

李 艳,段罗顺,马庆州,等. 葡萄砧木 SO<sub>4</sub> 对淹水的生理生化特异响应[J]. 江苏农业科学,2016,44(12):213-216.  
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2016.12.065

# 葡萄砧木 SO<sub>4</sub> 对淹水的生理生化特异响应

李 艳<sup>1,2</sup>, 段罗顺<sup>1</sup>, 马庆州<sup>1</sup>, 付艳东<sup>2</sup>, 翟 衡<sup>2</sup>

(1. 郑州市农林科学研究所果树研究室,河南郑州 450005; 2. 山东农业大学园艺科学与工程学院,山东泰安 271018)

**摘要:**采用盆栽淹水法,测定淹水对 1 年生 SO<sub>4</sub> 叶片水势及根系生理指标的影响。结果表明,淹水 3 d 时,SO<sub>4</sub> 叶片的水势显著低于对照,3 d 后有明显恢复,随后持续降低;随淹水胁迫时间的延长,SO<sub>4</sub> 根系丙酮酸脱羧酶(PDC)、乙醇脱氢酶(ADH)、乳酸脱氢酶(LDH)活性均呈先升后降的变化趋势,并均在胁迫 6 d 时达到最高值,根系呼吸强度、可溶性蛋白含量逐渐降低,超氧阴离子(O<sub>2</sub><sup>-</sup>)产生速率持续上升;SO<sub>4</sub> 植株 K、Ca、Mg 元素的含量有所降低,Fe、Zn、Cu 元素的含量相对升高。

**关键词:**葡萄砧木;SO<sub>4</sub>;淹水胁迫;生理响应;根系;叶片

**中图分类号:** S663.101 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2016)12-0213-04

我国葡萄栽培地域辽阔,葡萄生长面临寒旱涝渍等生态逆境的胁迫,其中涝渍胁迫已成为近年频发的自然灾害之一,而突发性暴雨、季节性降水、地下水位高是葡萄生产上发生涝渍灾害的主要原因。一方面,水涝胁迫阻断了细胞内正常的电子链传递,造成超氧阴离子(O<sub>2</sub><sup>-</sup>)等活性氧(ROS)的积累,过量的 ROS 会导致膜脂过氧化<sup>[1]</sup>;另一方面,水涝胁迫下植株会启动无氧呼吸代谢,丙酮酸脱羧酶(PDC)、乙醇脱氢酶(ADH)、乳酸脱氢酶(LDH)的活性增加,并产生乙醛、乙醇、乳酸等中间产物,这些产物积累到一定程度会对细胞产生毒害<sup>[2]</sup>。目前,关于葡萄耐涝性研究的报道相对较少。笔者所在实验室早期对部分主栽葡萄砧木的耐涝性进行鉴定,并筛选出具有河岸葡萄亲缘关系如 SO<sub>4</sub> (*Vitis berlandieri* × *V. riparia*)、101-14M 等具有较强耐涝性的砧木<sup>[3]</sup>。本研究以耐涝性较强的砧木 SO<sub>4</sub> 为试材,采用盆栽淹水法,测定淹水胁迫下 SO<sub>4</sub> 的生理生化变化,旨在探讨葡萄砧木的抗涝性机

理,为葡萄砧木的选择利用提供理论支持。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料与处理

试验于 2012 年春季在山东农业大学园艺试验站核心示范园地进行,将砧木 SO<sub>4</sub> 的 1 年生苗 40 株定植于上、下口径分别为 24.7 cm、高为 22 cm 的盆中,每盆 1 株,培养基质为壤土;待幼苗长至 8 张完全展开叶时,将 20 盆试材置于水池中,保持水面位于盆沿 2 cm 左右,水池长、宽、深分别为 3.0、2.0、0.5 m,对照盆栽苗不淹水。试验苗同正常田间管理。

### 1.2 测定内容

于淹水后 0、3、6、9、12 d,分别测定叶片水势、根系呼吸强度、O<sub>2</sub><sup>-</sup>产生速率、SOD 活性、可溶性蛋白含量、无氧呼吸代谢酶活性、矿质元素含量等生理指标<sup>[4-9]</sup>,每株为 1 个单位取样,每个测定项目重复 3 次。

### 1.3 数据统计

数据采用 Excel、SPSS 19.0 软件进行处理,采用 Duncan's 极差法进行多重比较分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 淹水对 SO<sub>4</sub> 叶片水势的影响

由图 1 可知,不淹水砧木植株(对照)叶片的水势在

收稿日期:2015-10-12

基金项目:国家葡萄产业技术体系建设项目(编号:CRAS-30-zp);  
长江学者和创新团队发展计划(编号:IRT1155)。

作者简介:李 艳(1987—),女,河南新乡人,硕士,从事葡萄栽培生理研究。E-mail:liyan.0109@163.com。

通信作者:翟 衡,研究员,从事葡萄栽培生理研究。Tel:(0538) 8241335;E-mail:hengz@sdaa.edu.cn。

[12]陈月红,曹荣祥,童晓利,等. 红颊草莓高架育苗最适移栽时期[J]. 江苏农业科学,2014,42(8):167-169.

[13]赵密珍,王桂霞,钱亚明,等. 草莓种质资源描述规范和数据标准[M]. 北京:中国农业出版社,2006:57-74.

[14]陈秀娟,陈卫平,糜 林,等. 南方草莓叶面积计算方法的研究[J]. 中国农学通报,2009,25(14):190-193.

[15]赖景煌. 台湾草莓高架化——离地栽培模式[J]. 长江蔬菜,2012(6):52-55.

[16]陈春宏,汪寅虎,柯福源. 草莓吸肥特点和施肥技术研究[J]. 上海农业学报,1997,13(4):67-70.

[17]郝保春. 草莓生产技术大全[M]. 北京:中国农业出版社,1999:108-109.

[18]连兆煌. 无土栽培原理与技术[M]. 北京:中国农业出版社,1994:56-60.

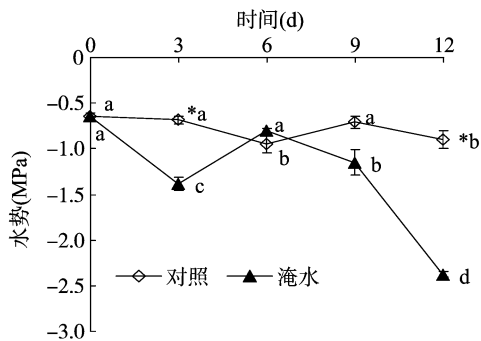
[19]Tagliavini M, Baldi E, Lucchi P, et al. Dynamics of nutrients uptake by strawberry plants (*Fragaria* × *Ananassa* Dutch.) grown in soil and soilless culture[J]. European Journal of Agronomy, 2005, 23(1):15-25.

[20]杨 雷,杨 莉,李 莉,等. 草莓果实重要性状动态规律研究[J]. 华北农学报,2010,25(z1):96-99.

[21]王连君,蔡艳华,王宇娟,等. 氮磷钾配比施肥对草莓果实维生素 C 含量的影响[J]. 北方园艺,2012(23):175-177.

[22]刘 庆. 不同光周期及光质对草莓生理特性及品质影响[D]. 泰安:山东农业大学,2015:15-25.

-0.65 ~ -0.90 MPa 之间波动,前后波动变化不大;淹水胁迫下,砧木 SO<sub>4</sub> 的叶片水势呈“降—升—降”的趋势,处理 3 d 时,淹水植株叶片水势显著低于对照,后叶片水势有一定程度恢复,但随着胁迫时间延长,叶片水势再度显著降低,淹水 9、12 d 时,淹水植株叶片水势分别是对照的 1.62、2.65 倍,这导致砧木 SO<sub>4</sub> 出现生理干旱、叶片萎焉。



\*表示同一时间, 对照和处理在0.05水平上有显著性差异; 同一折线上不同小写字母表示同一处理不同时间在0.05水平上有显著性差异。图2至图6同

图1 淹水对 SO<sub>4</sub> 叶片水势的影响

## 2.2 淹水对 SO<sub>4</sub> 根系呼吸强度的影响

根系是植物对缺氧反应最敏感的部位。由图2可知,处理3 d时,淹水的 SO<sub>4</sub> 植株根系与对照没有显著性差异;随处理时间的延长,淹水植株根系的呼吸强度越来越弱,淹水6 d时,淹水植株根系的呼吸强度为对照的74.30%,有显著性差异,这说明淹水植株的根系呼吸已经受阻;淹水9、12 d时,淹水植株根系的呼吸强度分别是对照的53.70%、33.40%,显著低于对照,淹水植株根系的呼吸强度持续减弱。

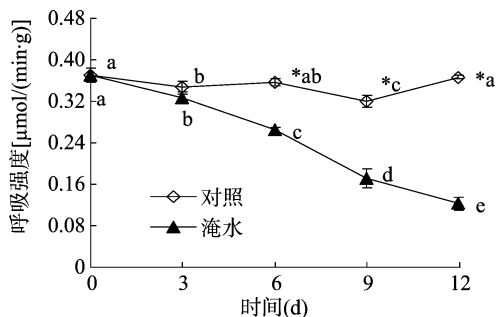


图2 淹水对 SO<sub>4</sub> 根系呼吸强度的影响

## 2.3 淹水对 SO<sub>4</sub> 根系 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 产生速率的影响

在逆境胁迫下,活性氧会大量积累,其中, O<sub>2</sub><sup>-</sup> 对细胞膜脂具有较强的氧化作用。由图3可知,淹水胁迫下, SO<sub>4</sub> 根系中 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 的产生速率随胁迫时间的延长呈直线上升趋势,淹水3、6、9、12 d时, O<sub>2</sub><sup>-</sup> 的产生速率分别是对照的1.24、2.00、2.05、3.61倍,与对照有显著性差异。

## 2.4 淹水对 SO<sub>4</sub> 根系 SOD 活性的影响

SOD 是植物体内清除活性氧的一个关键酶。由图4可知,淹水初期,淹水胁迫产生的活性氧诱导 SOD 活性升高,胁迫3 d时, SOD 的活性显著高于对照,增幅达83.55%,随胁迫时间的延长,植株活性氧清除能力下降;胁迫6 d时,淹水植株的 SOD 活性比对照高55.65%;胁迫9 d时,淹水植株的 SOD 活性比对照低18.52%,导致植株整体活性氧清除系统

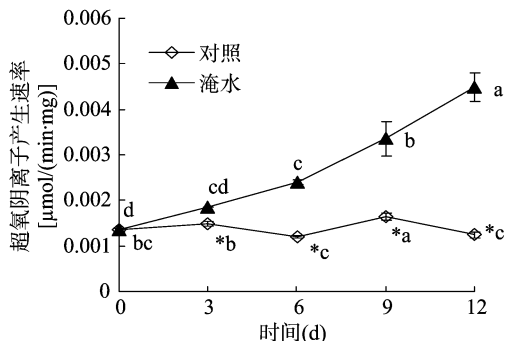


图3 淹水对 SO<sub>4</sub> 根系 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 产生速率的影响

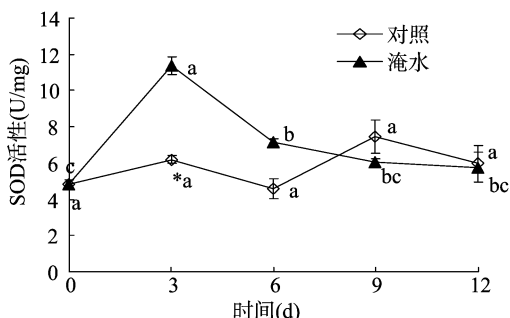


图4 淹水对 SO<sub>4</sub> 根系 SOD 比活力的影响

受到抑制。

## 2.5 淹水对 SO<sub>4</sub> 根系可溶性蛋白含量的影响

由图5可知,淹水处理可引起根系可溶性蛋白含量的持续降低,胁迫6、9、12 d时,淹水植株根系的可溶性蛋白含量比对照分别降低29.17%、35.86%、50.14%,这可能是因为淹水胁迫一方面阻碍了蛋白质的合成,另一方面促进了蛋白质的降解及蛋白质的过度利用。

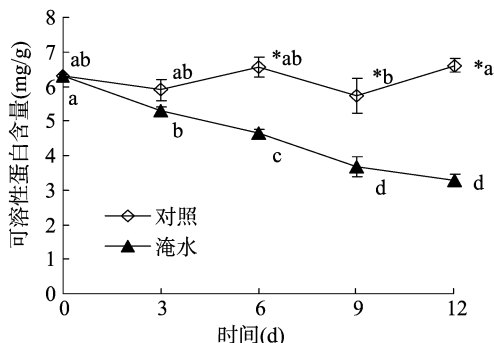


图5 淹水对 SO<sub>4</sub> 根系可溶性蛋白含量的影响

## 2.6 淹水对 SO<sub>4</sub> 根系无氧呼吸代谢酶活性的影响

由图6可知,淹水胁迫后, SO<sub>4</sub> 根系中的 PDC 活性呈快速上升趋势,胁迫6 d时达到最大值,比对照增加63.92%,随后活性有所降低,且仍显著高于对照;淹水胁迫使 SO<sub>4</sub> 根系中的 ADH 活性表现出与 PDC 相同的变化趋势,淹水6 d时,胁迫根系中的 ADH 活性快速升至最大值,比同期对照处理增加97.46%,后保持缓慢降低趋势,胁迫12 d时比对照显著增加50.08%;淹水胁迫下 SO<sub>4</sub> 根系中 LDH 活性也表现为先升后降的趋势,胁迫3 d时,植株根系 LDH 活性比对照增加23.26%,6 d时,根系 LDH 活性达到最大值,比对照增加89.97%,后缓慢降低,淹水胁迫能诱导 SO<sub>4</sub> 根系中 LDH 活性的增加,推动乳酸发酵的进行。

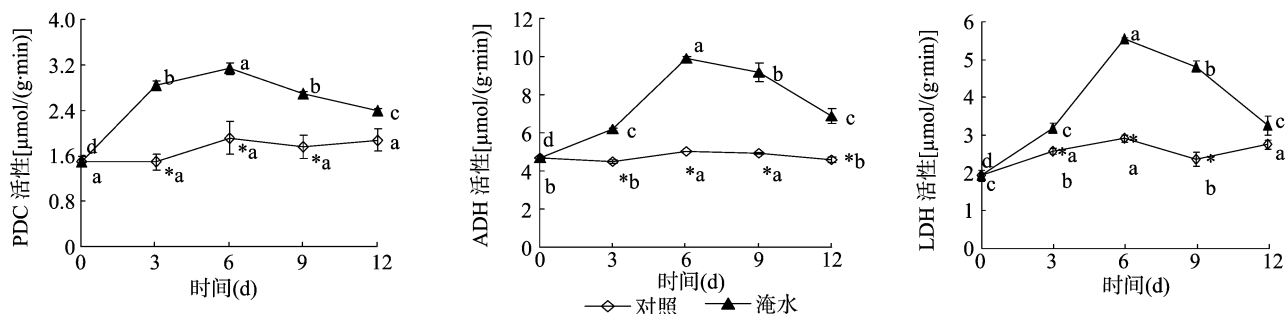


图6 淹水对 SO4 根系无氧呼吸代谢酶活性的影响

### 2.7 淹水对 SO4 植株矿质元素含量的影响

由图 7 可知,长期淹水明显抑制葡萄根、茎、叶对 K、Ca、Mg 的吸收运转及利用,淹水胁迫 12 d 时,处理根系中的 K、Ca、Mg 含量分别比对照降低 47.52%、25.47%、22.08%,茎中的 K、Ca、Mg 含量分别比对照降低 63.89%、26.13%、21.74%,叶内的 K、Ca、Mg 含量分别比对照降低 42.99%、

20.28%、9.57%,各器官均以 K 元素含量减少相对最多;相反,淹水胁迫下,SO4 根、茎、叶中的 Fe、Zn、Cu 含量升高,淹水植株根、茎、叶中的 Fe 含量分别是对照的 1.01、1.09、1.34 倍,Zn 含量分别是对照的 1.12、2.67、3.52 倍,Cu 含量分别是对照的 1.01、1.16、1.10 倍,Zn 元素在茎、叶中富集。

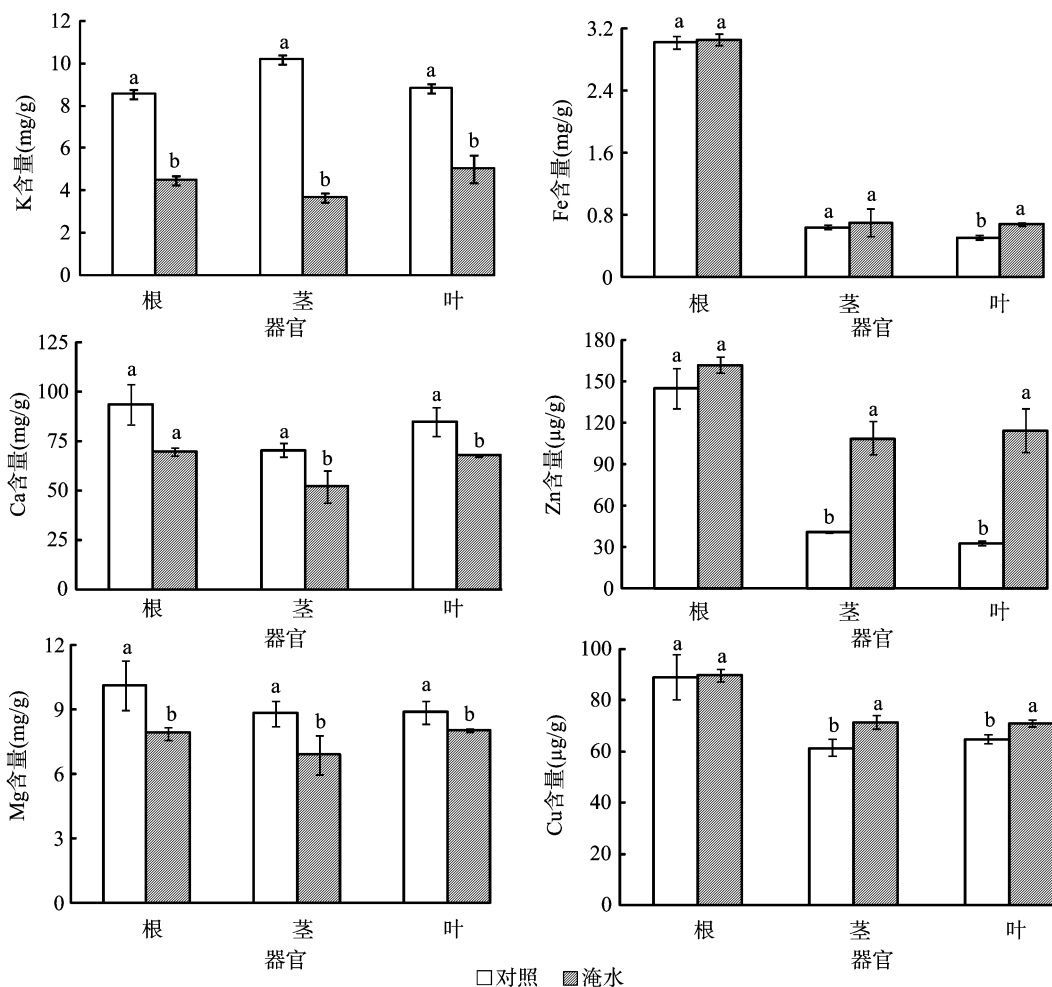


图7 淹水对 SO4 植株矿质元素含量的影响

### 3 结论与讨论

SO4 是一个比较耐涝的砧木品种,淹水 3 d 时植株表现尚无明显涝害症状,但生理上先于表现已有涝害反应。从生理反应看,3 d 的涝渍对 SO4 伤害较小,植株最多可忍受 6 d

内的涝渍。

叶片水势反映植物组织水分状况,是衡量植物水分亏缺程度的重要生理指标,叶片水势越小,细胞越缺水,细胞的吸水能力越强。本研究中,淹水 SO4 的叶片水势呈“降—升—降”的变化趋势,这是由于胁迫 3 d 时,SO4 蒸腾速率、气孔导

度均升高,引起叶片水势降低,植物为减少过度蒸腾失水造成的伤害,叶片气孔关闭、水势升高,如继续淹水,SO<sub>4</sub>会出现生理干旱,导致叶片水势降低。

根系呼吸强度是淹水条件下根系活力的重要指标,涝渍条件下根系呼吸强度的降低是植物最早的反应之一。根系呼吸代谢所利用的氧主要是土壤孔隙中的自由氧和土壤水中的溶解氧,淹水胁迫后,土壤孔隙中的自由氧大量减少,根系呼吸只能利用少量的溶解氧,这导致呼吸代谢受到抑制,呼吸速率下降。

植物体内可溶性蛋白含量变化是逆境胁迫下植物代谢变化较为敏感的指标。Sachs 等研究发现,氧气不足时,好气性蛋白合成受到抑制<sup>[10]</sup>。本试验中,淹水胁迫下 SO<sub>4</sub> 根系中的可溶性蛋白含量降低,这可能是由于淹水胁迫抑制了植株体内蛋白质的合成,从而造成可溶性蛋白含量的降低。

涝渍低氧胁迫下,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,植株生长发育迟缓,植物启动无氧呼吸是其对低氧或无氧逆境的一种临时性、适应性反应<sup>[11-12]</sup>。缺氧条件下,丙酮酸进入乙醇发酵途径,在 PDC 催化下生成乙醛,乙醛在 ADH 催化下生成乙醇,并进入乳酸发酵途径,在 LDH 催化下直接生成乳酸<sup>[13]</sup>。本试验结果表明,淹水胁迫下,SO<sub>4</sub> 通过提高无氧呼吸酶的活性以促进丙酮酸的无氧代谢,其根系 PDC、ADH、LDH 活性均呈先升后降的变化趋势,酶活性在胁迫中期达到最高值,随着胁迫伤害的进一步加重,无氧呼吸的代偿功能明显减弱,酶活性逐渐减弱,这与刘周斌等研究结果<sup>[14]</sup>一致。

正常条件下,植物体内活性氧的产生与清除系统处于平衡状态,但在逆境条件下,这种平衡被破坏,活性氧的产生增加。齐琳等研究认为,淹水胁迫下,无花果叶片 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 的产生速率显著升高<sup>[15]</sup>。本试验中,淹水胁迫处理的 SO<sub>4</sub> 根系中 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 的产生速率比不淹水处理的高,并随着胁迫时间的延长,活性氧积累更多。SOD 是 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 主要的清除物,能将 O<sub>2</sub><sup>-</sup> 歧化为 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 和 O<sub>2</sub>,H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 在 CAT 等作用下被分解成 H<sub>2</sub>O 和 O<sub>2</sub>。淹水胁迫下,SO<sub>4</sub> 根系中 SOD 活性表现为先增后减的变化趋势,说明 SO<sub>4</sub> 可通过提高自身抗氧化酶活性来适应淹水胁迫,这在一定程度上减缓了淹水造成的氧化胁迫,提高了 SO<sub>4</sub> 对逆境的适应性;随胁迫时间的延长,SOD 活性下降,而活性氧的积累也越来越多。

植物体中的 Ca、Mg、Fe、Zn、Cu 元素在构成细胞结构、信号转导、叶绿素合成、构成酶活性中心和参与酶促反应中发挥着重要作用。植物往往通过根系吸收矿质元素,而淹水胁迫会影响 ATP 的合成及土壤微生物的活动,从而使根系对养分的主动吸收受阻,对矿质营养的利用效率降低。本试验结果表明,淹水胁迫下,SO<sub>4</sub> 体内 K、Ca、Mg 元素的含量降低,这可能与淹水胁迫下根系腐烂、吸收能力降低有关<sup>[16]</sup>,也可能与淹水下 SO<sub>4</sub> 的代谢生理紊乱有关,同时,Fe、Zn、Cu 等元素的过量积累,会对植物产生一定的毒害作用<sup>[17-18]</sup>。

总之,涝渍直接作用于根系,植株受伤害的首先是根系,淹涝胁迫下,根系的有氧呼吸受到抑制,无氧呼吸增强。同时,淹涝胁迫促进了根系抗氧化酶活性的增加,但随着胁迫时间的延长,根系的自我调控能力减弱,植株生长受到抑制。需

指出的是,植物体内各种代谢相互联系、相互制约,某个单一的生理过程或指标的变化尚不足表征其耐涝能力的强弱。

#### 参考文献:

- [1] Scandalios J G. Oxygen stress and superoxide dismutases[J]. Plant Physiology, 1993, 101(1): 7-12.
- [2] Crawford R M, Braendle R. Oxygen deprivation stress in a changing environment[J]. Journal of Experimental Botany, 1996, 47(2): 145-159.
- [3] 李艳,付艳东,马艳春,等. 淹水对不同葡萄砧木生长及光合特性的影响[J]. 中国农业科学, 2013, 46(5): 995-1004.
- [4] 毛志泉,王丽琴,沈向,等. 有机物料对平邑甜茶实生苗根系呼吸强度的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2004, 10(2): 171-175.
- [5] 王爱国,罗广华,邵从本,等. 大豆下胚轴线粒体产生超氧化物自由基的效率[J]. 植物生理学报, 1986, 12(2): 148-153.
- [6] 赵世杰,史国安,董新纯. 植物生理实验学指导[M]. 北京:中国农业科学技术出版社, 2002: 134-135.
- [7] Mustroph A, Albrecht G. Tolerance of crop plants to oxygen deficiency stress: fermentative activity and photosynthetic capacity of entire seedlings under hypoxia and anoxia[J]. Physiologia Plantarum, 2003, 117(4): 508-520.
- [8] Waters I, Morrell S, Greenway H, et al. Effects of anoxia on wheat seedlings II. Influence of O<sub>2</sub> supply prior to anoxia on tolerance to anoxia, alcoholic fermentation, and sugar levels[J]. Journal of Experimental Botany, 1991, 42(11): 1437-1447.
- [9] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 北京:中国农业出版社, 2000: 270-280.
- [10] Sachs M M, Subbaiah C C, Saab I N. Anaerobic gene expression and flooding tolerance in maize[J]. Journal of Experimental Botany, 1996, 47(1): 1-15.
- [11] Katoh H, Guo S R, Nada K, 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[J]. Journal of the Japanese Society for Horticultural Science, 1999, 68(1): 152-159.
- [12] Germain V, Raymond P, Ricard B. Differential expression of two tomato lactate dehydrogenase genes in response to oxygen deficit[J]. Plant Molecular Biology, 1997, 35(6): 711-721.
- [13] Dennis E S, Dolferus R, Ellis M, et al. Molecular strategies for improving waterlogging tolerance in plants[J]. Journal of Experimental Botany, 2000, 51(342): 89-97.
- [14] 刘周斌,杨博智,欧立军,等. 不同时期外施 Ca<sup>2+</sup> 缓解辣椒淹水胁迫伤害的研究[J]. 园艺学报, 2015, 42(8): 1487-1494.
- [15] 齐琳,马娜,吴雯雯,等. 无花果品种幼苗淹水胁迫的生理响应与耐涝性评估[J]. 园艺学报, 2015, 42(7): 1273-1284.
- [16] Vartapetian B B, Jackson M B. Plant adaptations to anaerobic stress[J]. Annals of Botany, 1997, 79(1): 3-20.
- [17] 常学秀,段昌群,王焕校. 根分泌作用与植物对金属毒害的抗性[J]. 应用生态学报, 2000, 11(2): 315-320.
- [18] Huang B R, Johnson J W, Nesmith D S, et al. Nutrient accumulation and distribution of wheat genotypes in response to waterlogging and nutrient supply[J]. Plant and Soil, 1995, 173(1): 47-54.