

黄瓜和黑籽南瓜对肉桂酸及亚低温交叉胁迫的应答差异

乔永旭^{1,2} 张永平² 高丽红^{1*}

(1. 中国农业大学 农学与生物技术学院/设施蔬菜生长发育调控北京市重点实验室,北京 100193;
2. 唐山师范学院 生命科学系,河北 唐山 063000)

摘要 为探索肉桂酸(Cinnamic acid,CA)和亚低温交叉胁迫对黄瓜和黑籽南瓜生理代谢的影响,对两种瓜类作物的水分代谢与光合作用受到CA及亚低温交叉胁迫的应答差异进行研究。结果表明:CA和亚低温单独胁迫降低了叶片的总含水量、自由水含量、自由水/束缚水、净光合速率(P_N)、蒸腾速率(T_r)和气孔导度(g_s),提高了叶片的渗透势;抑制了根系干物质的分配比例,增加了地上部干物质的分配比例;增加了瞬时水分利用效率(WuE)和潜在水分利用效率(WuE_i),抑制了叶面积(LA)的生长速率。CA和亚低温交叉胁迫对2种作物生理活动的影响与其单独胁迫一致,交叉胁迫的影响最大,其次是亚低温单独胁迫,CA单独胁迫影响最小,黄瓜受到胁迫的程度明显高于黑籽南瓜。总之,CA和亚低温交叉胁迫对黄瓜的毒害较单一因子明显,黄瓜抵御CA和亚低温胁迫的能力明显低于黑籽南瓜。

关键词 黄瓜;南瓜;肉桂酸;亚低温;水分代谢;光合作用

中图分类号 S 567

文章编号 1007-4333(2014)04-0086-09

文献标志码 A

Study on different responses to cinnamic acid and sub-low temperature stress on cucumber and figleaf gourd seedlings

QIAO Yong-xu^{1,2}, ZHANG Yong-ping², GAO Li-hong^{1*}

(1. College of Agronomy and Biotechnology/Beijing Key Laboratory of Growth and Developmental Regulation for Protected Vegetable Crops, China Agricultural University, Beijing 100193, China;
2. Department of Life Science, Tangshan Normal University, Tangshan 063000, China)

Abstract The responding differences of water metabolism and photosynthesis to CA and sub-low temperature were studied in cucumber and figleaf gourd seedlings. CA and sub-low temperature individually decreased total water content in leaf, free water content in leaf, bound water content in leaf, free water content/bound water content, net photosynthetic rate (P_N), transpiration rate (T_r) and stomatal conductance (g_s), however increased osmotic potential in leaf in both species. CA or sub-low temperature deduced dry matter content in root and leaf area(LA), but increased in shoot, instantaneous water use efficiency (WuE) and potential water use efficiency (WuE_i) in leaf of cucumber and figleaf gourd. Effects of CA and sub-low temperature stress on two species were consistent with that of CA or sub-low temperature. However, effects of CA and sub-low temperature cross stress on physiological mechanism were most obvious in both cucumber and figleaf gourd, followed by sub-low temperature, and finally CA, in addition, CA and sub-low temperature was much more harmful in cucumber than figleaf gourd.

Key words cucumber; figleaf gourd; cinnamic acid; sub-low temperature; water metabolism; photosynthesis

黄瓜(*Cucumis sativus* L.)是典型的喜温蔬菜,不耐低温和亚低温,植株所有组织和器官均对低温

敏感。通常在10~13℃生理活动失调,停止生长发育,低于0~1℃则发生冻害^[1],低温是影响冬春季

收稿日期:2013-12-23

基金项目:河北省高等学校科学技术研究青年基金(QN20132018);北京市科技计划(D131100000713001);北京市果类蔬菜创新团队项目

第一作者:乔永旭,副教授,博士,主要从事植物逆境生理和细胞工程研究,E-mail:qiaoyx123@163.com

通讯作者:高丽红,教授,主要从事设施蔬菜栽培生理与环境调控研究,E-mail:gaolh@cau.edu.cn

节设施黄瓜生产的主要因子。此外温室黄瓜由于长期连作,其根系易分泌一些自毒物质,这类物质常常抑制种子萌芽、改变植物根系对水及养分的吸收、影响光合作用、改变激素的含量及调控特异性基因表达等^[2-5],严重阻碍了植物正常的生长发育。作为我国重要的设施蔬菜,黄瓜连作非常普遍,由此产生的自毒作用也越来越严重,成为影响设施黄瓜持续生产的又一重要因素。无论是亚低温还是自毒作用对黄瓜生长的影响,前人均做了大量细致的研究,但对于二者交叉胁迫对黄瓜生长及生理活动的影响,尚无报道。另外对黄瓜影响明显的亚低温和自毒作用,对常用砧木黑籽南瓜(*Curcubita ficifolia* Bouche')则影响不大^[6-8]。黑籽南瓜由于根系发达,具有较强的耐低温能力、抗病能力和抵御自毒作用的能力,生产中常用作黄瓜砧木以抵御连作障碍。基于此,以黄瓜和黑籽南瓜为材料,研究常见自毒物质肉桂酸(Cinnamic acid, CA)和亚低温对二者生理活性的影响,旨在阐明 CA 和亚低温交叉胁迫对植物造成的伤害程度,及其在黄瓜和黑籽南瓜种间应答差异的生理原因。

1 材料与方 法

1.1 材料培养及处理

黄瓜和黑籽南瓜种子用 0.1% 的 H_2O_2 溶液消毒 30 min, 无菌蒸馏水冲洗 3 次并浸泡 4 h。之后转移到 25 °C 培养箱内催芽, 露白后播种到 12 cm × 10 cm 的花盆中, 基质体积比为草炭: 蛭石 = 2: 1。后转入人工气候箱(BIC-400)中, 培养条件: 光照强度 90 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 光和暗培养时间均为 12 h, 光和暗培养温度为 26 和 18 °C, 空气相对湿度 50%。每周浇 1 次 pH 6.0 山崎营养液, 直至幼苗长至 2 叶 1 心。之后将黄瓜和黑籽南瓜分成 4 个处理。处理 1: 光和暗培养温度为 26 和 18 °C, CA 水溶液浓度为 0 mmol/L; 处理 2: 光和暗培养温度为 26 和 18 °C, CA 水溶液浓度为 0.25 mmol/L; 处理 3: 光和暗培养温度为 18 和 12 °C, CA 水溶液浓度为 0 mmol/L; 处理 4: 光和暗培养温度为 18 和 12 °C, CA 水溶液浓度为 0.25 mmol/L。分别在处理 0、3、6 和 9 d 测量其生理生化指标。每个处理重复 3 次, 每个重复有 10 株植株, 每盆幼苗每天浇 CA 水溶液 80 mL。

1.2 试验方法

1.2.1 干物质和叶片含水量的测定

含水量以植物材料的(鲜重 - 干重)/鲜重 ×

100% 表示。束缚水和自由水参照刘向莉等^[9]改进的称重法测定。

1.2.2 叶片水势的测定

采用柏新富等^[10]和刘爱荣等^[11]的方法加以改进, 用露点微伏计 HR33T 测定近顶部第 2 完全展开叶的水势(ψ_w), 在每个生长发育时期内总是对同一叶片进行测定。测定时间为光培养后 2 h, 连续测定 3 次。叶片渗透势(ψ_s)采用冰点渗透压计 FM-8P 测定, 先将叶片在冰箱(-18 °C)中冷冻 10 h 以上, 然后在室温下解冻并挤压出组织液进行测定。

1.2.3 叶面积的测定

采用郑睿等^[12]的方法加以改进, 选取均匀一致的植株, 采用 CI202 便携式叶面积(LA)测定仪测定植株上所有的叶片面积, 连续测定 3 株, 取其平均值。

1.2.4 气体交换参数的测定

采用 Mateos-Naranjo 等^[13]和 Zhu 等^[14]的方法加以改进。利用 LI-6400 型光合仪(LI-6400; LI-COR, Inc., Lincoln, NE, 美国)对气体交换参数进行测定。每株选取幼苗植株近顶部第 2 叶测量净光合速率(P_N)、气孔导度(g_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)与蒸腾速率(T_r)测定时保持外界 CO_2 浓度为 420 $\mu\text{mol}/\text{mol}$, 相对湿度为 50% ± 5%, 温度为培养 28 和 18 °C。并计算瞬时水分利用效率(WuE) = P_N/T_r 和潜在水分利用效率($WuEi$) = P_N/g_s 。

1.3 数据统计及分析

数据统计与分析通过 SPSS 13.0 软件实现, 采用 Mean ± SD 的格式。试验中的数据均经过 5% 水平上的 Tukey 检验, 图中所有的误差线均表示平均值的标准差。

2 结果与分析

2.1 CA 与亚低温交叉胁迫对黄瓜和黑籽南瓜叶片含水量的影响

如表 1 所示, CA 和亚低温胁迫能明显降低黄瓜的总含水量。随着处理时间的延长, 处理间总含水量差异逐渐增大, 9 d 后, CA 和亚低温处理的黄瓜叶片总含水量分别为对照的 98% 和 96.4%, 交叉胁迫则为对照的 94.9%。而黑籽南瓜经过 CA 和亚低温处理后, 叶片总含水量稍有降低, 交叉处理 9 d 后, 叶片总含水量为对照的 97.4%, 较单一处理更低, 但明显高于黄瓜。CA 和亚低温对叶片自由水含量的影响和总含水量的趋势基本一致。因此交叉胁迫能明显降低叶片总含水量和自由水含量, 其效

表1 CA和亚低温对黄瓜与黑籽南瓜幼苗叶片水分、自由水和束缚水含量及束缚水含量/自由水含量的影响
Table 1 Changes in total water content, free water content, bound water content and free water content/bound water content in cucumber and figleaf gourd leaves as influenced by CA and sub-low temperature

物种 Species	处理 Treatment	处理时间/d Days after treatment	含水量/% Water content	自由水含量/% Free water content	束缚水含量/% Bound water content	自由水含量/ 束缚水含量 Free water content/ bound water content
黄瓜 Cucumber	处理1 Treatment 1	0	88.649±0.409 a	85.769±0.455 a	2.880±0.386 a	29.777±1.449 a
		3	90.099±0.251 b	87.285±0.355 b	2.814±0.256 a	31.022±0.978 a
		6	90.771±0.470 b	87.841±0.485 b	2.930±0.252 a	29.985±1.656 a
		9	90.652±0.543 b	87.79±0.407 b	2.854±0.259 a	30.762±2.060 a
	处理2 Treatment 2	0	88.649±0.409 a	85.769±0.455 a	2.880±0.386 a	29.777±1.449 a
		3	88.789±0.469 a	85.564±0.366 a	3.224±0.340 a	26.536±1.626 a
		6	88.865±0.371 a	84.802±0.364 a	4.063±0.281 b	20.872±1.069 b
		9	88.865±0.248 a	84.523±0.464 c	4.341±0.313 b	19.470±0.898 b
	处理3 Treatment 3	0	88.649±0.409 a	85.769±0.455 a	2.880±0.386 a	29.777±1.449 a
		3	88.590±0.535 a	84.667±0.239 d	3.923±0.686 a	21.581±2.045 c
		6	87.511±0.438 c	82.976±0.437 e	4.535±0.410 b	18.296±0.998 d
		9	87.424±0.315 c	82.765±0.394 e	4.659±0.199 b	17.766±1.578 d
	处理4 Treatment 4	0	88.649±0.409 a	85.769±0.455 a	2.880±0.386 a	29.777±1.449 a
		3	88.200±0.233 a	84.044±0.397 d	4.156±0.469 b	20.221±1.369 c
		6	86.334±0.95 d	80.649±0.477 f	5.685±0.399 c	14.187±1.834 e
		9	86.053±0.427 d	80.112±0.501 f	5.942±0.380 c	13.483±1.545 e
黑籽南瓜 Figleaf gourd	处理1 Treatment 1	0	87.342±0.562 a	84.592±0.402 a	2.750±0.325 a	30.764±1.573 a
		3	90.010±0.339 b	87.298±0.365 b	2.712±0.268 a	32.187±2.069 a
		6	90.586±0.347 b	87.824±0.466 b	2.762±0.300 a	31.797±1.677 a
		9	90.563±0.332 b	87.829±0.405 b	2.735±0.366 a	32.119±1.446 a
	处理2 Treatment 2	0	87.342±0.562 a	84.592±0.402 a	2.750±0.325 a	30.764±1.573 a
		3	89.370±0.384 b	86.469±0.469 b	2.901±0.224 a	29.806±1.337 a
		6	90.014±0.341 b	86.981±0.345 b	3.033±0.661 a	28.675±1.494 a
		9	90.010±0.289 b	86.912±0.399 b	3.197±0.255 a	28.060±0.998 a
	处理3 Treatment 3	0	87.342±0.562 a	84.592±0.402 a	2.750±0.325 a	30.764±1.573 a
		3	88.360±0.336 c	85.290±0.423 a	3.070±0.351 a	27.780±1.087 b
		6	89.132±0.702 c	85.877±0.524 c	3.255±0.245 a	26.382±1.066 b
		9	89.146±0.555 c	85.758±0.376 c	3.387±0.361 a	25.317±0.957 b
	处理4 Treatment 4	0	87.342±0.562 a	84.592±0.402 a	2.750±0.325 a	30.764±1.573 a
		3	88.101±0.127 a	84.947±0.566 a	3.154±0.583 a	26.929±1.766 b
		6	88.305±0.410 a	84.748±0.362 a	3.558±0.336 b	23.822±1.779 c
		9	88.205±0.413 a	84.217±0.469 a	3.988±0.215 c	21.118±1.055 c

注:平均值±标准偏差后面的不同字母表示在0.05水平上存在的差异。下表同。

Note: Means±SD for each treatment that have different letters are significantly different at P<0.05, The same as below.

果较单一胁迫明显。与总含水量和自由水含量不同的是,CA和亚低温胁迫明显增加叶片束缚水的含量。9 d后,CA和亚低温处理的黄瓜叶片束缚水含量较对照分别增加了0.52和0.63倍,而交叉胁迫则增加了1.08倍。黑籽南瓜经过CA和亚低温处理后,叶片束缚水含量稍有增加,CA和亚低温胁迫9 d后束缚水含量较对照仅仅增加了0.13和0.24倍,交叉胁迫则增加了0.46倍,也明显低于黄瓜的增加倍数。CA和亚低温处理9 d后,黄瓜叶片自由水含量/束缚水含量降将明显,分别是对照的63.3%和

57.8%,交叉胁迫后则为对照的43.8%;而黑籽南瓜降低的则不太明显,自由水含量/束缚水含量分别为对照的87.4%和78.8%,交叉胁迫后则为对照的65.8%。

2.2 CA与亚低温交叉胁迫对黄瓜和黑籽南瓜叶片水势的影响

如表2所示,随着CA和亚低温胁迫时间的增加,黄瓜叶片的 ψ_w 和 ψ_p 显著下降,而 ψ_s 则明显上升。CA和亚低温单一胁迫9 d后, ψ_w 分别是对照的1.28倍和1.49倍; ψ_p 为对照的62.9%和36.4%,二者交叉胁迫后, ψ_w 则为对照的1.66倍。而

表2 CA和亚低温对黄瓜与黑籽南瓜幼苗叶片水势、渗透式及压力势的影响

Table 2 Changes in ψ_w , ψ_s and ψ_p in cucumber and figleaf gourd leaves as influenced by CA and sub-low temperature

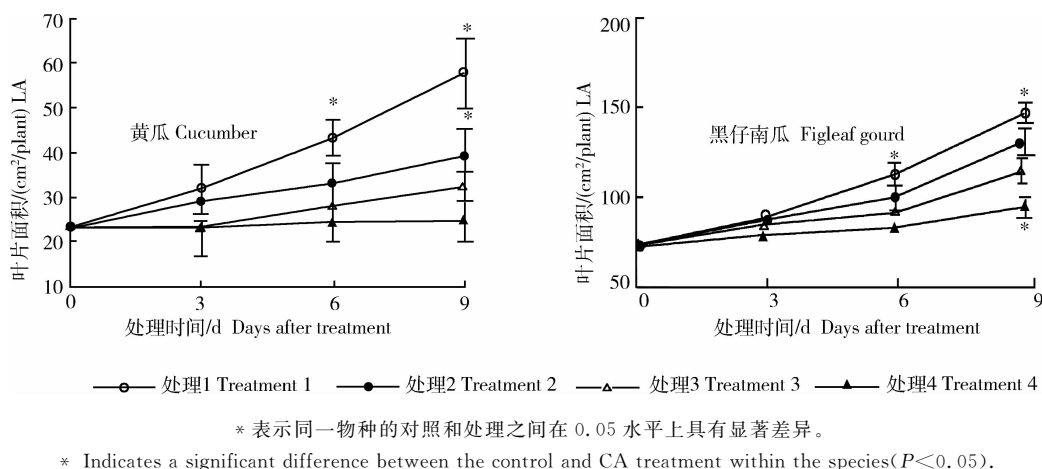
物种 Species	处理 Treatment	处理时间/d Days after treatment	水势 ψ_w /MP	渗透式 ψ_s /MP	压力势 ψ_p /MP
黄瓜 Cucumber	处理 1 Treatment 1	0	-0.051±0.003 a	-0.128±0.004 a	0.077±0.004 a
		3	-0.050±0.003 a	-0.124±0.003 a	0.074±0.005 a
		6	-0.047±0.003 a	-0.124±0.003 a	0.077±0.003 a
		9	-0.048±0.004 a	-0.125±0.004 a	0.077±0.005 a
	处理 2 Treatment 2	0	-0.051±0.003 a	-0.128±0.004 a	0.077±0.004 a
		3	-0.057±0.003 a	-0.116±0.004 b	0.058±0.002 b
		6	-0.060±0.003 b	-0.116±0.004 b	0.055±0.004 b
		9	-0.062±0.004 b	-0.110±0.004 b	0.049±0.003 b
	处理 3 Treatment 3	0	-0.051±0.003 a	-0.128±0.004 a	0.077±0.004 a
		3	-0.063±0.002 b	-0.111±0.005 b	0.048±0.005 b
		6	-0.070±0.003 c	-0.101±0.002 b	0.031±0.004 c
		9	-0.072±0.003 c	-0.100±0.005 b	0.028±0.004 c
	处理 4 Treatment 4	0	-0.051±0.003 a	-0.128±0.004 a	0.077±0.004 a
		3	-0.070±0.002 c	-0.100±0.003 c	0.030±0.003 c
		6	-0.080±0.004 d	-0.087±0.004 d	0.007±0.003 d
		9	-0.080±0.003 d	-0.082±0.004 d	0.002±0.001 d
黑籽南瓜 Figleaf gourd	处理 1 Treatment 1	0	-0.072±0.003 a	-0.140±0.004 a	0.069±0.003 a
		3	-0.070±0.003 a	-0.144±0.003 a	0.074±0.005 a
		6	-0.067±0.003 a	-0.144±0.004 a	0.077±0.005 a
		9	-0.066±0.003 a	-0.142±0.004 a	0.076±0.004 a
	处理 2 Treatment 2	0	-0.072±0.003 a	-0.140±0.004 a	0.069±0.003 a
		3	-0.072±0.002 a	-0.141±0.003 a	0.069±0.003 a
		6	-0.073±0.003 a	-0.139±0.004 a	0.066±0.003 a
		9	-0.074±0.002 a	-0.137±0.004 a	0.063±0.005 a
	处理 3 Treatment 3	0	-0.072±0.003 a	-0.140±0.004 a	0.069±0.003 a
		3	-0.075±0.006 a	-0.135±0.004 a	0.060±0.004 a
		6	-0.077±0.003 a	-0.130±0.003 a	0.053±0.004 b
		9	-0.078±0.003 b	-0.130±0.002 a	0.051±0.004 b
	处理 4 Treatment 4	0	-0.072±0.003 a	-0.140±0.004 a	0.069±0.003 a
		3	-0.079±0.006 b	-0.122±0.004 b	0.042±0.004 c
		6	-0.083±0.003 b	-0.116±0.005 b	0.033±0.006 c
		9	-0.083±0.003 b	-0.114±0.004 b	0.032±0.004 c

黑籽南瓜经过 CA 和亚低温处理后, ψ_w 则略有下降, 交叉胁迫后 ψ_w 下降较单一胁迫明显, 也仅为对照的 1.25 倍。CA 和亚低温对叶片压力势的影响和 ψ_w 的趋势基本一致, 交叉胁迫较单一胁迫更能降低 ψ_p , 黄瓜 ψ_p 降低的幅度远远高于黑籽南瓜。与此相反, CA 和亚低温胁迫能明显增加叶片的 ψ_s , 胁迫 9 d 后, 黄瓜的 ψ_s 分别增加了 12.1% 和 20.4%, 而交叉胁迫则增加了 34.3%。黑籽南瓜经过 CA 和亚低温处理后, 叶片 ψ_s 稍有增加, 胁迫 9 d 后 ψ_s 较对照仅增加 3.9% 和 8.9%, 交叉胁迫则增加了

19.8%, 均低于黄瓜的增加值。

2.3 CA 与亚低温交叉胁迫对黄瓜和黑籽南瓜 LA 的影响

如图 1 所示, 随着 CA 和亚低温胁迫时间的增加, 植株的 LA 增长幅度越来越小, 黄瓜较黑籽南瓜更明显。CA 和亚低温胁迫 9 d 后, 黄瓜 LA 分别为对照的 67.9% 和 56.8%, 交叉胁迫后则为对照的 43.1%。而黑籽南瓜经过 CA 和亚低温胁迫后, LA 分别为对照的 89.2% 和 78.1%, 交叉胁迫后则为对照的 64.7%。



* 表示同一物种的对照和处理之间在 0.05 水平上具有显著差异。

* Indicates a significant difference between the control and CA treatment within the species ($P < 0.05$).

图 1 CA 和亚低温对黄瓜与黑籽南瓜幼苗叶面积的影响

Fig. 1 Changes in LA in cucumber and figleaf gourd seedlings as influenced by CA and sub-low temperature

2.4 CA 与亚低温交叉胁迫对黄瓜和黑籽南瓜光合作用的影响

随着 CA 和亚低温胁迫时间的增加, 黄瓜叶片的 P_N 和 T_r 显著下降, 而黑籽南瓜变化不明显。单一胁迫 9 d 后, 黄瓜叶片 P_N 分别降至对照的 84.8% 和 68.8%, 交叉胁迫后, P_N 则降至对照的 29.9%。而黑籽南瓜经过 CA 和亚低温胁迫后, P_N 略有下降, 交叉胁迫后其下降较单一胁迫稍明显, 为对照的 80.4%。叶片 T_r 受到 CA 和亚低温胁迫的影响与 P_N 的趋势基本一致。CA 胁迫下黄瓜叶片的 g_s 略有增加, 亚低温则降低了 g_s , 胁迫 9 d 后, g_s 分别是对照的 78.2% 和 36.1%。交叉胁迫远较单一因子更能降低 g_s , 最终黄瓜叶片的 g_s 为对照的 14.5%。CA 和亚低温对黑籽南瓜 g_s 的降低不明显, 交叉胁迫较单一胁迫明显, 9 d 后黑籽南瓜的 g_s 为对照的 63.6%, 明显高于黄瓜。另外黄瓜和黑籽南瓜 C_i 在 CA 和亚低温处理后没有太大的变化, 几乎不受外界逆境的影响。CA 和亚低温胁迫后, 黄瓜与黑籽南瓜的 WuE 和 WuE_i 表现明显不同。黄瓜的

WuE 迅速增加, 交叉胁迫则增加的更明显; 而黑籽南瓜的 WuE 几乎没有受到 CA 和亚低温的影响。对 WuE_i 来说, 黄瓜没有受到 CA 胁迫的影响, 但在亚低温和交叉胁迫后, 其值增加明显。而黑籽南瓜在交叉胁迫后其值增加, 单一胁迫对其没有影响(表 3)。

2.5 CA 与亚低温交叉胁迫对黄瓜和黑籽南瓜干物质分配的影响

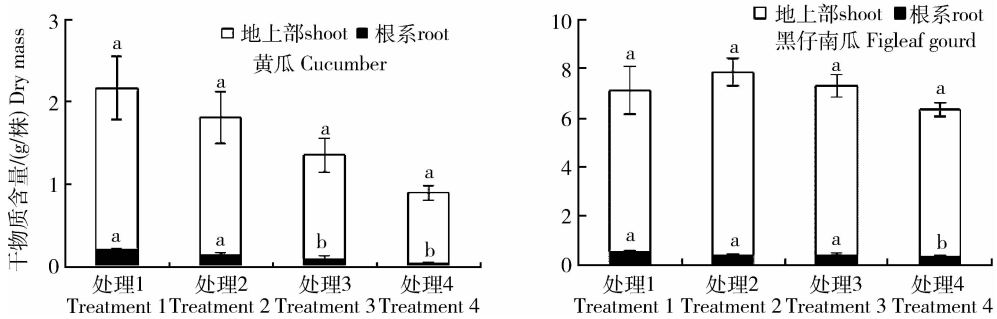
由图 2 可知, CA 和亚低温降低了根系相对干物质含量而增加了地上部的含量, 黄瓜受到的影响程度高于黑籽南瓜。CA 与亚低温胁迫黄瓜 9 d 后, 根系的干物质分别为自身干物质总量的 7.5% 和 6.4%, 较对照的 8.4% 少了 0.9% 和 2%。交叉胁迫后的根系相对干物质含量则较对照减少 3.3%。对黑籽南瓜来说, CA 和亚低温胁迫 9 d 后, 根系相对干物质含量较对照减少 1.3% 和 1.4%, 交叉胁迫的根系相对干物质含量较对照减少 1.6%。无论是黄瓜还是黑籽南瓜, 受到 CA 和亚低温的胁迫后, 地上部分相对干物质含量和根系正好相反。

表 3 CA 和亚低温对黄瓜与黑籽南瓜幼苗 P_N 、 T_r 、 g_s 、 C_i 、 WuE 和 WuE_i 的影响
 Table 3 Changes in the P_N , T_r , g_s , C_i , WuE and WuE_i in cucumber and figleaf gourd shoots as influenced by CA and sub-low temperature

物种 Species	处理 Treatment	处理时间/d Days after treatment	净光合速率 $P_N(CO_2)/$ ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)	蒸腾速率 $T_r(H_2O)/$ ($\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)	气孔导度 $g_s(H_2O)/$ ($\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)	胞间 CO_2 浓度 $C_i/(\mu\text{mol}/\text{mmol})$	瞬时水分 利用效率 WuE	潜在水分 利用效率 WuE_i
黄瓜 Cucumber	处理 1 Treatment 1	0	3.253±0.159 a	2.340±0.272 a	239.933±0.929 a	333.667±7.937 a	1.390±0.122 a	0.014±0.001 a
		3	4.363±0.254 b	2.477±0.143 a	363.667±14.905 b	390.667±19.035 b	1.762±0.114 b	0.012±0.001 a
		6	4.450±0.182 b	2.440±0.117 a	385.400±16.889 b	412.333±8.505 b	1.824±0.115 b	0.012±0.001 a
		9	4.440±0.164 b	2.467±0.140 a	389.567±11.051 b	398.667±6.429 b	1.800±0.144 b	0.011±0.001 a
	处理 2 Treatment 2	0	3.253±0.159 a	2.340±0.272 a	239.933±0.929 a	333.667±7.937 a	1.390±0.122 a	0.014±0.001 a
		3	4.080±0.044 b	1.960±0.168 a	302.533±30.027 c	388.667±7.810 b	2.082±0.098 b	0.013±0.001 a
		6	3.903±0.093 b	1.887±0.061 b	315.200±9.779 c	419.667±7.572 b	2.069±0.127 b	0.012±0.001 a
		9	3.763±0.208 b	1.737±0.100 b	304.800±25.283 c	372.333±9.165 b	2.167±0.165 b	0.012±0.001 a
	处理 3 Treatment 3	0	3.253±0.159 a	2.340±0.272 a	239.933±0.929 a	333.667±7.937 a	1.390±0.122 a	0.014±0.001 a
		3	3.760±0.066 b	1.563±0.145 b	185.967±9.309 d	357.000±12.503 b	2.405±0.136 c	0.020±0.001 b
		6	3.147±0.385 b	1.403±0.160 c	160.667±23.990 d	406.333±14.799 b	2.242±0.104 b	0.020±0.002 b
		9	3.057±0.042 c	1.407±0.156 c	140.700±15.043 d	394.667±3.000 b	2.173±0.181 b	0.022±0.001 b
处理 4 Treatment 4	0	3.253±0.159 a	2.340±0.272 a	239.933±0.929 a	333.667±7.937 a	1.390±0.122 a	0.014±0.001 a	
	3	3.187±0.318 a	1.217±0.136 c	138.333±26.633 d	353.000±18.009 a	2.619±0.104 c	0.023±0.001 b	
	6	1.893±0.379 d	0.783±0.194 d	89.767±14.372 d	384.667±10.970 b	2.417±0.124 c	0.021±0.001 b	
	9	1.327±0.072 d	0.720±0.108 d	56.300±4.789 e	378.333±5.132 b	1.843±0.097 b	0.024±0.001 b	

表3(续)

物种 Species	处理 Treatment	处理时间/d Days after treatment	净光合速率 $P_N(\text{CO}_2)/$ $(\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s}))$	蒸腾速率 $T_r(\text{H}_2\text{O})/$ $(\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s}))$	气孔导度 $g_s(\text{H}_2\text{O})/$ $(\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s}))$	胞间 CO_2 浓度 $C_i/(\mu\text{mol}/\text{mmol})$	瞬时水分 利用效率 WUE	潜在水分 利用效率 WUE_i
黑籽南瓜 Figleaf gourd	处理 1 Treatment 1	0	3.100±0.191 a	2.060±0.184 a	212.967±32.250 a	324.000±4.163 a	1.505±0.105 a	0.015±0.001 a
		3	3.650±0.236 b	1.883±0.124 a	203.833±29.435 a	354.667±0.577 a	1.938±0.128 b	0.018±0.001 a
		6	3.567±0.231 b	1.850±0.135 a	223.333±25.447 a	392.333±3.512 a	1.928±0.089 b	0.016±0.001 a
		9	3.643±0.164 b	1.877±0.099 a	198.967±7.321 a	395.333±20.648 a	1.941±0.117 b	0.018±0.001 a
	处理 2 Treatment 2	0	3.100±0.191 a	2.060±0.184 a	212.967±32.250 a	324.000±4.163 a	1.505±0.105 a	0.015±0.001 a
		3	3.487±0.337 a	1.800±0.118 a	189.433±15.396 a	369.000±3.512 a	1.937±0.117 b	0.018±0.002 a
		6	3.327±0.343 a	1.750±0.170 a	206.900±42.349 a	396.667±4.726 a	1.901±0.115 b	0.016±0.001 a
		9	3.407±0.208 a	1.780±0.105 a	189.500±9.128 a	377.000±4.509 a	1.914±0.099 b	0.018±0.001 a
	处理 3 Treatment 3	0	3.100±0.191 a	2.060±0.184 a	212.967±32.250 a	324.000±4.163 a	1.505±0.105 a	0.015±0.001 a
		3	3.257±0.400 a	1.633±0.042 a	171.900±21.600 a	361.333±1.000 a	1.994±0.099 b	0.019±0.001 a
		6	3.043±0.548 a	1.640±0.105 a	192.133±40.477 a	397.000±7.638 a	1.856±0.106 b	0.016±0.001 a
		9	3.213±0.142 a	1.703±0.050 a	178.533±39.321 a	402.000±6.807 a	1.886±0.125 b	0.018±0.001 a
	处理 4 Treatment 4	0	3.100±0.191 a	2.060±0.184 a	212.967±32.250 a	324.000±4.163 a	1.505±0.105 a	0.015±0.001 a
		3	2.773±0.394 a	1.480±0.203 b	156.633±24.019 a	363.667±15.100 a	1.874±0.021 b	0.018±0.001 a
		6	2.930±0.075 a	1.410±0.112 b	134.100±32.328 b	395.667±14.503 a	2.078±0.134 b	0.022±0.001 b
		9	2.930±0.172 a	1.463±0.136 b	126.600±10.312 b	386.333±7.638 a	2.002±0.178 b	0.023±0.001 b



不同字母表示同一物种的对照和处理之间在 0.05 水平上具有显著差异。

Different letters indicate a significant difference between the control and CA treatment within the species ($P < 0.05$).

图 2 CA 和亚低温对黄瓜与黑籽南瓜幼苗干物质在地上部及地下部分布的影响

Fig. 2 Changes in dry mass in shoots and roots of cucumber and figleaf gourd seedlings as influenced by CA and sub-low temperature

3 讨论

多种逆境下胁迫下,易使植物产生水分胁迫,导致细胞脱水, ψ_w 降低^[15-16],这和本研究的观点一致。研究发现 CA 和亚低温胁迫后,黄瓜和黑籽南瓜在叶片总含水量、自由水含量、自由水/束缚水、 ψ_w 和 ψ_p 等均呈现下降趋势。其中亚低温对植株的胁迫较 CA 明显。前人^[17]研究发现,物种间对逆境胁迫的应答存在明显差异,黑籽南瓜在抵御低温胁迫和自毒作用方面明显强于黄瓜,本研究也证实了这一点。本试验还发现交叉胁迫对二者影响非常明显,其中黑籽南瓜受到的胁迫程度明显低于黄瓜,因此冬春季设施黄瓜连作中采用黑籽南瓜为砧木,能提高黄瓜的抗性。另外 CA 和亚低温也增加了植株的 ψ_s ,其中黄瓜 ψ_s 增加较黑籽南瓜明显,种内的交叉胁迫是促进 ψ_s 增加的最重要原因,其次是亚低温,然后是 CA, ψ_s 的增加说明植株抗逆性也增加,同时也表明自身受到的伤害程度增高,因此在连作障碍严重的低温季节,植物的长势在一年中是最弱的,抗性也是最低的,此时更要注重对植物的防护。

逆境胁迫下植物通常下调光合作用以减缓植株生长。研究表明低温能明显降低温暖气候带植物的 P_N ,阿魏酸、咖啡酸和香草醛等物质通过降低植物叶片的光合作用、叶绿素含量和气孔导度等抑制植物生长^[18]。张江红等^[19]也证明了高浓度根皮苷明显降低平邑甜茶幼苗的 P_N 和 T_r 。Yu 等^[4]认为黄瓜的根系分泌物和提取液降低了 P_N 、 T_r 和 g_s 。本

研究表明自毒物质和亚低温对光合作用影响有 2 个方面:一是影响叶绿素的生物合成进度、光合器官的结构和功能;二是影响植物体内的其他生理代谢活动,从而间接地降低光合作用,如自毒物质和亚低温引起水分胁迫,降低对矿质元素的吸收,光合产物跨叶绿体膜转运受阻,从而导致光合产物叶片中积累^[20]。本研究发现,CA 和亚低温胁迫下, P_N 、 T_r 和 g_s 均下降。 P_N 降低易导致植株生长势减弱和干物质积累量减少,使叶片积累的干物质很难顺利运出,致使干物质在根系中的分配比例较少而地上部则较正多,使根系更加细弱; T_r 降低易减少蒸腾拉力,进而减慢水分吸收和运输速率,降低了叶片中含水量和水势; g_s 的降低会增加 CO_2 进入光合细胞的阻力,进而会降低 P_N ,这同 Zhang 等^[21]的研究非常一致。另外不同胁迫因子对黄瓜和黑籽南瓜的危害不同,CA 和亚低温交叉胁迫对植株的影响最大,其次是亚低温,然后是 CA。而物种间,黄瓜受到胁迫的程度则明显高于黑籽南瓜。此外 CA 和亚低温对 WuE 和 WuE_i 的影响不同于其他参数,受到胁迫后 WuE 和 WuE_i 有一定的增加,说明水分利用效率增加了,至于其中的机理目前还不清楚。研究中还发现 C_i 没有受到 CA 和亚低温的影响,这说明 g_s 的下降并没有减少 C_i ,光合作用固定 CO_2 的量没有受到 g_s 的影响;也有可能 P_N 的降低不受气孔因素的影响,而是由于非气孔因素(如光化学活性限制、RuBP 羧化限制和无机磷限制)阻碍了 CO_2 的利用^[22],使 C_i 保持基本稳定的水平。

参 考 文 献

- [1] 韩冰,贺超兴,闫妍,等. AMF对低温胁迫下黄瓜幼苗生长和叶片抗氧化系统的影响[J]. 中国农业科学, 2011, 44(8): 1646-1653
- [2] An M, Pratley J E, Haig T. Phytotoxicity of vulpia residues. III. Biological activity of identified allelochemicals from *Vulpia myuros*[J]. Journal of Chemical Ecology, 2001a, 27: 381-392
- [3] An M, Pratley J E, Haig T. Phytotoxicity of *vulpia* residues. IV. Dynamics of allelochemicals during decomposition of vulpia residues and their corresponding phytotoxicity[J]. Journal of Chemical Ecology, 2001b, 27: 395-409
- [4] Yu J Q, Shou S Y, Qian Y R, et al. Autotoxic potential in *cucurbit* crops [J]. Plant and Soil, 2000, 223: 147-151
- [5] Bonanmi G, Delsorbo G, Mazzoleni S, et al. Autotoxicity of decaying tomato residues affects susceptibility of tomato to *Fusarium* wilt[J]. Journal of Plant Pathology, 2007, 89: 219-226
- [6] Ahn S J, Im Y J, Chung G C, et al. Inducible expression of plasma membrane H⁻-ATPase in the roots of figleaf gourd plants under chilling root temperature [J]. Physiologia Plantarum, 1999, 106: 35-40
- [7] Ahn S J, Im Y J, Chung G C, et al. Physiological responses of grafted-cucumber leaves and rootstock roots affected by low root temperature[J]. Scientia Horticulturae, 1999b, 81: 397-408
- [8] Ding J, Sun Y, Xiao C L, et al. Physiological basis of different allelopathic reactions of cucumber and figleaf gourd plants to cinnamic acid[J]. Journal of Experimental Botany, 2007, 58: 3765-3773
- [9] 刘向莉,高丽红,刘明池. 植物组织中自由水和束缚水含量测定方法的改进[J]. 中国蔬菜, 2005(4): 9-11
- [10] 柏新富,卜庆梅,谭永芹,等. NaCl对渗透胁迫下三角叶滨藜光合作用水分状况的调节[J]. 植物学报, 2012, 47(5): 500-507
- [11] 刘爱荣,赵可夫. 盐胁迫下盐芥渗透调节物质的积累及其渗透调节作用[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2005, 31(4): 389-395
- [12] 郑睿,康绍忠,佟玲,等. 不同天气条件下荒漠绿洲区酿酒葡萄植株耗水规律[J]. 农业工程学报, 2012, 28(20): 99-105
- [13] Mateos-Naranjo E, Andrades-Moreno L, Cambrolle' J, et al. Assessing the effect of copper on growth, copper accumulation and physiological responses of grazing species *Atriplex halimus*; Ecotoxicological implications[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2013, 90: 136-142
- [14] Zhu S D, Song J J, Li R H, et al. Plant hydraulics and photosynthesis of 34 woody species from different successional stages of subtropical forests[J]. Plant, Cell and Environment, 2013, 36: 879-891
- [15] 严岳华,何少波,李觅路. 低温胁迫对观赏柑桔 CAT活性与水势的影响[J]. 湖南农业科学, 2005(4): 104-106
- [16] 张晓玲,潘振刚,周晓锋,等. 自毒作用与连作障碍[J]. 土壤通报, 2007, 38(4): 781-784
- [17] Zhang Y P, Jia F F, Zhang X M, et al. Temperature effects on the reactive oxygen species formation and antioxidant defence in roots of two *cucurbit* species with contrasting root zone temperature optima[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2012, 34: 713-720
- [18] Allen D J, Ort D R. Impact of chilling temperatures on photosynthesis in warm climate plants[J]. Trends in Plant Science, 2001(6): 36-42
- [19] 张江红,毛志泉,王丽琴,等. 根皮苷对平邑甜茶幼苗生理特性的影响[J]. 中国农业科学, 2007, 40(3): 492-498
- [20] 朱佳,梁永超,丁燕芳,等. 硅对低温胁迫下冬小麦幼苗光合作用及相关生理特性的影响[J]. 中国农业科学, 2006, 39(9): 1780-1788
- [21] Zhang Y P, Qiao Y X, Zhang Y L, et al. Effects of root temperature on leaf gas exchange and xylem sap abscisic acid concentrations in six *Cucurbitaceae* species [J]. Photosynthetica, 2008, 46(3): 356-362
- [22] Krall J P, Edward G E. Environmental effects on the relationship between the quantum yield of carbon assimilation and in vivo electron transport in maize[J]. Australian Journal of Plant Physiology, 1991, 18: 267-278

责任编辑:王燕华