强度产生显著抑制,随着氧浓度的降低,抑制程度变大. 在处理的前 10 d,根系呼吸速率迅速升高,这可能是植物本身对低氧胁迫的一种应激反应.

2.3 根际低氧胁迫对网纹甜瓜根系呼吸酶活性的影响

由图 2 可以看出,对照植株根系的 LDH、ADH、PDC 活性在整个处理期间无明显变化,低氧处理植株根系的 LDH、ADH、PDC 活性均较对照显著升高,且在低氧处理 20 d 时达最大值,此时 10% O₂ 处理的 LDH、ADH、PDC 活性分别为对照的 1.46 倍、1.89 倍和 2.54 倍,5% O₂ 处理分别为对照的 2.66 倍、1.69 倍和 2.03 倍. 在低氧处理期间,LDH 活性增加幅度是 5% O₂ 处理大于 10% O₂ 处理,而 ADH 和 PDC 活性增加幅度是 10% O₂ 处理大于 5% O₂ 处理. 随着处理时间的延长,LDH、ADH、PDC 活性有所下降,但一直显著高于对照. 而 MDH 活性在低氧处理期间均显著低于对照,处理 30 d 时,10% O₂ 和 5% O₂ 处理分别较对照下降 52.30% 和 70.88% ($P<0.01$). 表明网纹甜瓜果实发育期间根际氧浓度达到 10% 及其以下时,根系三羧酸循环受阻,有氧呼吸减弱,无氧呼吸代谢增强. 氧浓度越低,乳酸发酵越高,10% O₂ 处理比 5% O₂ 处理保持了较低的 LDH 活性和较高的 ADH 活性,从而减轻了乳酸积

累引起的细胞质酸化.

2.4 根际低氧胁迫对网纹甜瓜根系抗氧化酶活性及丙二醛含量的影响

从图 3 可以看出,对照植株根系 SOD、POD 及 CAT 活性在整个试验期间相对稳定,低氧处理植株根系 SOD、POD 及 CAT 活性显著升高,其中 10% O₂ 处理增加幅度大于 5% O₂ 处理. SOD、POD 活性在处理 20 d 时达到最大值,此时 10% O₂ 处理分别为对照的 1.06 倍和 1.85 倍,5% O₂ 处理分别为对照的 1.05 倍和 1.49 倍. CAT 活性在处理 10 d 时达到最大值,10% O₂ 和 5% O₂ 处理分别为对照的 1.06 倍和 1.04 倍. 随着处理时间的延长,SOD、POD 及 CAT 活性有所下降,但一直高于对照. 表明低氧胁迫激活了根系内 SOD、POD 和 CAT 等保护酶活性,且胁迫程度越大抗氧化酶活性增加幅度越小,说明在不同程度的低氧胁迫下,网纹甜瓜根系清除活性氧的能力不同.

膜脂过氧化产物丙二醛(MDA)含量的变化趋势同 SOD、POD 活性变化趋势相似,对照植株根系内 MDA 含量无明显变化,低氧处理植株根系内 MDA 含量明显上升,其中 5% O₂ 处理提高幅度大于 10% O₂ 处理. 低氧胁迫下 MDA 含量在处理 20 d 时达到最大值,此时 10% O₂ 和 5% O₂ 处理分别为对照的 1.76 倍和 2.04 倍;随后 MDA 含量开始下

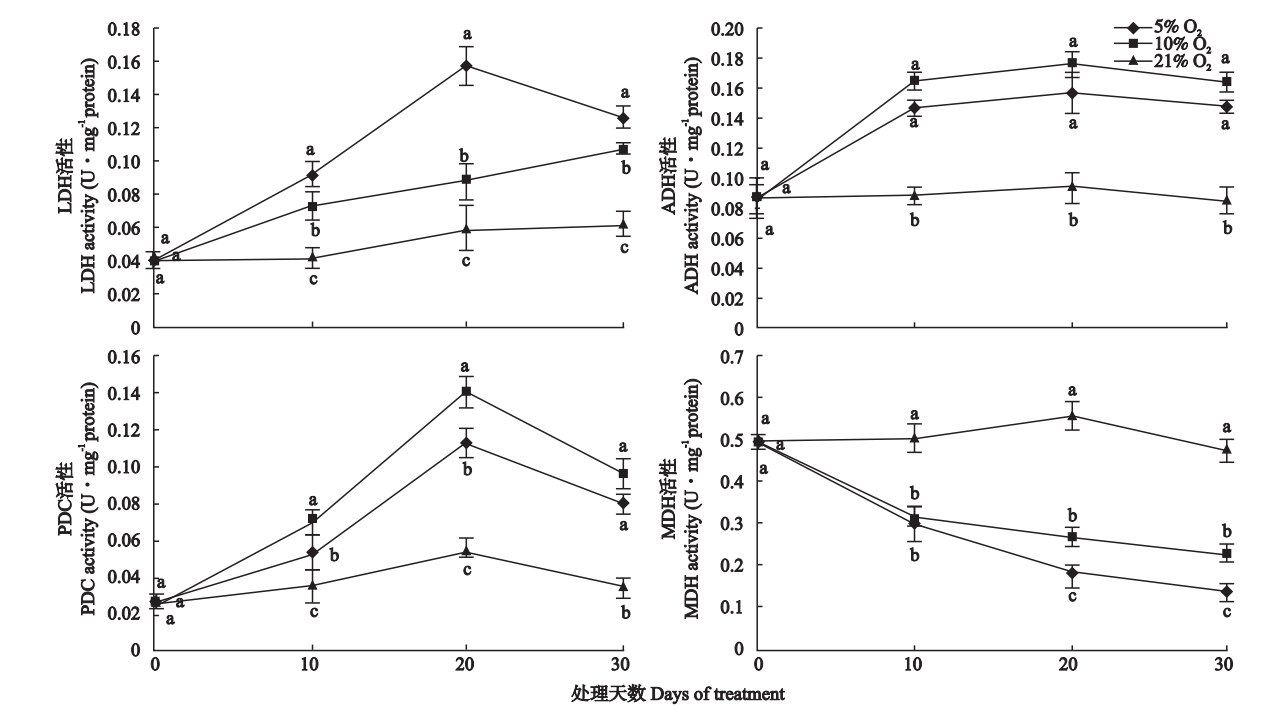


图 2 根际低氧胁迫对网纹甜瓜根系呼吸酶活性的影响
Fig. 2 Effects of root-zone hypoxia stress on the activities of root respiratory enzymes of muskmelon.

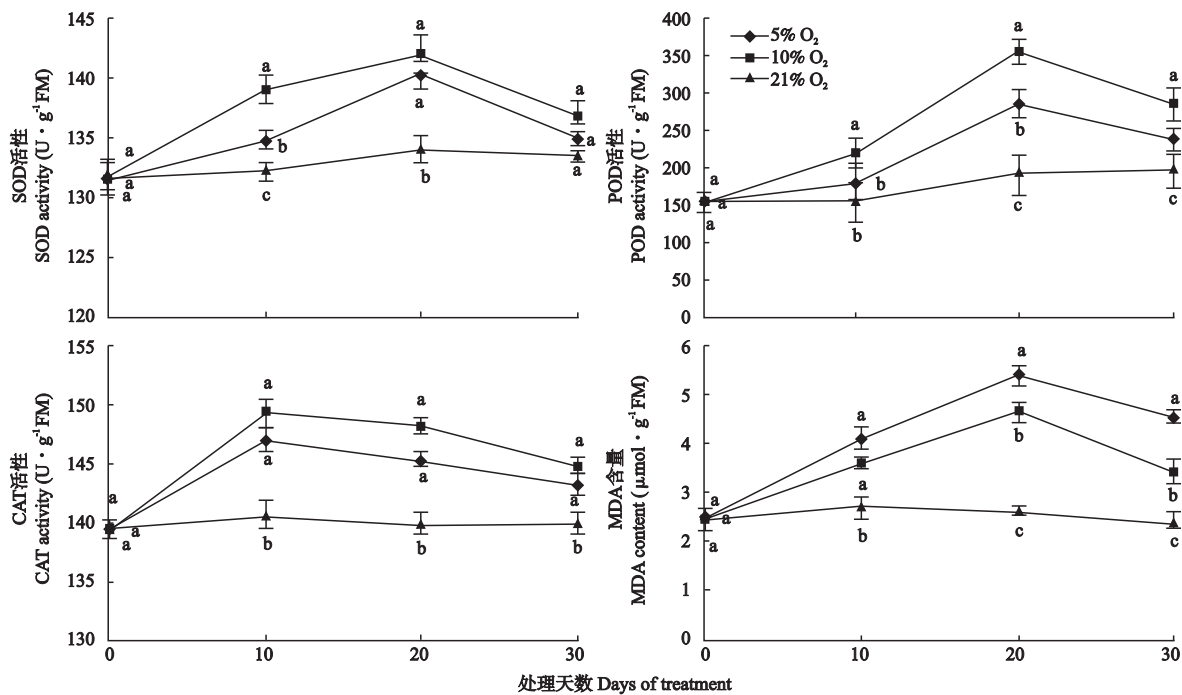


图3 根际低氧胁迫对网纹甜瓜根系 SOD、POD、CAT 活性及 MDA 含量的影响
Fig.3 Effects of root-zone hypoxia stress on SOD, POD, CAT activities and MDA content of muskmelon root.

表 2 根际低氧胁迫对网纹甜瓜果实产量和品质的影响
Tab.2 Effects of root-zone hypoxia stress on fruit yield and qualities of muskmelon

O ₂ 浓度 Oxygen concentration (%)	单瓜质量 Mass of single fruit (g)	维生素 C Vitamin C (mg · 100 g ⁻¹ FM)	蛋白质 Protein (μg · g ⁻¹ FM)	可溶性糖 Soluble sugar (mg · g ⁻¹ FM)	有机酸 Organic acid (mg · g ⁻¹ FM)	糖酸比 Sugar/ acid	淀粉 Starch (mg · g ⁻¹ FM)
5	461. 12±19. 21cB	2. 30±0. 24bB	19. 88±0. 26bA	20. 11±0. 11bA	17. 04±0. 15aA	1. 18±0. 01cB	2. 96±0. 10aA
10	562. 33±16. 14bB	3. 08±0. 13bAB	20. 67±0. 21bA	22. 49±0. 63bA	15. 30±0. 12aAB	1. 47±0. 02bB	3. 37±0. 11aA
21	733. 67±23. 79aA	4. 47±0. 29aA	23. 32±0. 14aA	30. 03±0. 19aA	12. 50±0. 13bB	2. 42±0. 02aA	3. 86±0. 05aA

降,但一直高于对照.表明网纹甜瓜果实发育期间根际氧浓度降到 10% 就会造成根系中 MDA 的积累,使根组织受到伤害,且氧浓度越低,膜脂过氧化伤害越严重.

2.5 根际低氧胁迫对网纹甜瓜果实产量和品质的影响

从表 2 可以看出,根际低氧胁迫显著降低了网纹甜瓜单株产量及果实品质,10% O₂ 和 5% O₂ 处理单瓜质量分别比对照降低 23.35% 和 37.16% ($P<0.01$),且 5% O₂ 处理显著低于 10% O₂ 处理.根际低氧胁迫显著降低了网纹甜瓜果实中 Vc、蛋白质和可溶性糖含量,其中 5% O₂ 处理降低幅度大于 10% O₂ 处理.而果实有机酸含量随根际氧浓度的降低而增加,糖酸比下降,对淀粉含量影响不显著.说明网纹甜瓜果实发育期间根际长期低氧逆境会显著影响其产量和品质.

3 讨 论

3.1 根际低氧胁迫对网纹甜瓜生长、果实产量和品质的影响

植物根系是活跃的吸收器官和合成器官,根的生长情况和活力水平直接影响地上部的营养状况及产量水平.本研究中,根际 10% O₂ 和 5% O₂ 处理网纹甜瓜植株根系及地上部生长均受到显著抑制,产量和果实品质下降,这与相关研究^[24-25]的结果一致.这可能是由于随着网纹甜瓜根际氧浓度的降低,细胞线粒体膜上氧化磷酸化电子传递受阻,ATP 产生速率下降,诱导细胞代谢途径发生改变,有氧呼吸受到抑制,无氧呼吸增强(图 2),导致有毒物质积累,影响植株的生长和光合作用,光合产物由叶片向果实运输受到抑制,导致产量和果实品质降低.此外,由于根系有氧呼吸降低,CO₂ 固定比正常通气条件下减少,而碳水化合物的消耗却增加,用于蔗糖合

成、转运的碳水化合物减少也会使正在发育的果实中蔗糖积累下降^[26]. 低氧条件下, 根系对水分和矿质营养的吸收与运输速率减慢, 尤其是对品质元素 K^+ 的吸收受到抑制^[27-28]. 有研究表明, 适当的钾水平能提高果实中可溶性固形物、总糖和维生素 C 的含量^[29]. 所以根际低氧胁迫下, 能量不足使网纹甜瓜根系对矿质营养的吸收及利用率下降也会造成生长受抑制, 产量和品质下降, 这还有待于深入研究.

3.2 根际低氧胁迫对网纹甜瓜根系呼吸代谢的影响

呼吸作用为植物生命活动提供所需要的大部分能量, 在氧气充足的情况下, 植物通过有氧呼吸产生的能量来维持生命活动的需要. 而在低氧条件下, 三羧酸循环和电子传递流受阻, 细胞能荷水平显著降低, 根系功能减弱, 植物生长发育迟缓, 为减轻低氧胁迫的伤害, 植物需要通过无氧呼吸途径产生的部分能量来维持生命活动的需要, 无氧呼吸也是植物适应低氧胁迫的一种临时的适应性反应^[30]. 本试验结果表明, 10% O_2 和 5% O_2 胁迫下根组织呼吸速率表现先增后降的变化趋势, 在处理 10 d 时达最大值(图 1). 这可能是植物本身对外界环境胁迫的一种应激反应. 在胁迫初期, 植株为了自身生长的需要, 呼吸速率增加, 但随着胁迫程度的加深, 体内其他防御系统被启动, 植物体内能量和物质供应不足, 导致呼吸速率开始下降. 低氧胁迫下根系内 LDH、ADH 和 PDC 活性不同程度增加, MDH 活性下降(图 2). 这与黄瓜和网纹甜瓜幼苗在营养液低氧胁迫下的研究结论一致^[7,14]. 说明网纹甜瓜果实发育期间根际氧浓度为 10% 时, 根系有氧呼吸已经受阻, 无氧呼吸增强. 无氧呼吸中 NADH 被氧化生成 NAD^+ , NAD^+ 作为糖酵解的底物不可缺少, 所以虽然无氧呼吸合成 ATP 的效率较低, 但对维持生长仍具有一定意义. 本研究中, 10% O_2 处理根系中 ADH 和 PDC 活性增加幅度大于 5% O_2 处理, 而 LDH 活性增加幅度小于 5% O_2 处理. 这表明 10% O_2 处理糖酵解代谢产物丙酮酸可能优先在 PDC 作用下生成乙醛, 乙醛在 ADH 作用下生成乙醇, 减少了乙醛在植物体内的积累. 同时还可以通过乙醇发酵途径获得能量, 减轻植物受到的伤害. 而 5% O_2 处理由于具有较高的 LDH 活性, 丙酮酸可能优先在 LDH 作用下直接生成乳酸, 导致乳酸在植物体内积累较多, 使细胞质酸化较严重, 呼吸强度下降较大(图 1), 同时也可能造成乙醛的临时积累, 这可能是 5% O_2 处理比 10% O_2 处理对植株伤害更严重的原因

之一. MDH 是三羧酸循环的关键酶, 其活性可以反映有氧呼吸的强弱. 本试验表明, 10% O_2 和 5% O_2 胁迫下 MDH 活性明显降低, 且 5% O_2 处理降低幅度大于 10% O_2 处理, 说明 5% O_2 处理对有氧呼吸影响更严重, 利用有氧呼吸产生的能量更少, 这也可能是 5% O_2 处理较 10% O_2 处理对植株伤害更严重的又一重要原因.

3.3 根际低氧胁迫对网纹甜瓜根系抗氧化系统的影响

正常条件下, 植物体内的活性氧产生与清除系统处于平衡状态. 低氧胁迫下, 植物叶绿体和线粒体电子传递受阻, ATP 合成受抑制, 电子发生泄漏, 体内活性氧的产生与清除之间的动态平衡被破坏, 活性氧(ROS)的产生增加. 为清除或缓解 ROS 造成的伤害, 植物细胞通过各种不同代谢途径来清除 ROS, 其中 SOD、POD 和 CAT 是最重要的抗氧化酶. 本试验结果表明, 10% O_2 和 5% O_2 胁迫下, 网纹甜瓜根系中 SOD、POD 和 CAT 活性均表现先增后降的变化趋势, 且显著高于对照, 10% O_2 处理比 5% O_2 处理抗氧化酶活性更高. 表明网纹甜瓜可通过提高自身抗氧化酶活性来适应低氧胁迫, 缓解膜脂过氧化程度. 根际氧浓度越低, 根系对 ROS 的清除能力越弱, 随着处理时间的延长和胁迫程度的加重, 各种抗氧化酶协同清除活性氧的综合能力降低, 而活性氧的积累越来越多, 细胞膜脂过氧化程度加重, 丙二醛(MDA)含量增多(图 3). MDA 含量增加的幅度是 5% O_2 处理大于 10% O_2 处理, 说明网纹甜瓜抗氧化能力的强弱一方面是由品种耐低氧性决定的^[31], 另一方面也可能与低氧胁迫程度有关.

综上所述, 由网纹甜瓜植株生长、根系呼吸速率的外在直接表现和呼吸酶及抗氧化酶的内在变化关系可知, 网纹甜瓜果实发育期间根际氧浓度降到 10% 及其以下时, 根系有氧呼吸代谢就会受到明显抑制, 无氧呼吸增强. 低氧胁迫促进了根系内抗氧化酶活性的增加, 但随着低氧胁迫时间的延长, 根系自身的调节能力减弱, 细胞膜脂过氧化和能量不足使根系产生了不同程度的伤害, 植株生长受到抑制, 进而影响了网纹甜瓜的产量和品质.

参考文献

- [1] Blokhina O, Virolainen E, Fagerstedt KV. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: A review. *Annals of Botany*, 2002, **91**: 179-194
- [2] Guo S-R (郭世荣). *Soilless Culture Science*. Beijing: China Agriculture Press, 2003 (in Chinese)
- [3] Ismond KP, Dolferus R, Pauw M, *et al.* Enhanced low

- oxygen survival in *Arabidopsis* through increased metabolic flux in the fermentative pathway. *Plant Physiology*, 2003, **132**: 1292–1302
- [4] Hu X-H (胡晓辉), Guo S-R (郭世荣), Li J (李璟), *et al.* Effects of hypoxia stress on anaerobic respiratory enzyme and antioxidant enzyme activities in roots of cucumber seedlings. *Journal of Wuhan Botanical Research* (武汉植物学研究), 2005, **23**(4): 337–341 (in Chinese)
 - [5] Sun Z-P (孙周平), Li T-L (李天来), Fan W-L (范文丽). Effect of rhizosphere CO₂ concentration on potato growth. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2005, **16**(11): 2097–2102 (in Chinese)
 - [6] Nichols MA, Woolley DJ, Christie CB. Effect of oxygen and carbon dioxide concentration in the root zone on the growth of vegetable. *Acta Horticulturae*, 2002, **578**: 119–122
 - [7] Kang Y-Y (康云艳), Guo S-R (郭世荣), Duan J-J (段九菊). Effects of root-zone hypoxia on respiratory metabolism of cucumber seedlings roots. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2008, **19**(3): 583–587 (in Chinese)
 - [8] Szal B, Drozd M, Rychter AM. Factors affecting determination of superoxide anion generated by mitochondria from barley roots after anaerobiosis. *Journal of Plant Physiology*, 2004, **161**: 1339–1346
 - [9] Garnczarska M, Bednarski W. Effect of a short-term hypoxic treatment followed by re-aeration on free radicals level and antioxidative enzymes in lupine roots. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2004, **42**: 233–240
 - [10] Liu W-G (刘文革), Yan Z-H (阎志红), Wang C (王川), *et al.* Response of antioxidant defense system in watermelon seedling subjected to waterlogged stress. *Journal of Fruit Science* (果树学报), 2006, **23**(6): 860–864 (in Chinese)
 - [11] Chen Q (陈强), Guo X-W (郭修武), Hu Y-L (胡艳丽), *et al.* Effect of waterlogging on root respiration intensity and respiratory enzyme activities of sweet cherry. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2008, **19**(7): 1462–1466 (in Chinese)
 - [12] Mi Y-F (米银法), Ma F-W (马锋旺), Ma X-W (马小卫). Effect of root-zone hypoxia stress on anti-oxidative system of Chinese gooseberry seedlings with different resistances. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2008, **41**(12): 4328–4335 (in Chinese)
 - [13] Lin KHR, Weng CC, Lo HF, *et al.* Study of the root antioxidative system of tomatoes and eggplants under waterlogged conditions. *Plant Science*, 2004, **167**: 355–365
 - [14] Sun Y-J (孙艳军), Guo S-R (郭世荣), Hu X-H (胡晓辉), *et al.* Effect of root-zone hypoxia stress on growth and respiratory metabolism pathway of muskmelon seedling roots. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2006, **30**(1): 112–117 (in Chinese)
 - [15] Gao H-B (高洪波), Guo S-R (郭世荣), Zhang T-J (章铁军), *et al.* Effect of nutrient solution hypoxia stress on the growth and physiological metabolism of muskmelon seedlings. *Journal of Shenyang Agricultural University* (沈阳农业大学学报), 2006, **37**(3): 368–372 (in Chinese)
 - [16] Liu S-Z (刘士哲). Modern Practical Soilless Cultivation Technique. Beijing: China Agriculture Press, 2001 (in Chinese)
 - [17] Li H-S (李合生). Principles and Techniques of Plant Physiological Biochemical Experiment. Beijing: Higher Education Press, 2000 (in Chinese)
 - [18] Mustroph A, Albrecht G. Tolerance of crop plants to oxygen deficiency stress: Fermentative activity and photosynthetic capacity of entire seedlings under hypoxia and anoxia. *Physiologia Plantarum*, 2003, **117**: 508–520
 - [19] Xue Y-L (薛应龙). Plant Physiology Experimental Enchiridion. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 1985 (in Chinese)
 - [20] Bradford MM. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 1976, **72**: 248–254
 - [21] Zeng S-X (曾韶西), Wang Y-R (王以柔), Li M-R (李美如). Comparison of the change of membrane protective system in rice seedlings during enhancement of chilling resistance by different stress pretreatment. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 1997, **39**(4): 308–314 (in Chinese)
 - [22] Dhindsa RS, Plumb-Dhindsa P, Thorpe TA. Leaf senescence: Correlated with increased levels of membrane permeability and lipid peroxidation, and decreased levels of superoxide dismutase and catalase. *Journal of Experimental Botany*, 1981, **32**: 93–101
 - [23] Zhao S-J (赵世杰), Xu C-C (许长成), Zou Q (邹琦), *et al.* Improvements of method for measurement of malondialdehyde in plant tissues. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), 1991, **30**(3): 207–210 (in Chinese)
 - [24] Zhong X-H (钟雪花), Yang W-N (杨万年), Lü Y-T (吕应堂). Comparative research on some physiological characteristics of tobacco and rape under flooding stress. *Journal of Wuhan Botanical Research* (武汉植物学研究), 2002, **20**(5): 395–398 (in Chinese)
 - [25] Zhou L-Z (周灵芝). Effect of Hypoxia Stress on Growth and Yield of Melon (*Cucumis melon* L.). Master Thesis. Nanning: Guangxi University, 2007 (in Chinese)
 - [26] Kroen WK, Pharr DM, Huber SC. Root flooding of muskmelon (*Cucumis melo* L.) affects fruit sugar concentration but not leaf carbon exchange rate. *Plant and Cell Physiology*, 1991, **32**: 4467–4473
 - [27] Guo SR, Tachibana S. Effect of dissolved O₂ levels in a nutrient solution on the growth and mineral nutrition of tomato and cucumber seedlings. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 1997, **66**: 331–337
 - [28] Huang S, Greenway H, Colmer TD. Response by coleoptiles of intact rice seedlings to anoxia; K⁺ net uptake from the external solution and translocation from the caryopses. *Annals of Botany*, 2003, **91**: 271–278
 - [29] Lin D (林多), Huang D-F (黄丹枫). Effects of potassium levels on photosynthesis and fruit quality of muskmelon in medium culture. *Acta Horticulturae Sinica* (园艺学报), 2003, **30**(2): 221–223 (in Chinese)
 - [30] Guo SR, Nada K, Katoh H, *et al.* Differences between tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) and cucumber (*Cucumis sativus* L.) in ethanol, lactate and malate metabolisms and cell sap pH of roots under hypoxia. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 1999, **68**: 152–159
 - [31] Gao H-B (高洪波), Guo S-R (郭世荣). Effects of exogenous γ -aminobutyric acid on antioxidant enzyme activity and reactive oxygen content in muskmelon seedlings under nutrient solution hypoxia stress. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology* (植物生理与分子生物学学报), 2004, **30**(6): 651–659 (in Chinese)

作者简介 刘义玲,女,1975年生,博士研究生.主要从事设施蔬菜栽培及根系生理生态研究. E-mail: liuyiling2008@126.com

责任编辑 张凤丽

