

淹水胁迫对不同丝瓜品种根系呼吸生理和通气组织的影响

朱 进^{1,2}, 李文静¹, 徐兰婷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 430070)

摘要:为筛选耐涝丝瓜砧木,探讨丝瓜耐涝机制,采用双因素完全随机设计研究了淹水胁迫对3个丝瓜品种根系呼吸生理和通气组织的影响。结果表明,淹水胁迫4 d,3个丝瓜品种的根系干质量均显著低于对照;淹水胁迫4~16 d,3个丝瓜品种主根根系活力均显著低于对照;淹水胁迫8~16 d,3个丝瓜品种不定根的根系活力均显著高于对照。淹水胁迫2~16 d,3个丝瓜品种主根的乳酸脱氢酶(LDH)、丙酮酸脱羧酶(PDC)活性均显著高于对照;淹水胁迫2~16 d开始,除绿冠丝瓜与对照差异不显著外,其他2个品种主根中乙醇脱氢酶(ADH)活性均显著高于对照。3个丝瓜品种不定根中均形成了通气组织。在淹水胁迫下,早佳丝瓜根系干质量最大,达到236.7 mg,分别比荆李和绿冠高出43.98%和100.59%;最早形成不定根,通气组织最发达;不定根的根系活力最强,达到 $7.73 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$,分别比荆李和绿冠高出22.40%和64.44%;不定根的PDC活性和ADH活性应急反应最快,淹水胁迫2 d就显著高于对照,分别比荆李和绿冠早2 d和6 d。因此,3个丝瓜品种均耐淹,早佳丝瓜最耐淹水,是较理想的耐涝丝瓜砧木。

关键词:丝瓜;淹水胁迫;无氧呼吸;通气组织

中图分类号:S642.4

文献标志码:A

文章编号:1673-2871(2022)08-062-08

Waterlogging stress affects root respiration physiology and aerenchyma of different luffa varieties

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

(1. College of Horticulture and Gardening, Yangtze University, Jingzhou 434025, Hubei, China; 2. Hubei Key Laboratory of Vegetable Germplasm Enhancement and Genetic Improvement, Wuhan 430070, Hubei, China)

Abstract: In order to screen waterlogging-resistant luffa rootstocks and explore the mechanism of waterlogging-resistant luffa, the effects of waterlogging stress on root respiratory physiology and aerated tissue of three luffa varieties were studied by two-factor completely random design. The results showed that the root dry weight of the three varieties of luffa was significantly lower than that of the control after 4 days of waterlogging stress. After 4 to 16 days of waterlogging stress, the root activity of the main root of the three varieties of luffa was significantly lower than that of the control. Root activity of adventitious roots of the three luffa cultivars was significantly higher than that of the control during 8 to 16 days of waterlogging stress. The activity of lactate dehydrogenase (LDH) and pyruvate decarboxylase (PDC) of the main roots of the three varieties of luffa were significantly higher than those of the control during 2 to 16 days of waterlogging stress. The activity of ethanol dehydrogenase (ADH) in the main root of luffa was significantly higher than that of the control except that there was no significant difference between Lüguan luffa and the control from 2 to 16 days after waterlogging stress. Aerenchyma was formed in adventitious roots of three luffa varieties. Among the three varieties, the root dry weight of Zaojia luffa was the highest, reaching 236.7 mg, 43.98% and 100.59% higher than that of Jingli and Lüguan, respectively. Adventitious roots were first formed and aerenchyma was most developed. The root activity of adventitious roots were $7.73 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, 22.40% and 64.44% higher than that of Jingli and Lüguan, respectively. The PDC activity and ADH activity of adventitious roots were the fastest in emergency response. The PDC activity and ADH activity of adventitious roots were significantly higher than those of the control at 2 d under waterlogging stress, and were 2 d and 6 d earlier than those of Jingli and Lüguan, respectively. Therefore, the three luffa varieties are all waterlogging resistant, among which, Zaojia luffa is the most waterlogging resistant rootstock.

Key words: Luffa; Waterlogging stress; Anaerobic respiration; Aerenchyma

收稿日期:2022-03-21;修回日期:2022-06-06

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(S202110489087/Yz2020368)

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

淹水胁迫是植物生长发育过程中会面临的最具有破坏性的不利环境条件之一^[1]。淹水胁迫阻碍植物生长的根本原因在于水分过多导致土壤低氧或缺氧,使植物根系无法正常获得氧气,从而使植物的生长受到抑制^[2]。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,因此,对根系的研究意义重大。研究表明,淹水胁迫易造成土壤氧气含量急剧降低,根干质量迅速下降^[3]。在淹水逆境下,植物根系会通过生理代谢和组织结构变化来抵抗和适应不良环境。淹水胁迫能显著抑制植物的有氧呼吸,加强无氧呼吸^[4]。淹水胁迫下,植物根系缺氧,无氧呼吸增强,乳酸脱氢酶(LDH)、丙酮酸脱羧酶(PDC)和乙醇脱氢酶(ADH)活性提高,促进了植株根系对缺氧环境的适应性^[5]。此外,淹水胁迫会刺激植物不定根的生长,不定根的形成是许多耐淹植物对淹水的一种主要适应方式,淹水胁迫使得作物不定根细胞具有较高的分裂能力和生理活性,以提高根系摄取和运输氧气的的能力^[6]。在淹水胁迫下,一些植物会形成通气组织以适应逆境^[7-9]。

丝瓜根系发达,是瓜类蔬菜中最耐涝渍的种类^[10],以丝瓜作砧木嫁接能提高苦瓜的耐涝性,是解决苦瓜不耐涝问题的一种有效方法^[11]。砧木的耐涝性强弱直接影响植株的抗涝程度^[12],在抵抗淹水胁迫中起到了主导作用^[13]。但是不同基因型的同一物种对淹水胁迫的耐性也存在显著差异^[14],目前,关于不同基因型丝瓜对淹水胁迫的耐性试验较少,其呼吸代谢生理及解剖结构的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,比较其在淹水胁迫下呼吸代谢生理的耐性及解剖结构的适应机制,筛选耐涝性更好的丝瓜品种,能为苦瓜嫁接栽培提供基础,对丰富植物耐涝机理也具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 材料

荆李是本地丝瓜品种,由荆州农业科学院提供;早佳是肉丝瓜类型的品种,由株洲市农之子有限公司提供;绿冠是有棱丝瓜类型的品种,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,因素一为荆李丝瓜、早佳丝瓜和绿冠丝瓜,3个品种;因素二为淹

水(水面与植株子叶下1 cm平齐)和不淹水,2种方法;共6个处理,3次重复。

1.3 方法

试验于2020年10月至2021年4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。将丝瓜种子晒种4~6 h,用0.1%高锰酸钾消毒10 min,再温水浸种6 h,然后置于30℃的恒温箱中催芽,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心时栽到直径为20 cm、高15 cm的培养盆中,3叶1心时进行淹水处理(水面与植株子叶下1 cm平齐),1盆1株,每个处理15盆,3次重复,分别于淹水0、2、4、8、16 d后随机取样进行各项形态指标和生理指标的测定,以不淹水样品为对照,同时,取各处理的完整主根和不定根,用卡诺氏固定液固定,用70%乙醇保存至2021年3—4月进行通气组织的观察。

1.4 测定方法

1.4.1 生长指标的测定 将植株的根冲洗干净后,用纸擦干,置于105℃烘箱中杀青15 min,72℃烘72 h后用电子天平测定干质量。

1.4.2 生理指标的测定 根系活力的测定参照王学奎^[15]的方法。丙酮酸脱羧酶(PDC)、乳酸脱氢酶(LDH)和乙醇脱氢酶(ADH)活性的测定:参照Mustroph A和Albrecht G的方法^[16]提取酶液。称取不同处理的根0.5 g于研钵中,加入1.5 mL预冷的提取液(内含50 mmol·L⁻¹ Tris-HCl、5 mmol·L⁻¹ MgCl₂、5 mmol·L⁻¹ β-巯基乙醇、15%甘油、1 mmol·L⁻¹ EDTA、1 mmol·L⁻¹ EGTA和0.1 mmol·L⁻¹ 苯甲基磺酰氟,pH 6.8),冰浴研磨成匀浆。4℃,10 000 r·min⁻¹离心20 min,上清液即是粗酶液。取上清液转入1.5 mL EP管中,用于酶活性的测定。丙酮酸脱羧酶(PDC)以丙酮酸脱羧生成乙醛的方法,检测NAD⁺的还原,乳酸脱氢酶(LDH)活性测定以丙酮酸还原为乳酸的方法检测NAD⁺的再生,乙醇脱氢酶(ADH)活性测定以乙醇氧化为乙醛的方法检测NAD⁺的还原,均以每分钟ΔA₃₄₀增加或减少0.001为一个酶活性单位(U)。

1.4.3 解剖结构的观察 在解剖镜下,采用徒手切片法在根毛区(距根尖5 cm处)切片。用甲苯胺蓝(TBO)染色观察通气组织^[17]。

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。使用Excel 2016绘制统计图,使用Photoshop 6.0软件进行照

片标记。

2 结果与分析

2.1 淹水胁迫对不同丝瓜品种根系干质量的影响

由表 1 可知,淹水胁迫 2 d,3 个品种丝瓜根系干质量均低于对照,且均与对照差异不显著;淹水胁迫 4 d,3 个品种丝瓜的根系干质量均显著低

于对照;淹水 8 d 时,早佳丝瓜品种的根系干质量已恢复到与对照差异不显著的水平,其他 2 个品种根系干质量仍显著低于对照;淹水 16 d 时,3 个品种根系干质量均恢复到与对照差异不显著的水平。淹水 2~16 d,在淹水时间相同情况下,3 个品种中均以早佳丝瓜的根系干质量为最大;根系干质量下降幅度最小,荆李次之,绿冠丝瓜

表 1 淹水胁迫下不同丝瓜品种的根系干质量

处理	淹水时间/d					mg
	0	2	4	8	16	
荆李 CK	42.0±0.7 b	66.1±4.9 bcd	75.7±10.3 ab	98.7±11.8 a	177.1±20.5 b	
荆李淹水	55.2±1.5 ab	55.3±3.3 d	45.5±3.0 cd	69.5±3.0 b	164.4±6.4 b	
早佳 CK	59.8±9.1 ab	90.3±4.2 a	86.3±6.5 a	101.7±3.3 a	250.5±17.1 a	
早佳淹水	65.4±10.7 a	77.2±6.4 ab	56.0±1.3 c	83.2±4.3 ab	236.7±4.8 a	
绿冠 CK	59.1±5.3 ab	74.0±5.3 bc	59.5±4.9 bc	70.1±6.1 b	138.3±7.0 bc	
绿冠淹水	57.2±2.4 ab	58.7±4.1 cd	32.3±5.1 d	43.9±5.5 c	118.0±9.7 c	
方差分析						
品种	ns	**	**	**	**	
淹水	ns	**	**	**	ns	
品种×淹水	ns	ns	ns	ns	ns	

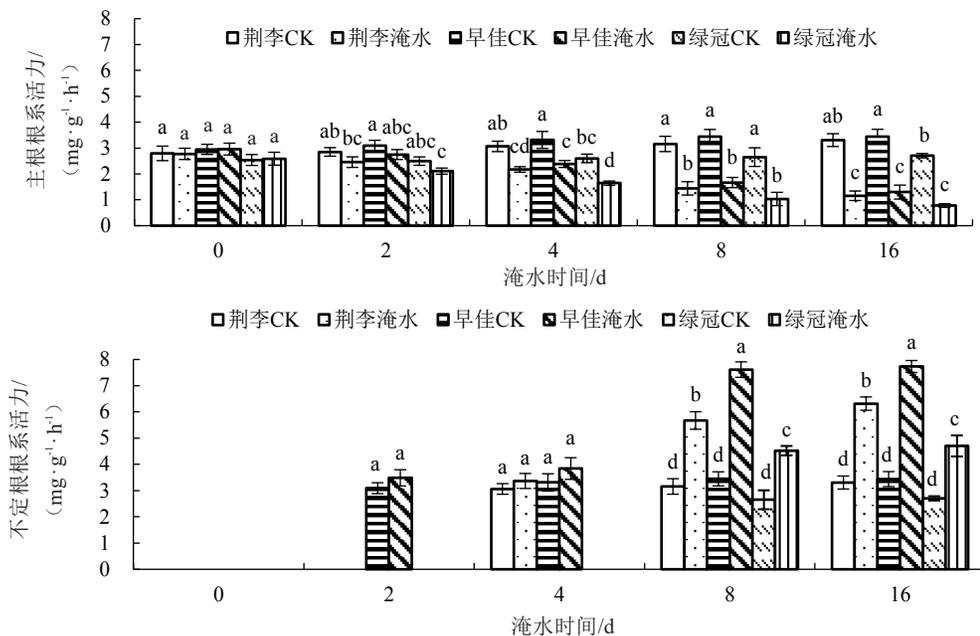
注:表中同列不同小写字母表示不同处理间在 0.05 水平差异显著。ns 表示不同处理间在 0.05 水平差异不显著,**表示不同处理间在 0.01 水平差异极显著。

最大。

2.2 淹水胁迫对不同丝瓜品种根系活力的影响

由图 1 可知,淹水胁迫 2 d,3 个丝瓜品种主根的根系活力均与对照差异不显著;淹水胁迫 4~16 d,3 个丝瓜品种的主根根系活力均显著低于对照。

淹水 2~16 d,在淹水时间相同情况下,3 个品种中以早佳丝瓜主根的根系活力最大,早佳丝瓜主根的根系活力降低幅度最小。淹水胁迫 2 d,早佳丝瓜产生不定根,淹水 2~4 d,早佳丝瓜不定根的根系活力与对照差异不显著;淹水胁迫 4 d,荆李丝瓜也产生



注:图中同一时间不同小写字母表示不同处理间在 0.05 水平上差异显著。下同。

图 1 淹水胁迫下不同丝瓜品种的根系活力

不定根,不定根根系活力也与对照差异不显著;淹水 8~16 d,3 个丝瓜品种的不定根根系活力均显著高于对照。3 个品种在淹水时间相同情况下,以早佳丝瓜的不定根根系活力最大,早佳丝瓜不定根的根系活力升高幅度最大。

2.3 淹水胁迫对不同丝瓜品种根系 LDH 活性的影响

由图 2 可知,淹水胁迫 2~16 d,3 个丝瓜品

种主根的 LDH 活性均显著高于对照,在淹水时间相同情况下,3 个品种中以绿冠丝瓜主根内 LDH 活性最高,主根内 LDH 活性的升高幅度最大,荆李次之,早佳丝瓜最小。淹水胁迫 2~16 d,早佳丝瓜品种不定根的 LDH 活性与对照差异不显著;淹水胁迫 4~16 d,荆李丝瓜不定根的 LDH 活性与对照差异不显著;淹水胁迫 8 d,绿

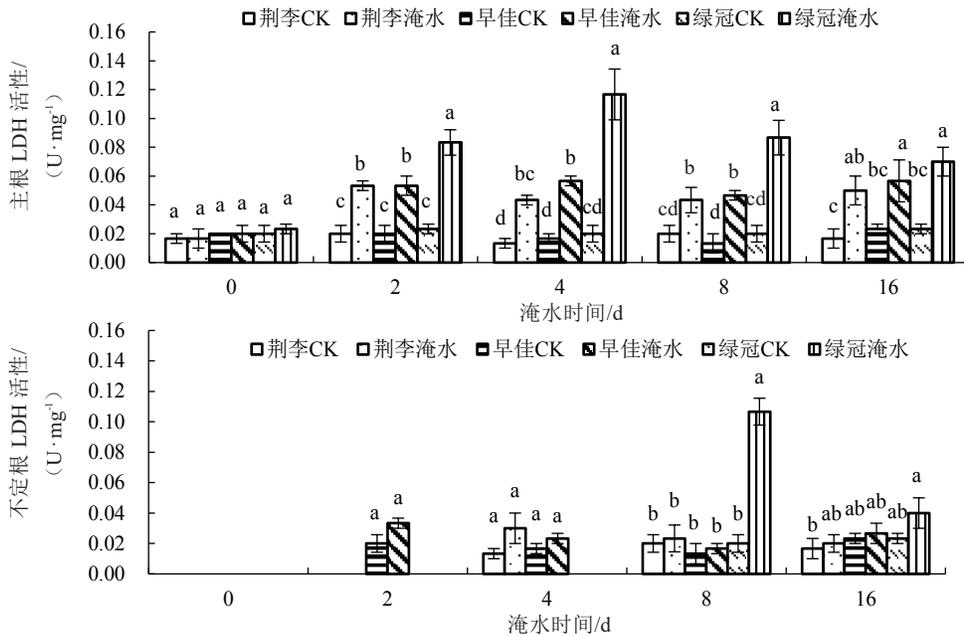


图 2 淹水胁迫下不同丝瓜品种的 LDH 活性

冠丝瓜不定根的 LDH 活性显著高于对照,淹水胁迫 16 d,绿冠丝瓜不定根内 LDH 活性与对照差异不显著。

2.4 淹水胁迫对不同丝瓜品种根系 PDC 活性的影响

由图 3 可知,淹水胁迫 2~16 d,3 个丝瓜品种

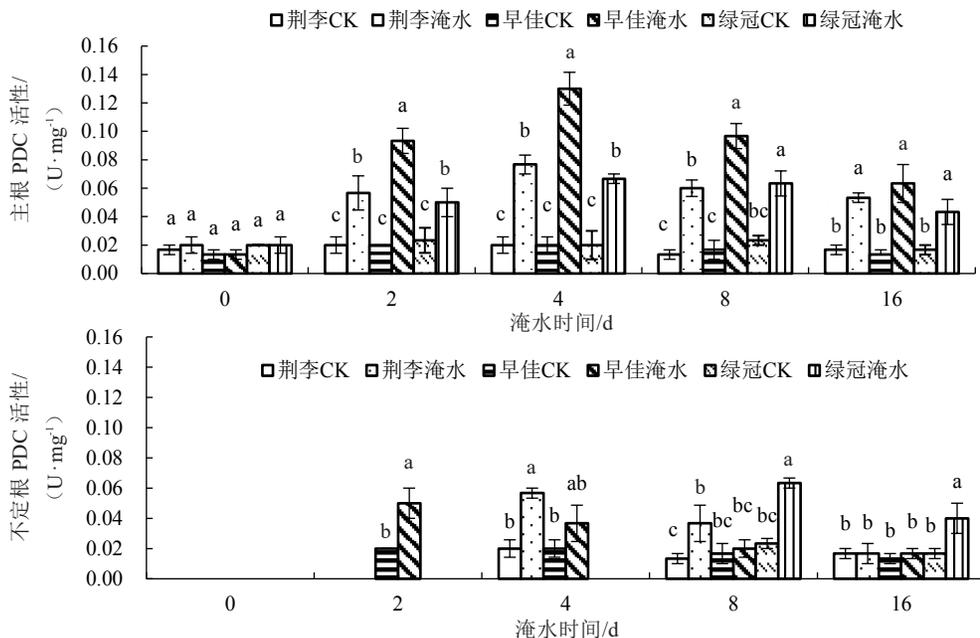


图 3 淹水胁迫下不同丝瓜品种的 PDC 活性

主根的 PDC 活性均显著高于对照,在淹水时间相同时,3 个丝瓜品种中以早佳丝瓜主根内 PDC 活性最高,主根内 PDC 活性升高幅度最大。淹水胁迫 2 d,早佳丝瓜品种不定根的 PDC 活性显著高于对照,淹水 4~16 d 时,早佳丝瓜品种不定根的 PDC 活性恢复到与对照差异不显著的水平;淹水胁迫 4~8 d,荆李丝瓜的不定根内 PDC 活性显著高于对照,淹水胁迫 16 d 时,恢复到与对照差异不显著的水平;淹水胁迫 8~16 d,绿冠丝瓜的不定根 PDC 活性均显著高于对照。

2.5 淹水胁迫对不同丝瓜品种根系 ADH 活性的影响

由图 4 可知,淹水胁迫 2~16 d,早佳丝瓜和荆李丝瓜主根内 ADH 活性显著高于对照,绿冠丝瓜主根内 ADH 活性与对照无显著差异。在淹水时间相同时,3 个品种中以早佳丝瓜主根内 ADH 活性最高,主根内 ADH 活性升高幅度最大。淹水胁迫 2 d,早佳丝瓜不定根的 ADH 活性显著高于对照,淹水胁迫 4~16 d,均恢复到与对照差异不显著的水平;淹水胁迫 4 d,荆李丝瓜不定根的 ADH 活性显著高于对照,淹水胁迫 8~16 d,已恢复到与对照差异不显著的水平;淹水胁迫 8 d,绿冠丝瓜不定根的 ADH 活性显著高于对照,淹水胁迫 16 d,恢复到与对照差异不显著的水平。

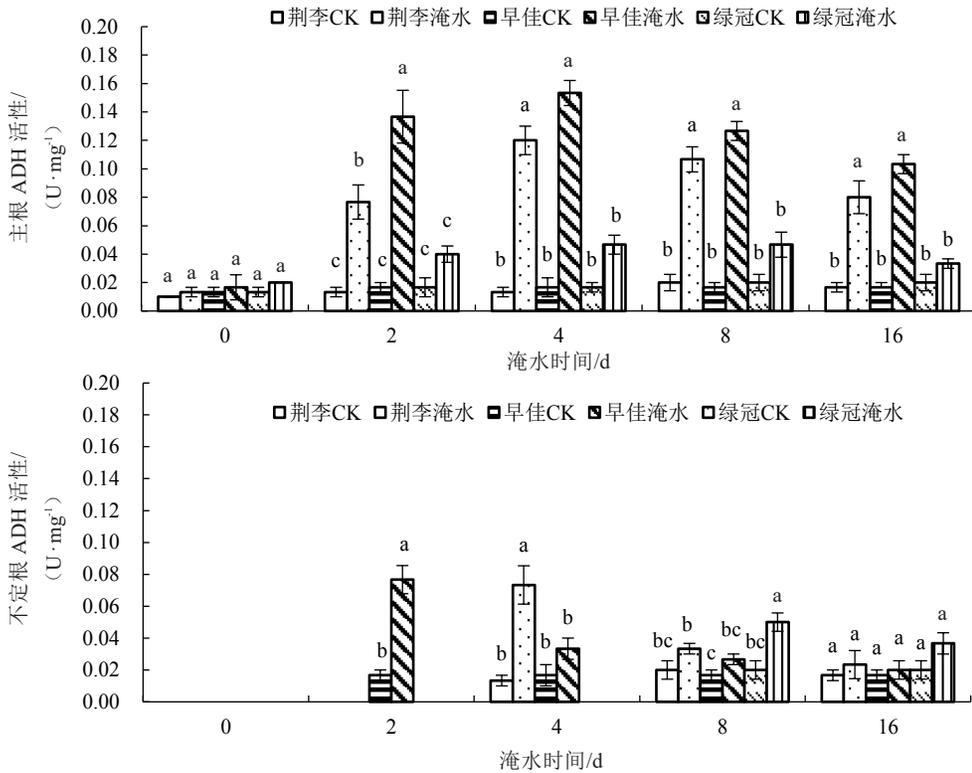


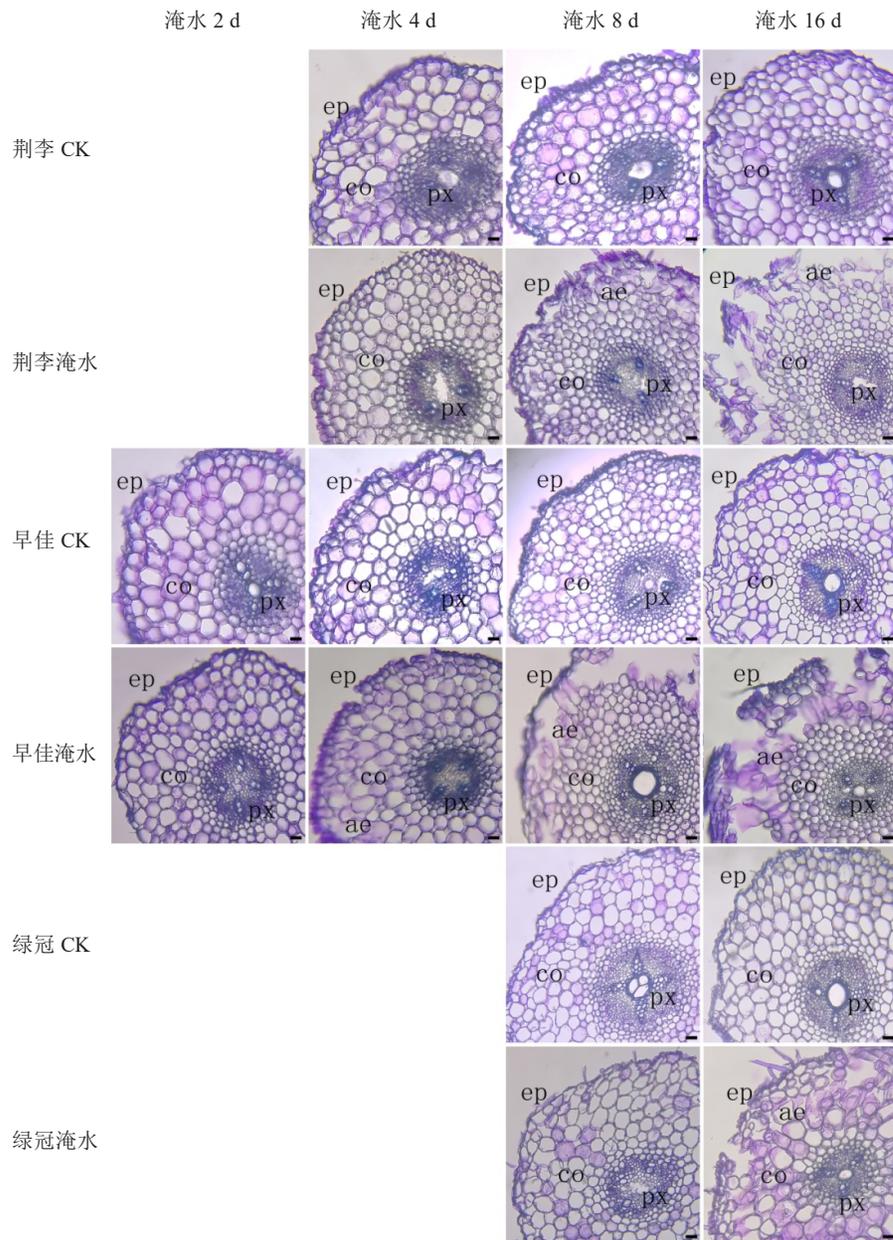
图 4 淹水胁迫下不同丝瓜品种的 ADH 活性

2.6 淹水胁迫对不同丝瓜品种不定根内通气组织的影响

由图 5 可知,3 个丝瓜品种在淹水胁迫下均形成了不定根和通气组织。在 3 个丝瓜品种中,早佳丝瓜在淹水胁迫 2 d 时形成了不定根,荆李在淹水胁迫 4 d 时形成不定根,绿冠丝瓜在淹水胁迫 8 d 时形成不定根。3 个丝瓜品种中,早佳丝瓜在淹水 4 d 时不定根中形成通气组织,荆李在淹水 8 d 时不定根中形成通气组织,绿冠丝瓜在淹水 16 d 时不定根中形成通气组织;早佳丝瓜不定根内的通气组织最发达。

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,从而导致根系的质量发生显著变化^[18-19]。本试验中,淹水胁迫 4 d 显著降低了 3 个丝瓜品种的根系干质量,这与前人的研究结果一致^[20-22],这可能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。本试验中,不同品种间根系干质量的降低幅度存在差异,以早佳丝瓜的降低幅度



注: ep, 表皮; co, 皮层; ae, 通气组织; px, 初生木质部。标尺=50 μm。

图5 淹水胁迫下不同丝瓜品种不定根的通气组织

最小,荆李次之,绿冠丝瓜最大,表明淹水胁迫对早佳丝瓜根系生长的抑制作用最小,对绿冠丝瓜的根系生长的抑制最大。丝瓜在淹水胁迫下能形成不定根,不定根能恢复根系吸收水分和养分的能力,因此在淹水后期3个丝瓜品种的根系干质量受到的抑制程度减小,在淹水16 d时3个丝瓜品种的根系干质量恢复到与对照差异不显著的水平,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,早佳丝瓜在淹水2 d时形成不定根,荆李和绿冠丝瓜分别在淹水4 d和淹水8 d时形成不定根,由此可见不同丝瓜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,这表明早佳丝瓜对淹水胁迫具有更好的耐性。

根系活力是反映根系生命活动的重要生理指标。研究表明,随着淹水胁迫时间的延长,植物的根系活力显著下降^[23-24]。本试验中,淹水胁迫4 d开始3个丝瓜品种的主根根系活力均显著降低,与前人的结论一致;不同的是,在淹水胁迫下3个丝瓜品种的不定根根系活力升高,这可能是造成不同植物耐淹性差异的重要原因之一。不同品种丝瓜的根系活力对淹水胁迫的响应程度存在差异,早佳丝瓜的主根根系活力下降幅度最小,不定根根系活力升高幅度最大。根系活力越高,越有

利于根系吸收水分和养分,在淹水胁迫下其根系的生理机能受影响最小,表明早佳丝瓜对淹水胁迫具有更好的耐性。

土壤淹水时,缺氧是最主要的胁迫因素。为减轻低氧胁迫的伤害,植物可通过无氧呼吸途径产生部分能量来维持生命活动,无氧呼吸也是植物在淹水胁迫下的一种临时的适应性反应^[25-26]。在无氧呼吸过程中,丙酮酸一方面可以在 LDH 催化下形成乳酸,释放少量能量;另一方面可以在 PDC 作用下形成乙醛,然后在 ADH 作用下形成乙醇,同时释放少量能量^[27-28]。本试验中,淹水胁迫下,3 个丝瓜品种主根中 LDH、PDC 和 ADH 活性随淹水时间延长都表现为先升后降的趋势,这可能是植物本身对淹水胁迫的一种应激反应。虽然 3 个丝瓜品种在淹水胁迫下主根的无氧呼吸增强,但采取无氧呼吸的主要途径不同。在缺氧条件下,早佳丝瓜主根中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。在缺氧条件下绿冠丝瓜主根的 LDH 活性升高幅度更大,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,而乳酸积累过多会引起细胞质酸化,并造成液泡膜和线粒体结构的破坏,同时也可能造成乙醛的临时积累^[29]。

淹水胁迫下,一些植物能通过形态改变适应不良环境。通气组织的形成是植物厌氧胁迫下重要的形态适应性状之一,研究表明通气组织一般在新生的次生根中形成,而初生根中通气组织形成较少^[30]。本试验中,3 个丝瓜品种主根中均未形成通气组织,不定根中均形成了通气组织,表明 3 个丝瓜品种都能通过不定根中形成通气组织来恢复氧气供应,保证植物受到较少伤害。3 个丝瓜品种中,早佳丝瓜不定根中最早形成了通气组织,通气组织提供了氧气输送到根部的通道,这也是早佳丝瓜不定根中 LDH、PDC 和 ADH 活性最早降低的原因。发达的通气组织为早佳丝瓜根系提供了更多氧气,使其不定根从无氧呼吸向有氧呼吸转变,同时通气组织也能将根系中的乙醇、CO₂ 等物质从根向上运输,因此早佳丝瓜能更快地恢复氧气供应,进行正常的有氧呼吸,这也表明早佳丝瓜对淹水胁迫具有更好的耐性。

综上所述,3 个丝瓜品种对淹水胁迫都具有较好的耐性,在淹水胁迫下短期内通过无氧呼吸途径

获得能量,维持主根生长,通过形成不定根并在不定根中形成通气组织,恢复根系正常代谢适应淹水胁迫。3 个丝瓜品种中,早佳丝瓜最早形成不定根和通气组织,生理响应程度最大,其耐涝性最好,其次为荆李丝瓜,绿冠丝瓜最差。

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] DE S C R 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.
- [3] TIRYAKIOGLU M, KARANLIK S, ARSALAN M. Response of bread-wheat seedlings to waterlogging stress[J]. Turkish Journal of Agriculture and Forestry, 2015, 39: 807-815.
- [4] 郭欣欣, 李晓峰, 朱红芳, 等. 淹水胁迫对不结球白菜根系生长与呼吸酶活性的影响[J]. 西北植物学报, 2015, 35(4): 793-800.
- [5] VISHAL C, NARINDER K, ANIL G. Comparison of antioxidant system and anaerobic metabolism in seedlings of contrasting maize genotypes under short term waterlogging[J]. International Journal of Biochemistry Research and Review, 2016, 15(4): 1-10.
- [6] 魏和平, 利容千. 淹水对玉米不定根形态结构和 ATP 酶活性的影响[J]. 植物生态学报, 2000, 24(3): 293-297.
- [7] PENG Y Q, ZHU J, LI W J, et al. Effects of grafting on root growth, anaerobic respiration enzyme activity and aerenchyma of bitter melon under waterlogging stress[J]. Scientia Horticulturae, 2020, 261: 108977.
- [8] 于斌, 朱进, 周国林, 等. 淹水胁迫对丝瓜和苦瓜幼苗形态及不定根解剖结构的影响[J]. 中国蔬菜, 2018(4): 37-42.
- [9] MAN Y, ZHAO Y, YE R, et al. In vivo cytological and chemical analysis of casparian strips using stimulated raman scattering microscopy[J]. Journal of Plant Physiology, 2018, 220: 136-144.
- [10] AMRINA H, SHAHZAD S, SIDDIQUI Z S. Photochemistry of *Luffa cylindrica* (L.) Roem. under fungal biocontrol interaction[J]. Photosynthetica, 2018, 56(2): 743-749.
- [11] 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.
- [12] 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 and Technology, 2012, 4(6): 352-356.
- [13] SHARMA S, SHARMA N. Effect of rootstocks on leaf water potential, water relations, antioxidant activities and drought tolerance in flemish beauty pear under water stress conditions[J]. Indian Journal of Plant Physiology, 2008, 13(3): 266-271.
- [14] 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.
- [15] 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.
- [16] 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.
- [17] 于斌,朱进,周国林,等.淹水胁迫对黄瓜幼苗生长及不定根解剖结构的影响[J]. *北方园艺*, 2018(3):61-64.
- [18] 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.
- [19] JULIA B S, SEUNG C L, ERIN B. Waterproofing crops: Effective flooding survival strategies[J]. *Plant Physiology*, 2012, 160(4):1698-1709.
- [20] 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.
- [21] 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.
- [22] 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.
- [23] 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.
- [24] 侯奇奇,杨再强,史五一,等.淹渍对花椰菜根系活力和叶片光合特性的影响[J]. *中国农业气象*, 2016, 37(1):51-58.
- [25] 董静,朱小梅,贺亭亭,等.田菁根系对长期淹水处理的生理响应[J]. *湖南农业科学*, 2019(7):32-35.
- [26] GOOD A G, CROSBY W L. Anaerobic induction of alanine aminotransferase in barley root tissue[J]. *Plant Physiology*, 1989, 90(4):1305-1309.
- [27] GOOD A G, CROSBY W L. Induction of alcohol dehydrogenase and lactate dehydrogenase in hypoxically induced barley[J]. *Plant Physiology*, 1989, 90(3):860-866.
- [28] DU H Y, LIU D X, LIU G T, et al. Relationship between polyamines and anaerobic respiration of wheat seedling root under waterlogging stress[J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2018, 65(6):874-881.
- [29] ZHANG P, LYU D, JIA L, et al. Physiological and de novo transcriptome analysis of the fermentation mechanism of *Cerasus szechalinensis* roots in response to short-term waterlogging[J]. *BMC Genomics*, 2017, 18:649.
- [30] CHEN H J, QUALLS R G. Anaerobic metabolism in the roots of seedlings of the invasive exotic *Lepidium latifolium*[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2003, 50:29-40.