

淹水胁迫对不同丝瓜品种根系生长及抗氧化酶活性的影响

朱进^{1,2}, 徐兰婷¹, 李文静¹

(1. 长江大学园艺园林学院 湖北荆州 434025; 2. 蔬菜种质创新与遗传改良湖北省重点实验室 武汉)

摘要:为筛选耐涝丝瓜砧木,分析丝瓜耐涝机制,采用双因素完全随机设计研究了淹水胁迫对3个不同类型的丝瓜品种荆李1号、早佳、绿冠的根系生长和抗氧化酶活性的影响。结果表明,淹水胁迫下,3个丝瓜品种根系生长均受到抑制,且均形成不定根,根系总长度均始终显著低于对照,根系平均直径均是先显著低于对照,随后均显著高于对照;不定根的丙二醛(MDA)含量均与对照差异不显著,过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性均是先显著高于对照,随后与对照差异不显著。3个品种中,早佳根系生长受抑制最轻,根系总长度减少幅度最小,根系平均直径和体积的增加幅度最大,主根MDA含量的增加幅度最小,不定根形成最早,POD和CAT活性升高最快,恢复平衡也最快。综上所述,3个丝瓜品种均耐淹,其中,早佳最耐淹,是最理想的耐涝丝瓜砧木。

关键词:丝瓜;淹水胁迫;根系;抗氧化酶

中图分类号:S642.4

文献标志码:A

文章编号:1673-2871(2022)06-022-07

Waterlogging stress affects root growth and antioxidant enzymes activities of different luffa varieties

ZHU Jin^{1,2}, XU Lanting¹, LI Wenjing¹

(College of Horticulture and Gardening, Yangtze University, Jingzhou 434025, Hubei, China; Hubei Key Laboratory of Vegetable Germplasm Enhancement and Genetic Improvement, Wuhan 430070, Hubei, China)

Abstract: In order to screen waterlogging tolerant luffa rootstocks and analyze the waterlogging tolerant mechanism in luffa, the effects of waterlogging stress on root growth and antioxidant enzyme activity of three different luffa varieties Jingli No. 1, Zaojia and Green luffa were studied by two-factor completely random design. The results showed that under waterlogging condition root growth of three luffa varieties was inhibited and adventitious roots were formed. The total root length was significantly lower than that of the control, and the average root diameter was initially significantly lower than that of the control, and then significantly higher than that of the control. The content of malondialdehyde (MDA) in adventitious roots was not significantly different from that of the control, and the activities of peroxidase (POD) and catalase (CAT) in adventitious roots were significantly higher than that of the control initially, then there was no significant difference between the control and the waterlogging stress. Among the three varieties, the growth of Zaojia was inhibited the least, the total root length decreased the least, the average root diameter and volume increased the most, the content of MDA in taproots increased the least, the adventitious roots formed the earliest, and the activities of POD and CAT increased the fastest, and the equilibrium was restored the fastest. Therefore, the three luffa varieties are all waterlogging tolerant, among which, Zaojia is the most waterlogging tolerant rootstock.

Key words: Luffa; Waterlogging stress; Root system; Antioxidant enzymes

植物生长发育过程中会面临各种不利的环境条件,而淹水胁迫是最具有破坏性的不利条件之一^[1]。淹水胁迫严重威胁植物的生长发育,极大地制约着植物产量及品质的提升^[2]。淹水胁迫阻碍植物生长的根本原因并不在于水体自身,而在于由于

水分过多产生土壤空间封闭并最终导致土壤低氧或缺氧,使植物根系无法正常获得氧气,从而引起植物的生长受到抑制^[3]。由于根系是直接接触土壤的器官,淹水胁迫对植物的影响首先作用于根系,而后与地上部进行物质交换及养分转运,根系的生

收稿日期:2022-03-01;修回日期:2022-05-01

基金项目:湖北省重点研发计划项目(2020BBA037);长江大学湿地生态与农业利用教育部工程中心开放基金(KF201803);武汉市农业科学院开放性课题(KFXKT201801);长江大学大学生创新创业训练计划项目(201807607)

作者简介:朱进,男,教授,研究方向为蔬菜设施栽培逆境生理。E-mail:278162100@qq.com

长状况会直接影响到植株的生长水平和营养水平。研究表明,淹水胁迫易造成土壤氧气含量急剧降低,根长度、根平均直径和体积迅速下降^[4]。淹水胁迫会促进活性氧的产生,产生大量丙二醛(MDA),致使细胞功能紊乱^[5],植物根系会提高抗氧化酶活性来抵抗和适应不良环境。超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)对活性氧的清除具有关键作用,因而其活性被认为是反映植物对淹水胁迫耐受性的重要指标之一^[6-7]。

丝瓜[*Luffa cylindrica* (L.) Roem.]根系发达,是瓜类蔬菜中最耐涝渍的种类^[8]。研究表明,以丝瓜作砧木嫁接能提高苦瓜的耐涝性,是解决苦瓜不耐涝的一种有效方法^[9]。但是同一物种的不同基因型对淹水胁迫的耐性也存在显著差异^[10]。Sharma等^[11]研究表明,砧木的耐涝性强弱直接影响植株的抗涝程度。李艳等^[12]对葡萄砧木的研究也证明了砧木在抵抗淹水胁迫中起到了主导作用。目前,关于不同基因型丝瓜对淹水胁迫的耐性试验较少,其适应机制的研究还未见报道。因此,笔者以3个不同类型的丝瓜品种为试验材料,比较它们对淹水胁迫的耐性及适应机制,筛选耐涝性更好的丝瓜品种,可为苦瓜嫁接栽培提供基础,对解析植物耐涝机制也具有重要意义。

1 材料与方 法

1.1 材 料

荆李1号为本地普通丝瓜类型,由荆州市农业科学院提供;早佳为肉丝瓜类型,由株洲市农之子有限公司提供;绿冠为有棱丝瓜类型,由广西桂林天宇种子有限公司提供。栽培基质由江苏培蕾基质科技发展有限公司提供。

1.2 试 验 设 计

试验采用双因素完全随机设计,因素一为荆李1号、早佳和绿冠,3个丝瓜品种,即3个水平;因素二为淹水(WL)(水面与植株子叶下1 cm平齐)和不淹水(CK),2种方法,即2个水平;共6个处理。

1.3 方 法

试验于2020年10—12月在长江大学园艺园林学院温室大棚内和蔬菜生理实验室进行,将丝瓜种子在晴好天气下晒种4~6 h,用0.1%高锰酸钾消毒10 min,温水浸种6 h,然后置于30℃的恒温箱中催芽,每天用清水清洗种子,待85%种子露白后在50孔穴盘中播种育苗。待丝瓜幼苗长到2叶1心时移至直径20 cm、高15 cm的培养盆中进行容

器育苗,每盆1株。4叶1心时进行淹水处理(水面与植株子叶下1 cm平齐),每个处理60盆,3次重复,分别于淹水0、2、4、8、16 d后随机取样测定各项形态指标和生理指标,每个处理取6株,3次重复。

1.4 测 定 方 法

将植株的根冲洗干净后,照相。采用EPSON V700彩色图像扫描仪采集所有完整的根系图片,然后用WINRHIZO根系分析软件分析根系图片,直接获得根系构型参数,包括根系总长度、体积和平均直径。MDA含量以及SOD、POD和CAT活性的测定均参照王学奎等^[13]的方法。

1.5 数 据 分 析

试验数据采用DPS 7.05软件进行统计分析,差异显著比较采用邓肯氏新复极差法。统计图使用Excel 2016绘制。照片图使用Photoshop 6.0软件标记。

2 结 果 与 分 析

2.1 淹水胁迫对不同丝瓜品种根系形态的影响

2.1.1 淹水胁迫对不同丝瓜品种根系外观形态的影响 从图1可以看出,与对照相比,淹水胁迫抑

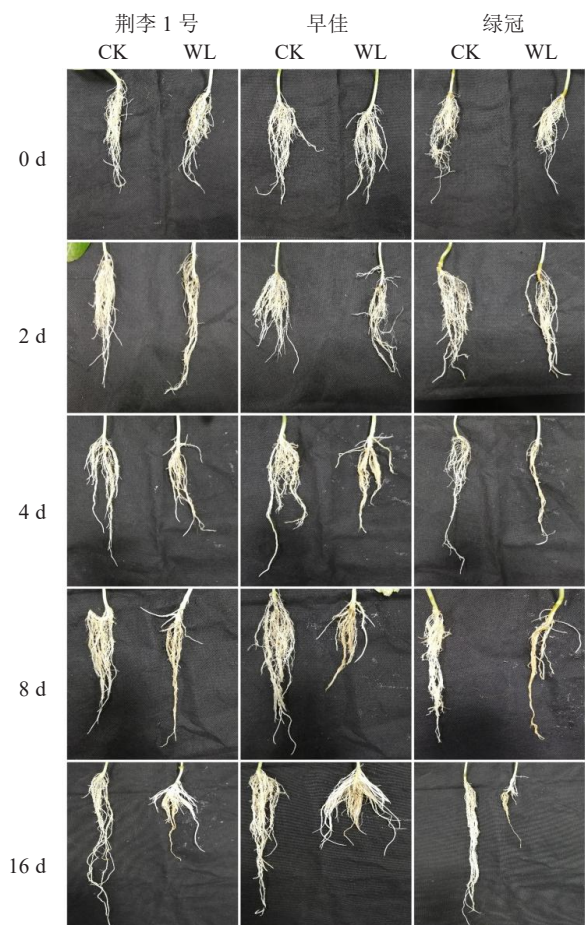


图1 淹水胁迫下不同丝瓜品种的根系外观形态

制了3个丝瓜品种的根系生长,早佳受抑制程度最轻,绿冠受抑制程度最重;3个丝瓜品种在淹水胁迫下均形成了不定根,早佳在淹水2 d就形成了不定根,且随着淹水时间的延长,不定根越来越多,荆李1号在淹水4 d形成不定根,根数居中,绿冠在淹水8 d才形成不定根,且不定根数量最少。

2.1.2 淹水胁迫对不同丝瓜品种根系总长度的影响 从表1可知,与对照相比,淹水胁迫显著降低了3个丝瓜品种的根系总长度,且随着淹水时间的延长降低的程度加重。3个品种中,早佳的根系总长度最大,淹水胁迫后根系总长度的减小幅度最小,荆李1号次之,绿冠的减小幅度最大。

表1 淹水胁迫下不同丝瓜品种的根系总长度

cm

处理	淹水时间/d				
	0	2	4	8	16
荆李1号 CK	346.83±10.99 a	380.02±14.68 a	387.04±6.30 a	507.62±85.49 a	577.40±62.87 a
荆李1号淹水	344.58±12.33 a	223.89±5.29 b	221.98±6.00 b	257.70±26.10 b	308.55±14.71 b
早佳 CK	307.13±26.07 a	327.26±27.63 a	368.02±24.75 a	488.88±20.75 a	633.70±20.07 a
早佳淹水	294.46±12.78 a	242.80±28.40 b	277.49±29.88 b	277.79±27.61 b	347.40±34.72 b
绿冠 CK	276.09±36.05 a	387.32±20.21 a	393.80±19.55 a	429.24±41.57 a	584.35±45.39 a
绿冠淹水	290.08±29.65 a	224.78±4.23 b	210.95±10.85 b	202.87±19.46 b	106.40±11.86 c
方差分析					
品种	ns	ns	ns	ns	**
淹水	ns	**	**	**	**
品种×淹水	ns	ns	ns	ns	*

注:同列数字后不同小写字母表示不同处理间在0.05水平差异显著。ns表示差异不显著,*表示差异显著,**表示差异极显著。下同。

2.1.3 淹水胁迫对不同丝瓜品种根系平均直径的影响 从表2可知,淹水胁迫2 d时,3个丝瓜品种的根系平均直径与对照差异不显著;淹水4 d时,3个丝瓜品种的根系平均直径均显著低于对照;淹水胁迫8 d时,3个丝瓜品种的根系平均直径又与对

照差异不显著;淹水16 d时,3个丝瓜品种的根系平均直径均显著高于对照,即经历了一个先降低后升高的过程。3个丝瓜品种中,早佳的根系平均直径最大,荆李1号次之,绿冠最小。

2.1.4 淹水胁迫对不同丝瓜品种根系体积的影

表2 淹水胁迫下不同丝瓜品种的根系平均直径

mm

处理	淹水时间/d				
	0	2	4	8	16
荆李1号 CK	0.53±0.02 a	0.56±0.03 a	0.60±0.05 a	0.60±0.02 bc	0.65±0.02 cd
荆李1号淹水	0.54±0.01 a	0.48±0.03 ab	0.41±0.02 bc	0.62±0.03 bc	0.91±0.05 ab
早佳 CK	0.53±0.03 a	0.55±0.03 a	0.60±0.04 a	0.68±0.02 ab	0.75±0.06 bc
早佳淹水	0.50±0.04 a	0.49±0.03 ab	0.47±0.01 b	0.74±0.05 a	1.06±0.07 a
绿冠 CK	0.48±0.01 a	0.49±0.02 ab	0.49±0.02 b	0.53±0.04 c	0.55±0.03 d
绿冠淹水	0.52±0.02 a	0.43±0.02 b	0.35±0.04 c	0.54±0.02 c	0.87±0.06 b
方差分析					
品种	ns	*	*	**	*
淹水	ns	**	**	ns	**
品种×淹水	ns	ns	ns	ns	ns

响 从表3可知,淹水胁迫2、4 d时,3个丝瓜品种的根系体积均显著低于对照;淹水胁迫8 d,早佳和荆李1号的根系体积与对照已差异不显著,但绿冠的根系体积仍显著低于对照;淹水胁迫16 d,3个丝瓜品种的根系体积均已恢复到与对照差异不显著的水平。淹水2~16 d,3个品种中,早佳的根系体积最大,荆李1号次之,绿冠最小。

2.2 淹水胁迫对不同丝瓜品种根系抗性生理的影响

2.2.1 淹水胁迫对不同丝瓜品种根系MDA含量的影响 从图2可知,淹水胁迫2~4 d,3个丝瓜品种主根MDA含量均显著高于对照,淹水8~16 d,早佳和荆李1号主根的MDA含量与对照差异不显著,但绿冠主根的MDA含量仍显著高于对照。3个品

表 3 淹水胁迫下不同丝瓜品种的根系体积

cm³

处理	淹水时间/d				
	0	2	4	8	16
荆李 1 号 CK	0.66±0.04 ab	0.83±0.07 a	1.01±0.06 b	1.31±0.14 b	1.88±0.14 b
荆李 1 号淹水	0.62±0.06 abc	0.45±0.06 b	0.45±0.03 d	1.10±0.08 b	2.28±0.14 b
早佳 CK	0.71±0.05 a	0.82±0.05 a	1.19±0.02 a	1.57±0.05 a	2.85±0.11 a
早佳淹水	0.67±0.04 ab	0.53±0.05 b	0.53±0.02 d	1.33±0.08 ab	3.06±0.29 a
绿冠 CK	0.52±0.04 bc	0.71±0.02 a	0.76±0.05 c	0.85±0.04 c	0.93±0.07 c
绿冠淹水	0.50±0.05 c	0.44±0.03 b	0.29±0.02 e	0.46±0.04 d	0.62±0.05 c
方差分析					
品种	**	ns	**	**	**
淹水	ns	**	**	**	ns
品种×淹水	ns	ns	ns	ns	ns

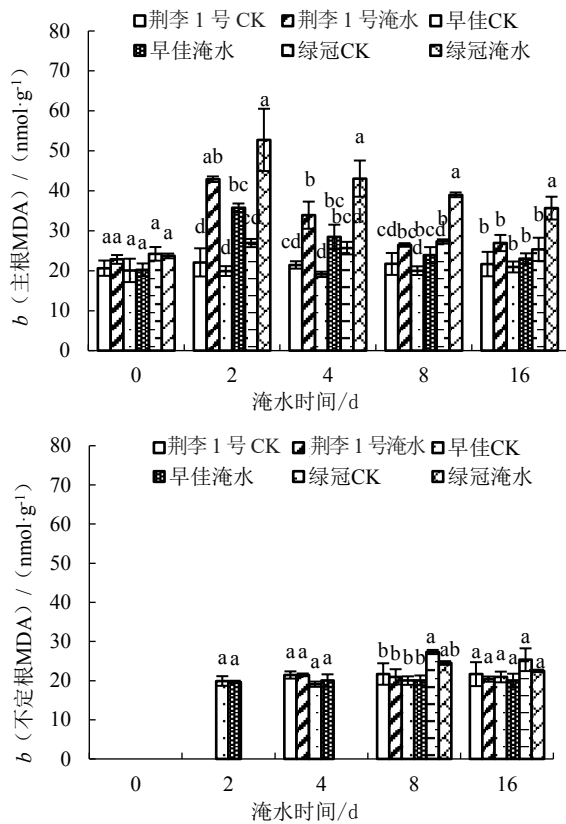


图 2 淹水胁迫下不同丝瓜品种的 MDA 含量

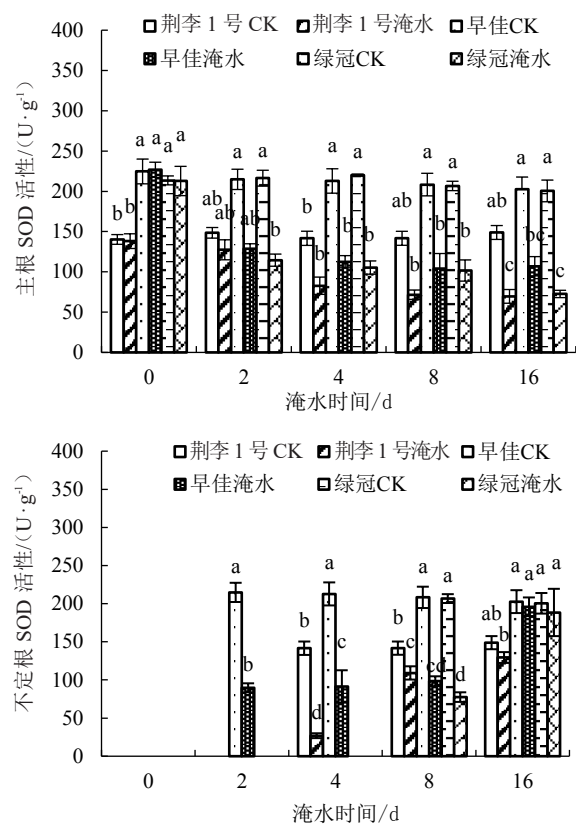


图 3 淹水胁迫下不同丝瓜品种的 SOD 活性

种中,淹水 2~16 d,早佳主根的 MDA 含量最低,绿冠主根的 MDA 含量最高,早佳的 MDA 含量的增加幅度最小,绿冠的增加幅度最大。淹水胁迫下,3 个丝瓜品种不定根的 MDA 含量始终与对照差异不显著。

2.2.2 淹水胁迫对不同丝瓜品种根系 SOD 活性的影响 从图 3 可知,淹水胁迫下,3 个丝瓜品种主根的 SOD 活性均显著低于对照;淹水 2~8 d 时,3 个丝瓜品种不定根的 SOD 活性均显著低于对照,淹水 16 d 时,3 个丝瓜品种不定根的 SOD 活性恢复

到与对照差异不显著的水平。

2.2.3 淹水胁迫对不同丝瓜品种根系 POD 活性的影响 从图 4 可知,淹水胁迫 2 d,早佳丝瓜品种主根的 POD 活性显著低于对照,荆李 1 号、绿冠与对照差异不显著;淹水胁迫 4 d,3 个丝瓜品种主根的 POD 活性与对照相比差异不显著;淹水胁迫 8 d,早佳、绿冠 2 个丝瓜品种主根的 POD 活性显著高于对照,荆李 1 号与对照差异不显著;淹水 16 d 时,3 个丝瓜品种主根的 POD 活性均显著高于对照。淹水 8~16 d,绿冠主根的 POD 活性最高,早佳 POD

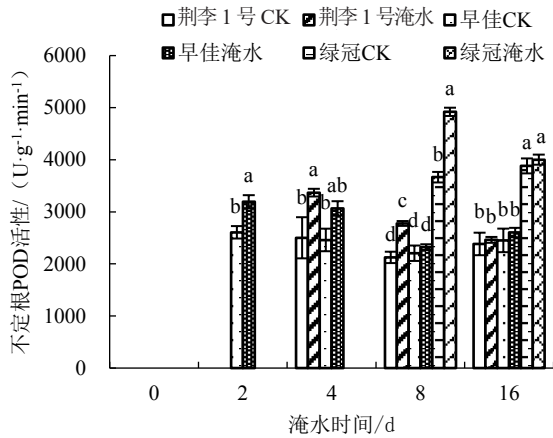
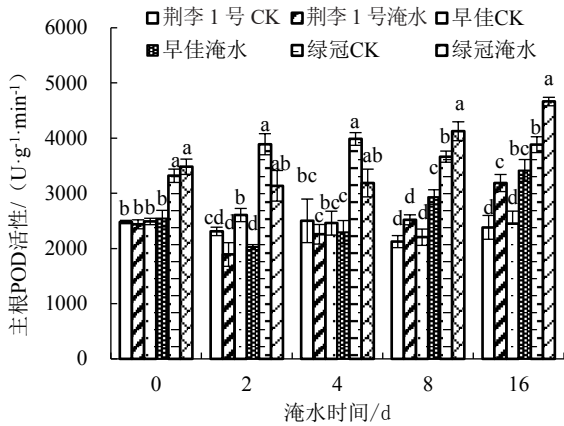


图4 淹水胁迫下不同丝瓜品种的 POD 活性

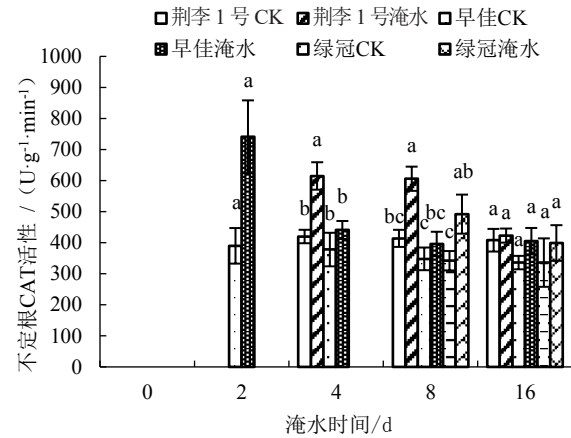
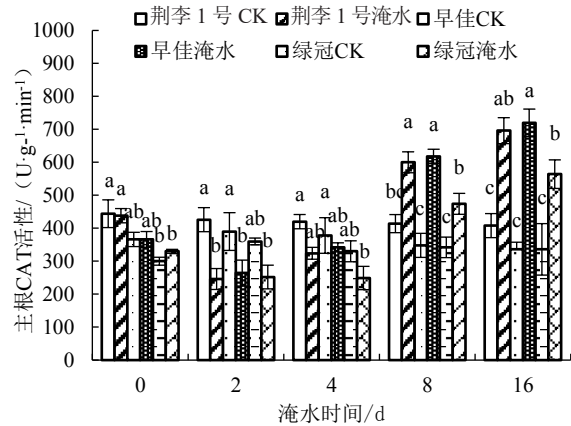


图5 淹水胁迫下不同丝瓜品种的 CAT 活性

活性的升高幅度最大。

淹水胁迫 2 d, 早佳品种不定根的 POD 活性显著高于对照; 淹水胁迫 4 d, 早佳品种不定根的 POD 活性与对照差异不显著, 而荆李 1 号的显著高于对照; 淹水胁迫 8 d, 早佳不定根的 POD 活性与对照差异不显著, 荆李 1 号、绿冠 2 个丝瓜品种不定根的 POD 活性显著高于对照; 淹水胁迫 16 d 时, 3 个丝瓜品种不定根的 POD 活性恢复到与对照差异不显著的水平。3 个丝瓜品种中, 早佳 POD 活性最早升高, 最早恢复平衡, 荆李 1 号次之, 绿冠最晚。

2.2.4 淹水胁迫对不同丝瓜品种根系 CAT 活性的影响 从图 5 可知, 淹水胁迫 2 d, 早佳、荆李 1 号丝瓜品种主根的 CAT 活性显著低于对照, 绿冠与对照差异不显著; 淹水胁迫 4 d, 3 个丝瓜品种主根的 CAT 活性与对照差异不显著; 淹水胁迫 8~16 d, 3 个丝瓜品种主根的 CAT 活性显著高于对照。淹水 2~16 d, 早佳主根的 CAT 活性最高, CAT 活性的升高幅度最大, 荆李 1 号次之, 绿冠最小。

淹水胁迫 2 d, 早佳品种不定根的 CAT 活性显著高于对照; 淹水胁迫 4 d, 早佳品种不定根的 CAT 活性与对照差异不显著, 荆李 1 号的显著高于对

照; 淹水胁迫 8 d, 早佳品种不定根的 CAT 活性与对照差异不显著, 荆李 1 号、绿冠的显著高于对照; 淹水胁迫 16 d, 3 个丝瓜品种不定根的 CAT 活性与对照差异不显著。3 个丝瓜品种中, 早佳 CAT 活性最早升高, 最早恢复平衡, 荆李 1 号次之, 绿冠最晚。

3 讨论与结论

淹水胁迫下, 植物根尖首先受到伤害, 影响根系的生理生化活动, 使根系生长发育受到抑制, 从而引起根变细变短等形态特征的变化^[14-15]。根系总长度、根体积和根系平均直径可以反映根系与土壤的接触情况, 还可以反映根系对养分与水分的吸收能力^[16]。本试验结果表明, 淹水胁迫 2~4 d 显著减小了 3 个丝瓜品种的根系总长度、根系平均直径、根系体积, 这与以往的研究结果一致^[17-19]。这是由于淹水胁迫下土壤中水分达到饱和状态, 植株不必通过根的伸长来吸收水分, 且呼吸过程改变了能量代谢, 抑制根系生长。不同品种间根系总长度、平均直径、体积的减小幅度存在差异, 以早佳的减小幅度最小, 荆李 1 号次之, 绿冠最大, 说明淹水胁迫对早佳根系生长的抑制作用最小, 对绿冠的根系生

长抑制作用最大。丝瓜在淹水胁迫下能形成不定根,恢复根系吸收水分和养分的能力,因此,在淹水后期3个丝瓜品种的根体积、根平均直径受到的抑制程度减弱,在淹水16 d时3个丝瓜品种的根体积恢复到对照水平,根系平均直径增大至显著高于对照的水平,表明3个丝瓜品种的根系在淹水胁迫下具有较好的适应和调节能力。3个品种中早佳在淹水2 d时形成不定根,荆李1号和绿冠分别在淹水4 d和淹水8 d形成不定根,由此可见不同品种在淹水胁迫下的自我调节能力和适应能力不同,不定根的形成对减轻淹水胁迫下根系生长的伤害起重要作用,这说明早佳丝瓜对淹水胁迫具有更好的耐性。

淹水胁迫严重限制了氧气的扩散,导致根系缺氧,产生活性氧(ROS),积累MDA,导致细胞膜结构和功能受损^[20-22]。本试验中,淹水胁迫增加了3个丝瓜品种主根的MDA含量,3个品种中,早佳主根的MDA含量最低,表明其主根受到淹水胁迫的损伤最小。植物中的抗氧化酶(SOD、POD、CAT)可以清除多余的ROS,高效的酶促抗氧化系统对植物在淹水胁迫下的生存至关重要^[23-24]。SOD将 O_2^- 转化为 H_2O_2 , H_2O_2 是一种稳定的分子,既可以作为信号,也可以被POD和CAT进一步清除到水中^[25-26]。本试验中淹水胁迫降低了3个品种丝瓜主根的SOD活性,说明在丝瓜中,SOD不是清除 O_2^- 的主要物质。POD活性和CAT活性都先降低再升高,早佳主根的POD、CAT活性升高幅度大,证明植物具有高效的抗氧化系统更耐受氧化损伤^[27-29]。淹水胁迫下,3个丝瓜品种不定根的MDA含量与对照差异不显著,说明3个品种的不定根没受到氧化伤害。这是由于不定根刚形成时,不定根内SOD、POD、CAT酶活性升高,清除了多余的活性氧。随着淹水胁迫时间的延长,不定根中形成通气组织,输送了氧气,恢复了不定根中活性氧的代谢平衡,POD、CAT酶活性就逐渐降低至对照水平。

综上所述,3个丝瓜品种对淹水胁迫都具有较强的耐性,在淹水胁迫下,主根中均保持较高的抗氧化酶活性来减轻淹水胁迫的伤害,并形成不定根恢复根系正常代谢适应淹水胁迫。说明3个丝瓜品种均可作耐涝砧木;3个不同类型的丝瓜品种中,早佳肉丝瓜最早形成不定根,生理响应程度最大,受伤害程度最小,说明其耐涝性最好,是最理想的耐涝丝瓜砧木。

参考文献

- [1] GHOBADI M E, GHOBADI M, ZEBARJADI A. Effect of waterlogging at different growth stages on some morphological traits of wheat varieties[J]. International Journal of Biometeorology, 2017, 61(4): 635-645.
- [2] DING X Y, XU J S, HE H, et al. Unraveling waterlogging tolerance-related traits with QTL analysis in reciprocal intervarietal introgression lines using genotyping by sequencing in rapeseed (*Brassica napus* L.) [J]. Journal of Integrative Agriculture, 2020, 19(8): 1974-1983.
- [3] ROMINA P, ABELEDO L G, MIRALLES D J. Identifying the critical period for waterlogging on yield and its components in wheat and barley[J]. Plant Soil, 2014, 378: 265-277.
- [4] TIRYAKIOGLU M, KARANLIK S, ARSALAN M. Response of bread-wheat seedlings to waterlogging stress[J]. Turkish Journal of Agriculture and Forestry, 2015, 39(5): 807-816.
- [5] DUAN X X, QIN D, SONG H C, et al. Irpex lacteus DR10-1 from the waterlogging tolerant plant *Distylium chinense* [J]. Phytochemistry Letters, 2019, 32: 151-156.
- [6] PATHAK K, KATARIA S, GADRE R. Trending methods to enhance antioxidant activities in Wheat[J]. Wheat Production in Changing Environments, 2019, 241-260.
- [7] GONG D H, WANG G Z, SI W T, et al. Effects of salt stress on photosynthetic pigments and activity of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in *Kalidium foliatum* [J]. Russian Journal of Plant Physiology, 2018, 65(1): 98-103.
- [8] AMRINA H, SHAHZAD S, SIDDIQUI Z S. Photochemistry of *Luffa cylindrica* (L.) Roem. under fungal biocontrol interaction[J]. Photosynthetica, 2018, 56(2): 743-749.
- [9] 彭玉全,朱进,李文静,等.淹水胁迫对嫁接苦瓜幼苗生长、生理特性及不定根解剖结构的影响[J].植物生理学报, 2019, 55(6): 756-766.
- [10] XU F Y, WANG X L, WU Q X, et al. Physiological responses differences of different genotype sesames to flooding stress[J]. Advance Journal of Food Science & Technology, 2012, 4(6): 352-356.
- [11] SHARMA S, SHARMA N. Effect of rootstocks on leaf water potential, water relations, antioxidant activities and drought tolerant in flemish beauty pear under water stress conditions [J]. Indian Journal of Plant Physiology, 2008, 13(3): 266-271.
- [12] 李艳,杜远鹏,付艳东,等.不同砧木嫁接的赤霞珠葡萄对淹水的生理响应[J].园艺学报, 2013, 40(11): 2105-2114.
- [13] 王学奎,黄见良.植物生理生化实验原理与技术[M].北京:高等教育出版社, 2015.
- [14] AHMED S, NAWATA E, HOSOKAWA M, et al. Alterations in photosynthesis and some antioxidant enzymatic activities of mungbean subjected to waterlogging[J]. Plant Science, 2002, 163(1): 117-123.
- [15] BAILEY-SERRES J, LEE S C, BRINTON E. Waterproofing crops: Effective flooding survival strategies[J]. Plant Physiology, 2012, 160(4): 1698-1709.
- [16] 李丹竹,张强,徐倩,等.渍水胁迫对不同秋眠级紫花苜蓿苗期

- 根系形态的影响[J]. 草地学报, 2020, 28(2): 420-428.
- [17] 王群, 赵向阳, 刘东尧, 等. 淹水弱光复合胁迫对夏玉米根形态结构、生理特性和产量的影响[J]. 中国农业科学, 2020, 53(17): 3479-3495.
- [18] 朱进, 彭玉全, 沈若妍, 等. 淹水胁迫对小白菜幼苗根系生长、生理及凯氏带的影响[J]. 植物生理学报, 2019, 55(8): 1089-1097.
- [19] 张永平, 刁倩楠, 张文献, 等. 淹水胁迫及胁迫解除对甜瓜幼苗呼吸等生理代谢的影响[J]. 中国蔬菜, 2019(11): 41-48.
- [20] JAIN R, SINGH S P, SINGH A, et al. Response of foliar application of nitrogen compounds on sugarcane grown under waterlogging stress[J]. Sugar Tech, 2016, 18(4): 433-436.
- [21] TURKAN I, DEMIRAL T, SEKMEN A H. The regulation of antioxidant enzymes in two *Plantago* species differing in salinity tolerance under combination of waterlogging and salinity[J]. Plant Biology, 2013, 40(5): 484-493.
- [22] KAVAS M, BALOGLU M C, AKCA O, et al. Effect of drought stress on oxidative damage and antioxidant enzyme activity in melon seedlings[J]. Turkish Journal of Biology, 2013, 37(4): 491-498.
- [23] CHENG X X, YU M, ZHANG N, et al. Reactive oxygen species regulate programmed cell death progress of endosperm in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) under waterlogging[J]. Protoplasma, 2016, 253(2): 311-327.
- [24] HERNANDEZ M, FERNANDEZ-GARCIA N, DIAZ-VIVANCOS P, et al. A different role for hydrogen peroxide and the antioxidative system under short and long salt stress in *Brassica oleracea* roots[J]. Journal of Experimental Botany, 2010, 61(2): 521-535.
- [25] FUKAO T, BARRERA-FIGUEROA B E, JUNTAWONG P, et al. Submergence and waterlogging stress in plants: A review highlighting research opportunities and understudied aspects[J]. Frontiers in Plant Science, 2019, 10: 340.
- [26] ZHANG X, SHABALA S, KOUTOULIS A, et al. Waterlogging tolerance in barley is associated with faster aerenchyma formation in adventitious roots[J]. Plant Soil, 2015, 394: 355-372.
- [27] HOSSAIN Z, LÓPEZ-CLIMENT M F, ARBONA V, et al. Modulation of the antioxidant system in citrus under waterlogging and subsequent drainage[J]. Journal of Plant Physiology, 2009, 166(13): 1391-1404.
- [28] 刘泽发, 邓欣, 谢波, 等. 淹水胁迫对甜瓜幼苗形态及生理特性的影响[J]. 中国瓜菜, 2020, 33(11): 26-30.
- [29] 张健, 刘美艳. 一氧化氮提高黄瓜幼苗耐涝性的探究[J]. 中国瓜菜, 2017, 30(1): 18-21.