

氮肥调控对高温胁迫下黄瓜抗氧化系统及干物质分配的缓解效应

甘晓琳¹, 王艳玲¹, 高磊², 杨再强¹, 石嘉琦³

(1. 南京信息工程大学生态与应用气象学院 南京 210044; 2. 中国科学院南京土壤研究所·土壤与农业可持续发展国家重点实验室 南京 211135; 3. 河北省农林科学院农业资源环境资源研究所 石家庄 050051)

摘要:为探究氮肥调控对高温胁迫下黄瓜抗氧化防御系统及干物质分配的缓解效应,以津优101号黄瓜为材料,设置0 kg·hm⁻²(N0)、160 kg·hm⁻²(N1)、240 kg·hm⁻²(N2)和320 kg·hm⁻²(N3)4个施氮水平,以28/18℃(昼/夜)为对照,借助人工气候箱模拟轻度(35/25℃)、中度(38/28℃)和重度(41/31℃)3个高温梯度,测定不同处理时间(3、6、9 d)下叶片的超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)活性和可溶性蛋白(SP)含量,以及胁迫9 d时的干物质分配特征。结果表明,在N0处理下,高温胁迫显著抑制SOD、CAT活性,降幅分别为20.4%~44.1%和9.1%~63.9%;轻度胁迫(35/25℃)使POD活性提高12.7%~210.0%;而重度胁迫(41/31℃)导致SP含量下降22.8%~49.9%。适量施氮(N2, 240 kg·hm⁻²)可显著增强抗氧化酶活性,使轻度胁迫(35/25℃)下SOD、POD活性分别提高7.9%~53.9%和67.5%~328.2%,使中度(38/28℃)和重度(41/31℃)胁迫下CAT活性增幅达39.5%~146.3%,使果实干物质分配率在轻度和中度胁迫下提升9.4%~16.9%;而高氮(N3, 320 kg·hm⁻²)在重度胁迫下(41/31℃)调控效果显著下降。综上,在设施黄瓜栽培中,35~38℃高温胁迫下适量施用氮肥(N2, 240 kg·hm⁻²)可有效激活抗氧化系统、促进干物质向果实分配、显著缓解高温胁迫损伤;而当温度超过41℃时,需采取环境调控与生物管理相结合的措施,以实现协同缓解高温胁迫的效果。本研究为设施黄瓜高温逆境的氮肥精准施用及抗逆栽培提供了关键的理论与技术支持。

关键词: 黄瓜; 高温胁迫; 施氮水平; 抗氧化酶活性; 干物质分配

中图分类号: S642.2

文献标志码: A

文章编号: 1673-2871(2026)03-064-11

Alleviative effects of nitrogen fertilizer regulation on the antioxidant system and dry matter allocation of cucumber under high temperature stress

GAN Xiaolin¹, WANG Yanling¹, GAO Lei², YANG Zaiqiang¹, SHI Jiaqi³

(1. College of Ecology and Applied Meteorology, Nanjing University of Information Science and Technology, Nanjing 210044, Jiangsu, China; 2. Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences/State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agricultural Development, Nanjing 211135, Jiangsu, China; 3. Institute of Agricultural Resources and Environment, Hebei Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Shijiazhuang 050051, Hebei, China)

Abstract: To investigate the alleviating effect of nitrogen fertilizer regulation on the antioxidant defense system and dry matter allocation of cucumber under high-temperature stress, using the cucumber cultivar Jinyou 101 as material, four nitrogen application levels were set, namely 0(N0), 160(N1), 240(N2), and 320 kg·hm⁻²(N3). With 28/18℃(day/night) as the control, three high-temperature stress treatments of mild temperature stress(35/25℃), moderate temperature stress(38/28℃), and severe temperature stress(41/31℃) were simulated using artificial climate chambers. The activities of superoxide dismutase(SOD), catalase(CAT), peroxidase(POD), and soluble protein(SP) content in cucumber leaves at different durations(3, 6, and 9 d), and the characteristics of dry matter allocation were measured after 9 d of stress. The results showed that, under the N0 treatment, high-temperature stress significantly inhibited SOD and CAT activity, with reductions ranging from 20.4%-44.1% and 9.1%-63.9%, respectively. Mild temperature stress(35/25℃) increased POD

收稿日期: 2025-06-18; 修回日期: 2025-09-05

基金项目: 中国科学院先导 A 课题(XDA0440202); 国家自然科学基金(42477323); 国家重点研发计划(2019YFD1002202)

作者简介: 甘晓琳, 女, 在读硕士研究生, 研究方向为设施作物高温热害抗性生理。E-mail: 202312080038@nuist.edu.cn

通信作者: 王艳玲, 女, 教授, 主要从事农田养分资源管理研究。E-mail: ylwang@nuist.edu.cn

高磊, 男, 副研究员, 主要从事农田土壤水文过程研究。E-mail: lgao@issas.ac.cn

activity by 12.7%-210.0%, while severe temperature stress(41/31 °C) decreased SP content by 22.8%-49.9%. Moderate nitrogen (N2, 240 kg · hm⁻²) application significantly improved the activity of antioxidant enzymes, increasing SOD and POD activity under mild temperature stress (35/25 °C) by 7.9%-53.9% and 67.5%-328.2%, respectively, and enhancing CAT activity under moderate (38/28 °C) and severe (41/31 °C) temperature stress by 39.5%-146.3%. It also increased the dry matter allocation rate in fruit by 9.4%-16.9% under mild and moderate stress. However, under severe temperature stress (41/31 °C), the regulatory effect of high nitrogen application (N3, 320 kg · hm⁻²) significantly diminished. In conclusion, in facility cucumber cultivation, appropriate nitrogen application (N2, 240 g · hm⁻²) under 35-38 °C high-temperature stress can effectively activate the antioxidant system, promote dry matter allocation to fruits, and significantly alleviate high-temperature damage. When the temperature exceeds 41 °C, it is necessary to combine environmental regulation and biological management measures to achieve synergistic alleviation of high temperature stress. This study provides key theoretical and technical support for precision nitrogen application and stress-resistant cultivation of cucumber under high temperature stress in protected environments.

Key words: Cucumber; High-temperature stress; Nitrogen application levels; Antioxidant enzyme activity; Dry matter distribution partitioning

温度是影响植物生长发育与产量形成的关键环境因子^[1]。黄瓜为喜温作物,同化的适宜温度为25~30 °C;当温度超过35 °C时,产量和品质均会受到抑制^[2]。长期处于高温环境(尤其超过40 °C)会导致黄瓜代谢功能紊乱、失水萎蔫;而短期极端高温(超过50 °C)则可能造成细胞结构受损、脱水甚至死亡,明显影响其产量和品质^[3]。

高温胁迫常诱导植物体内活性氧(ROS)大量积累。少量ROS可作为信号分子激活植物的防御机制^[4],增强细胞壁蛋白交联性以提高抗病性,而过量ROS则易引发膜脂过氧化、蛋白质变性、酶失活,加速细胞衰老和作物减产^[5]。为减缓ROS造成的氧化损伤,植物依赖其抗氧化防御系统,其中SOD、CAT和POD发挥关键作用。在植物的抗氧化系统中,SOD、CAT、POD等通过调节自身活性帮助植物应对逆境胁迫^[6],SOD是清除ROS的第一道防线,催化超氧阴离子歧化为H₂O₂和O₂^[7]。在植物受到胁迫后,其ROS会增加,促使SOD活性上升,以清除体内过量的超氧自由基,CAT与POD进一步分解H₂O₂协同清除氧化毒害^[8-10]。此外,POD还通过调节细胞渗透势和增强保水能力,提高植物抗逆性^[11]。已有研究表明,POD在35 °C时活性最强,CAT活性在45 °C时达到峰值;当温度超过此阈值,抗氧化酶活性普遍下降^[12-14],表明抗氧化酶系统具有一定热敏阈值。同时,干物质的积累与器官间分配是作物产量形成及其对逆境适应能力的基础^[15]。高温胁迫干扰源库关系,使光合产物难以有效地向果实等库器官转运,转运时间缩短、速率降低,最终影响产量。因此,研究高温胁迫下作物抗氧化酶系统的变化,探究其对干物质转运与积累的影响,对

深入理解高温胁迫响应机制至关重要。氮素是作物生长的关键营养元素之一,合理施氮是实现稳产增产的重要措施^[16]。氮素不仅影响作物的碳氮代谢平衡,也调节其对高温等非生物胁迫的应答机制。研究表明,适量施氮可在高温条件下增强植物代谢活性与抗氧化能力,从而缓解胁迫造成的伤害^[17-18]。此外,氮素对干物质分配也具有调控作用,适量施氮有助于提高营养器官中贮藏同化物的再分配效率以及对产量形成的贡献率,而过量施氮则可能抑制同化物向生殖器官的有效转运,造成产量下降^[19]。

然而,目前关于不同施氮水平与高温胁迫之间互作对黄瓜抗氧化系统响应机制及干物质分配与转运的影响仍缺乏系统研究。因此,笔者以津优101号黄瓜为材料,通过盆栽试验系统探讨高温胁迫下不同施氮水平对黄瓜结果期叶片抗氧化酶活性、可溶性蛋白含量及干物质分配与转运的调控效应,旨在揭示施氮增强黄瓜抗热性的生理机制,为设施黄瓜高温期氮素营养管理提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 土壤样品采集与制备

2020年4月在南京信息工程大学农业气象试验站选取一处地势平坦的田块,按“S”形方法采集表层(0~10 cm)土壤15~20个点,将样品混合均匀后风干,挑拣出较大的根系与石砾后,磨细过5 mm筛后保存备用。供试土壤的pH为5.8,有机质(SOM)含量(w,后同)为12.9 g · kg⁻¹,总氮(TN)含量为0.10 g · kg⁻¹。

1.2 盆栽试验及高温胁迫处理

试验于2020年9—12月在南京信息工程大学农业气象试验站 Venlo 型玻璃温室和智能人工气候箱 (TPG1260, Australian) 中进行, 黄瓜品种津优 101 由天津科润农业科技股份有限公司黄瓜研究所选育。具体步骤与设计为: 称取 8.0 kg 过 5 mm 筛的风干土装盆 (直径为 24 cm、高度为 26.5 cm), 每盆播种津优 101 号黄瓜种子 3 粒, 浇透水后于苗期保留健壮单株。设定 4 个施氮处理: 0 kg·hm⁻² (N0)、160 kg·hm⁻² (N1)、240 kg·hm⁻² (N2)、320 kg·hm⁻² (N3)。尿素(N含量≥46.4%)作为氮源, 过磷酸钙(90 kg·hm⁻², P₂O₅ 含量为 12.5%)供磷, 氯化钾(180 kg·hm⁻², K₂O 含量为 60%)补钾, 所有肥料均采用分期施肥法, 按幼苗期(20%)、花期(30%)和果期(50%)比例溶水施用。黄瓜结果后(播种后第 74 天)采用 TPG1260 型智能人工气候箱进行高温处理。参考南京地区 4—7 月的日温变化, 设置以下温度处理: 对照温度(28/18 °C)、轻度胁迫(35/25 °C)、中度胁迫(38/28 °C)和重度胁迫(41/31 °C), 分别持续 3、6 和 9 d, 每个处理 3 次重复。处理结束后, 每株植株选取 4~6 片功能叶片, 经蒸馏水清洁后, 液氮冷冻(15~20 min), -80 °C 保存备用。

1.3 黄瓜叶片抗氧化指标和干物质质量的测定

称取液氮冷冻的叶片样品 0.50 g, 置于预冷研钵中, 加 2 mL 的磷酸缓冲液(pH=7.8), 在冰浴中研磨成匀浆。将样品移至离心管, 补加磷酸缓冲液至 5 mL 后置于 4 °C、10 000 r·min⁻¹ 条件下离心 20 min, 取上清液备用。采用氮蓝四唑(NBT)光化还原法测定超氧化物歧化酶(SOD)活性、愈创木酚比色法测定过氧化物酶(POD)活性、紫外吸收法测定过氧化氢酶(CAT)活性以及考马斯亮蓝法测定可溶性蛋白含量, 测定方法步骤参考王三根^[20]主编的《植物生理学实验教程》。

分别在黄瓜的开花期(播种后 58 d)和盛果期(播种后 83 d、高温胁迫 9 d), 对黄瓜植株进行破坏取样, 分别测定果实、茎和叶的质量, 之后在 105 °C 下杀青 30 min, 然后转移至 75 °C 下烘干至恒质量, 使用千分之一的电子天平测定干物质质量, 每个处理 3 次重复。

1.4 数据处理

使用 Microsoft Excel 2019 和 SPSS 20.0 软件进行数据整理与统计分析, 使用 Origin 2021 软件制图, 并采用 Pearson 法在 0.05 和 0.01 水平上对各因子进行相关分析。

(1)根据以下公式计算 SOD、CAT 和 POD 活性的增幅比例, 即

$$\Delta\text{SOD}/\% = \frac{\text{SOD}_{\text{N level}} - \text{SOD}_{\text{N0}}}{\text{SOD}_{\text{N0}}} \times 100;$$

$$\Delta\text{CAT}/\% = \frac{\text{CAT}_{\text{N level}} - \text{CAT}_{\text{N0}}}{\text{CAT}_{\text{N0}}} \times 100;$$

$$\Delta\text{POD}/\% = \frac{\text{POD}_{\text{N level}} - \text{POD}_{\text{N0}}}{\text{POD}_{\text{N0}}} \times 100。$$

式中, N level 代表施氮处理, N0 为不施氮处理。

(2)根据以下公式计算黄瓜茎/叶干物质转运量(y₁, kg·hm⁻²), 即

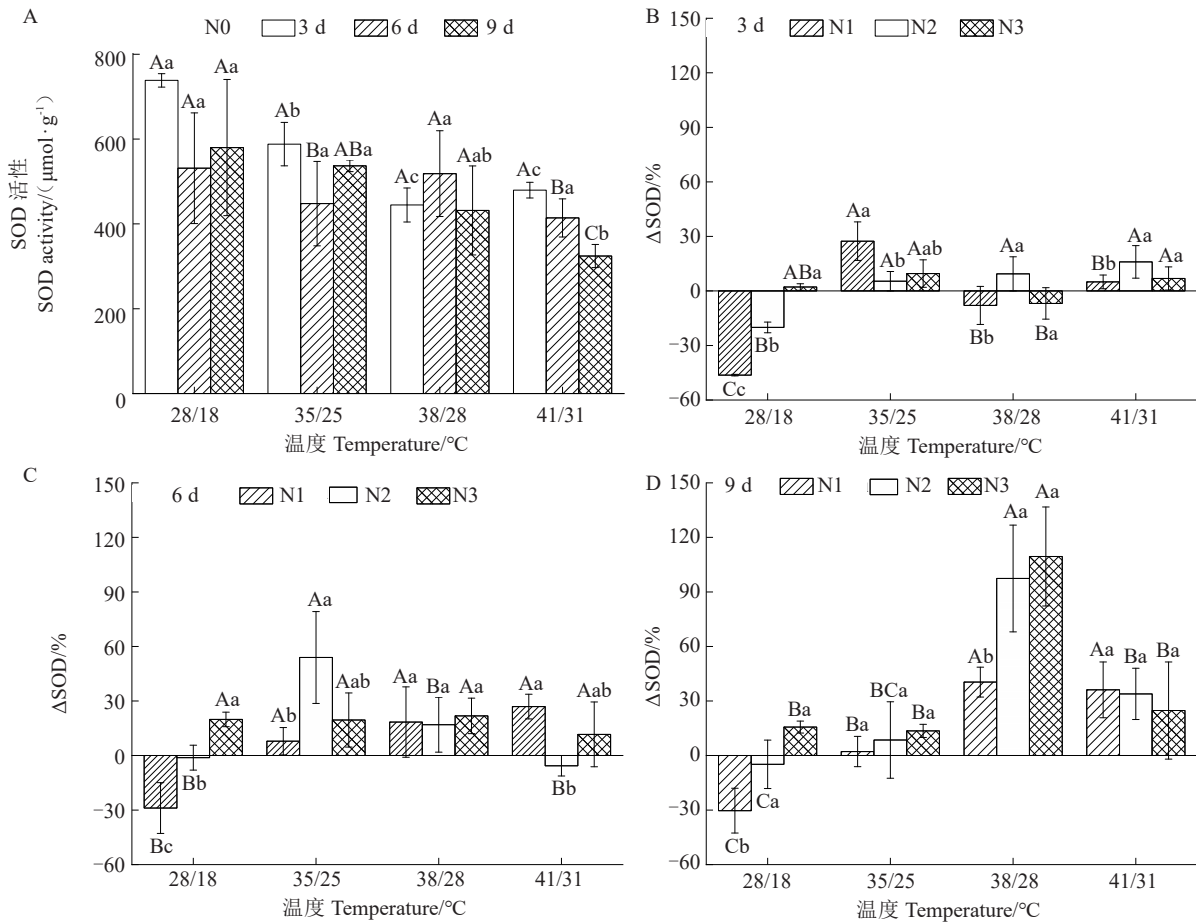
$$y_1 = M_f \times \left(\frac{M_a}{M_b} \right) - M_g。$$

式中, M_f 为盛果期(高温胁迫 9 d 后)地上部分干物质质量(kg·hm⁻²), M_a 为开花期茎/叶干物质质量(kg·hm⁻²), M_b 为开花期地上部干物质总量(kg·hm⁻²), M_g 为盛果期茎/叶干物质质量(kg·hm⁻²)^[21]。

2 结果与分析

2.1 结果期黄瓜叶片抗氧化酶活性的变化

2.1.1 超氧化物歧化酶(SOD)活性 在 N0 处理下, 与对照温度相比, 高温胁迫 3 d 后 SOD 活性显著降低 20.4%~39.7%; 胁迫 6 d 时, SOD 活性无显著变化; 胁迫 9 d 时, 重度胁迫处理下 SOD 活性显著下降 44.1%。SOD 活性随胁迫温度升高和持续时间延长呈显著递减趋势, 表明持续高温胁迫显著抑制黄瓜叶片的抗氧化系统功能(图 1-A)。而施氮处理改变了这一响应模式, 在对照温度下, 与 N0 相比, N1 和 N2 处理分别使叶片 SOD 活性下降 28.9%~46.3%和 1.2%~20.1%, 而 N3 处理提高 SOD 活性 2.2%~19.9%(图 1-B~D)。表明中、低氮水平对 SOD 活性存在抑制作用, 而高氮水平则对 SOD 活性有促进作用。在轻度胁迫时, N1、N2 和 N3 处理分别提高 SOD 活性 5.4%~27.4%、7.9%~53.9%和 2.2%~13.6%, 其中 N2 处理胁迫 6 d 时增幅最大(图 1-C), 表明适宜施氮水平在轻度胁迫下有助于增强叶片抗氧化能力。在中度胁迫 3 d 时, N1 和 N3 处理的 SOD 活性增幅分别下降 7.9%和 6.9%(图 1-B); 而胁迫 6 d 后, 各施氮处理均提高 SOD 活性 18.4%~21.2%, 但处理间差异不显著(图 1-C); 胁迫 9 d 时, SOD 活性增幅达 40.93%~109.7%, 且增幅随着施氮量的增加而递增, 说明持续中度胁迫条件下氮肥可有效缓解 SOD 活性的下降(图 1-D)。在重度胁迫下, 不同施氮处理在 3 d 和 9 d 时分别提高



注:图 A 中不同大写字母表示不同胁迫天数间差异显著($P<0.05$),不同小写字母表示不同胁迫温度间差异显著($P<0.05$);图 B~D 中不同大写字母表示相同施氮水平下不同温度间差异显著($P<0.05$),不同小写字母表示相同温度下不同施氮水平间差异显著($P<0.05$)。下同。

Note: In figure A, different capital letters indicated that there was a significant difference between different stress days ($P<0.05$), and different lowercase letters indicated that there was a significant difference between different stress temperatures ($P<0.05$). In figure B-D, different uppercase letters indicate that there is a significant difference between different temperatures under the same nitrogen application level ($P<0.05$), and different lowercase letters indicate that there is a significant difference between different nitrogen application levels under the same temperature ($P<0.05$).

图 1 不同施氮处理下高温胁迫对黄瓜叶片中 SOD 活性的影响

Fig. 1 Effects of high temperature stress on SOD activity in cucumber under different nitrogen treatments

SOD 活性 5.0%~16.0%和 24.7%~36.1%,其中 N1 处理在胁迫 9 d 时效果最佳;但 N2 处理在胁迫 6 d 时出现 5.6%的下降,表明重度高温胁迫下氮肥调控存在时间-剂量互作效应(图 1-B~D)。

2.1.2 过氧化氢酶(CAT)活性 在 N0 处理下,与对照温度相比,高温胁迫 3 d,黄瓜叶片中 CAT 活性仅在轻度胁迫下显著下降 63.9%;高温胁迫 6 d,各温度下的 CAT 活性显著下降 30.3%~42.2%;胁迫 9 d 时,仅重度胁迫的 CAT 活性显著下降 9.1%。随着高温持续时间延长,轻度胁迫的 CAT 活性呈显著上升趋势,而中度和重度胁迫的 CAT 活性呈先下降后上升的趋势(图 2-A)。

在对照温度下,与 N0 相比,各施氮处理均提高 CAT 活性 18.9%~147.3%,且 CAT 活性增幅随施氮

量增加而先上升后下降。轻度胁迫 3 d,施氮处理显著提高 CAT 活性 526.7%~706.7%,CAT 活性的增幅随施氮量的增加而下降(图 2-B);轻度胁迫 6 d 和 9 d 后,CAT 活性分别显著上升 200.0%~235.3%和 19.5%~118.6%(图 2-C~D)。在中度和重度胁迫下,不同施氮处理 CAT 活性的增幅提高 10.1%~146.3%和 37.2%~130.8%,且 CAT 活性随施氮量增加整体呈现先升后降的趋势,在 N2 处理下增幅均达到最高,分别为 46.8%~146.3%和 39.5%~130.8%。在所有胁迫温度中,N2 处理对 CAT 活性的增强效果最为显著(轻度胁迫 3 d 除外)(图 2-B~D)。

2.1.3 超氧化物酶(POD)活性 在 N0 处理下,与对照温度相比,轻度胁迫 3 d 和 9 d 后 POD 活性分别上升 12.7%和 210.0%;而中度胁迫 3 d,POD 活性

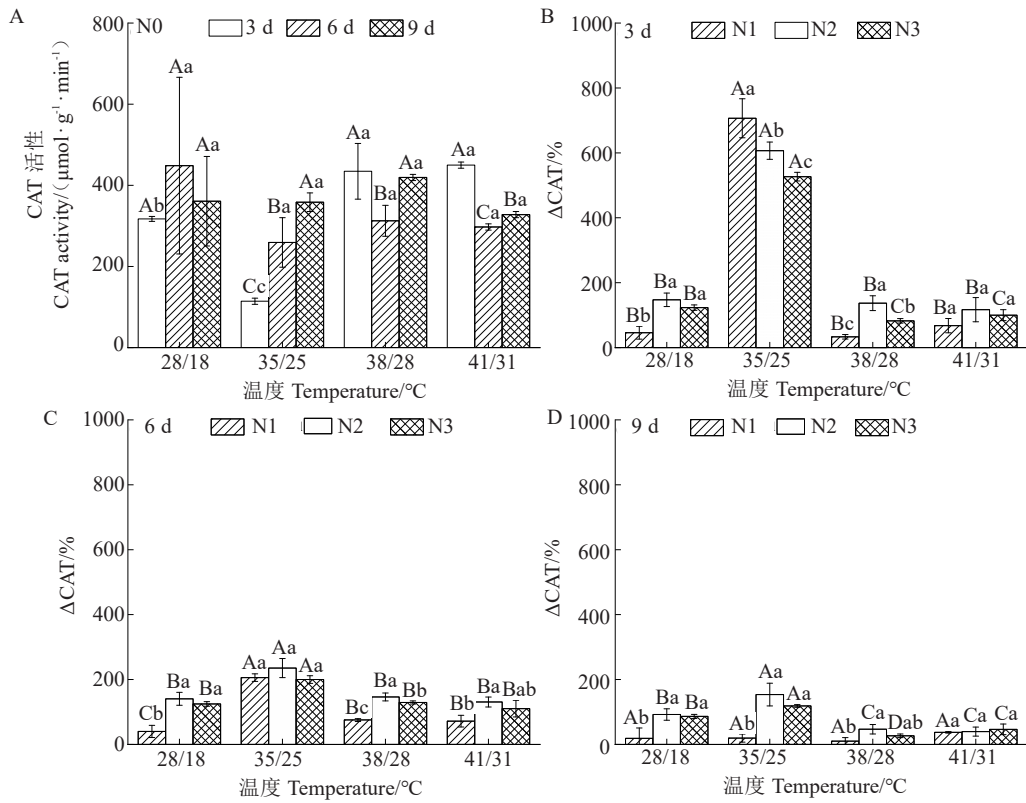


图2 不同施氮处理下高温胁迫对黄瓜叶片中CAT活性的影响

Fig. 2 Effects of high temperature stress on CAT activity in cucumber leaves under different nitrogen treatments

显著下降 26.2%；轻度和中度胁迫 6 d 以及重度胁迫持续不同时间的 POD 活性均无显著变化。随着高温持续时间延长，轻度胁迫的 POD 活性先降后升，重度胁迫下则先升后降，而中度胁迫下则无显著变化(图 3-A)。

在对照温度中，施氮处理使得黄瓜叶片 POD 活性上升 44.0%~176.5%，且随施氮量增加呈先升后降的趋势。在轻度胁迫下，N1 处理使 POD 活性提高 55.3%~225.7%，N2 处理使 POD 活性提升 67.5%~328.2%，且其增幅随持续时间延长呈先升后降趋势，N3 处理使 POD 活性显著提升 119.7%~189.4%，其增幅随持续时间延长呈下降趋势。在中度胁迫下，N1、N2 和 N3 处理分别显著提升 POD 活性 53.6%~137.3%、97.0%~275.2% 和 131.4%~378.4%，其中胁迫 3 d 时 POD 活性整体最高。随持续时间延长，各施氮处理的 POD 活性均呈先降后升趋势。在重度胁迫下，N1、N2 和 N3 处理分别使得 POD 活性提升 52.5%~89.4%、91.5%~183.6% 和 92.7%~261.7%，其中 N2 处理在胁迫 3 d 后增幅最大，而 N3 处理的 POD 活性随胁迫时间延长增幅逐渐降低(图 3-B~D)。

2.2 结果期黄瓜叶片中可溶性蛋白(SP)含量的变化

在 N0 处理下，与对照温度相比，轻度胁迫未显

著影响黄瓜叶片 SP 含量；中度胁迫 3 d 显著提高 SP 含量 28.6%；而重度胁迫 3 d 显著提高 SP 含量 49.9%。在 N1 处理下，轻度和中度胁迫 3 d 分别使 SP 含量显著增加 11.3% 和 8.4%，但胁迫 9 d 后分别显著下降 40.0% 和 29.4%；重度胁迫 3 d 和 6 d 则分别使 SP 含量显著下降 7.9% 和 30.6%。在 N2 处理下，轻度胁迫使得 SP 含量显著上升 2.5%~5.2%，重度胁迫 3 d 和 6 d 分别显著下降 4.9% 和 17.0%。在 N3 处理下，轻度和中度胁迫 3 d 和 6 d 的 SP 含量分别显著上升 5.6%~10.1% 和 6.0%~6.6%(图 4)。

与 N0 相比，N1 处理下高温胁迫显著提高 SP 含量 30.4%~112.4%(轻度胁迫 9 d 除外)；N2 处理在对照温度、轻度、中度和重度胁迫下分别显著提高 SP 含量 52.4%~134.15%、75.7%~139.7%、90.4%~96.0% 和 33.4%~48.4%；N3 处理在相应温度下分别显著提升 SP 含量 53.8%~126.7%、67.5%~145.9%、87.9%~129.9% 和 37.9%~54.5%(图 4)。

2.3 施氮对高温胁迫下黄瓜干物质分配率和转运量的影响

2.3.1 高温胁迫 9 d 后黄瓜各器官干物质的分配率

如图 5 所示，高温胁迫 9 d 后，不同温度和施氮水平下黄瓜各器官的干物质分配率表现出显著差异。在对照温度、轻度和中度胁迫下，干物质优先

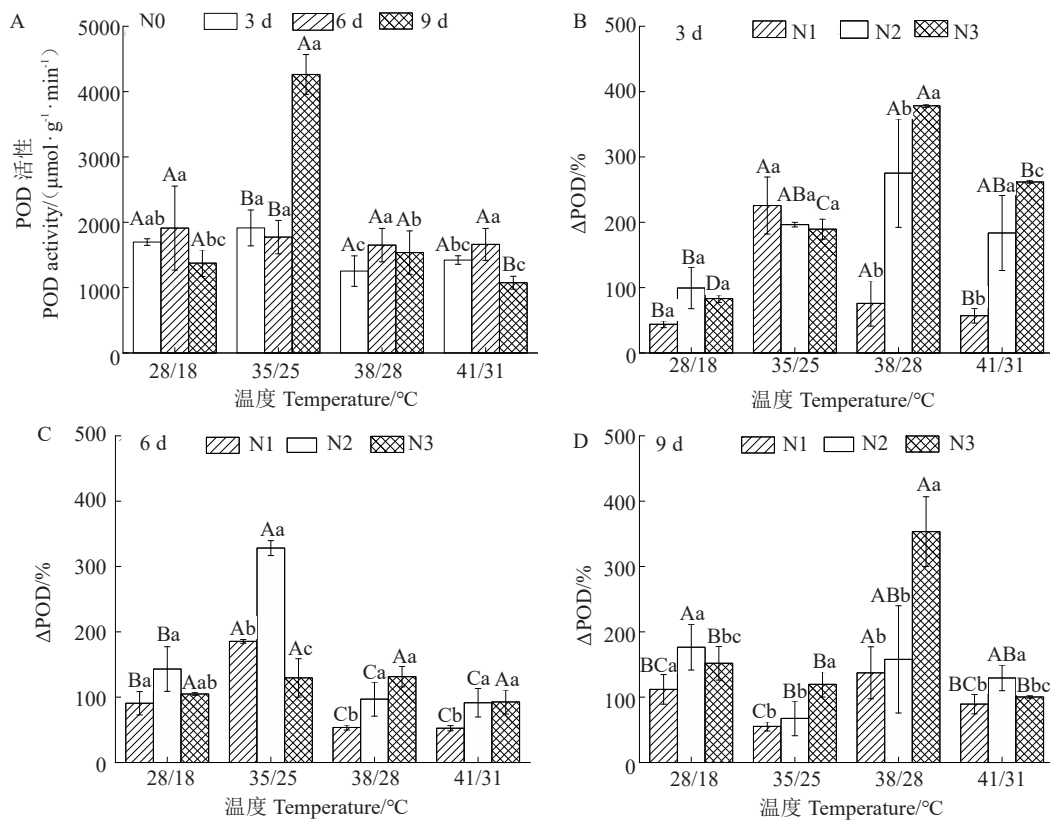


图3 不同施氮处理下高温胁迫对黄瓜叶片中POD活性的影响

Fig. 3 Effects of high temperature stress on POD activity in cucumber leaves under different nitrogen treatments

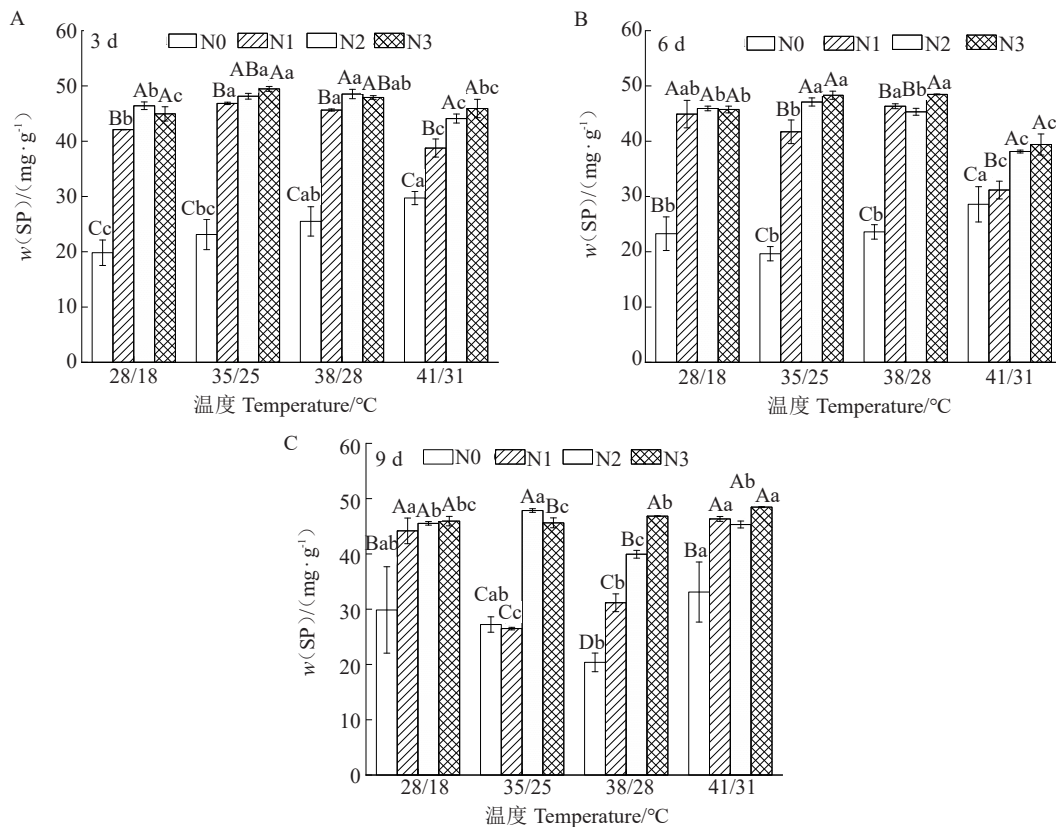
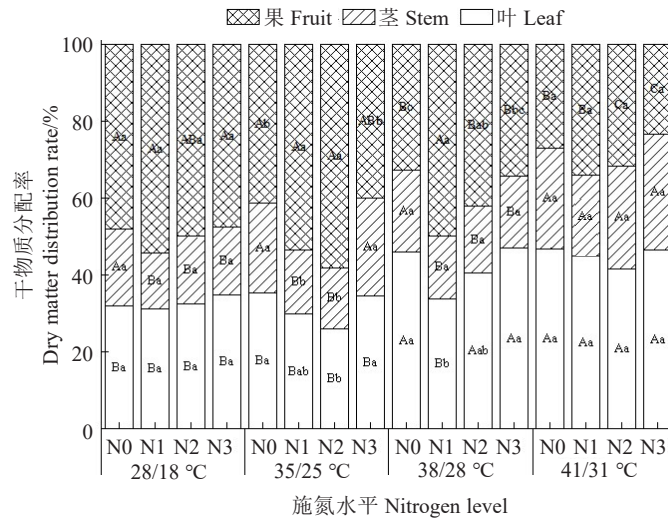


图4 不同施氮处理下高温胁迫对黄瓜叶片中SP含量的影响

Fig. 4 Effects of high temperature stress on SP content in cucumber leaves under various nitrogen application treatments



注:不同小写字母表示同一温度不同施氮水平之间在 0.05 水平差异显著,不同大写字母表示同一施氮水平不同温度胁迫之间在 0.05 水平差异显著。图 6 同。

Note: Different lowercase letters indicate significant difference at 0.05 levels between different nitrogen application levels at the same temperature, while different uppercase letters indicate significant difference at 0.05 levels between different temperature stresses at the same nitrogen application level. The same as figure 6.

图 5 施氮对高温胁迫 9 d 后黄瓜干物质分配率的影响

Fig. 5 Effects of nitrogen application on dry matter distribution rate of cucumber after 9 days of high temperature stress

分配至果实,分配率大小依次为果>叶>茎;而在重度胁迫下,则转为叶>果>茎,表明重度高温胁迫改变了干物质的分配优先路径。

在 N0、N2 和 N3 处理下,轻度胁迫对各器官干物质分配率无明显影响;而中度和重度胁迫则使果实分配率分别下降 7.8%~15.3%和 18.3%~24.1%,叶片分配率分别显著上升 8.0%~14.8%和 9.1%~13.7%;N1 处理仅在重度胁迫下果实分配率显著下降 20.2%,叶片分配率显著上升 13.7%。轻度胁迫下,

N1 和 N2 处理分别显著提高果实分配率 12.3%和 16.9%,并显著降低茎的分配率 6.9%和 7.6%;N3 处理则无显著变化。中度胁迫下,N1 和 N2 处理分别显著提高果实分配率 17.1%和 9.4%,其中 N1 处理显著降低叶片分配率 12.1%。重度胁迫下,各施氮处理间的分配率差异不显著。

2.3.2 高温胁迫 9 d 后黄瓜营养器官干物质的转运量 由图 6 可知,在对照温度和轻度胁迫下,各施氮处理中叶片干物质转运量均高于茎;而在中度和重

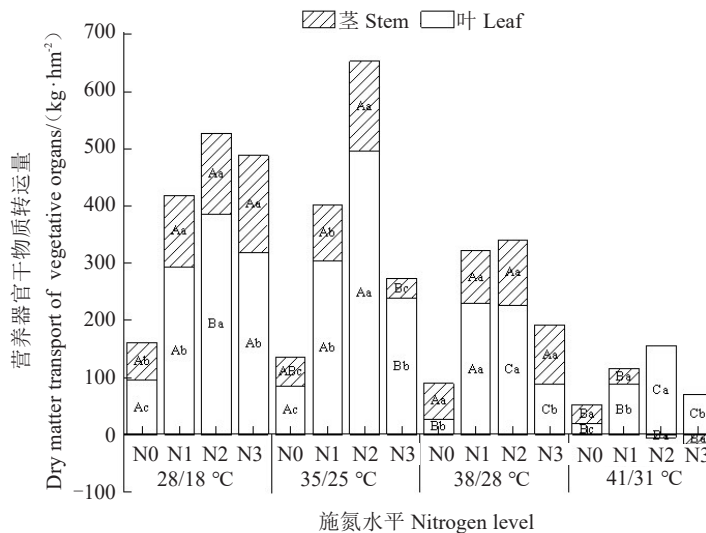


图 6 施氮对高温胁迫 9 d 后黄瓜营养器官干物质转运量的影响

Fig. 6 Effects of nitrogen application on dry matter transport of cucumber vegetative organs after 9 days of high temperature stress

度胁迫下, N0 处理中茎的转运量反高于叶片, N1、N2 和 N3 处理则仍表现为叶片干物质转运量高于茎。

在 N0 处理下, 中度胁迫导致叶片转运量显著下降 70.9%, 重度胁迫下茎和叶片转运量分别显著下降 48.8% 和 79.9%。在 N1 处理下, 仅重度胁迫的茎和叶片转运量分别显著下降 78.0% 和 70.0%; 在 N2 处理下, 轻度胁迫使叶片转运量显著增加 28.5%, 但在中度和重度胁迫下分别显著下降 41.4% 和 59.8%; 重度胁迫下茎转运量下降达 104.0%, 并呈负值; 在 N3 处理下, 除中度胁迫的茎干物质转运量无显著变化外, 其余温度均表现为茎、叶转运量显著下降, 且随温度升高降幅加剧。

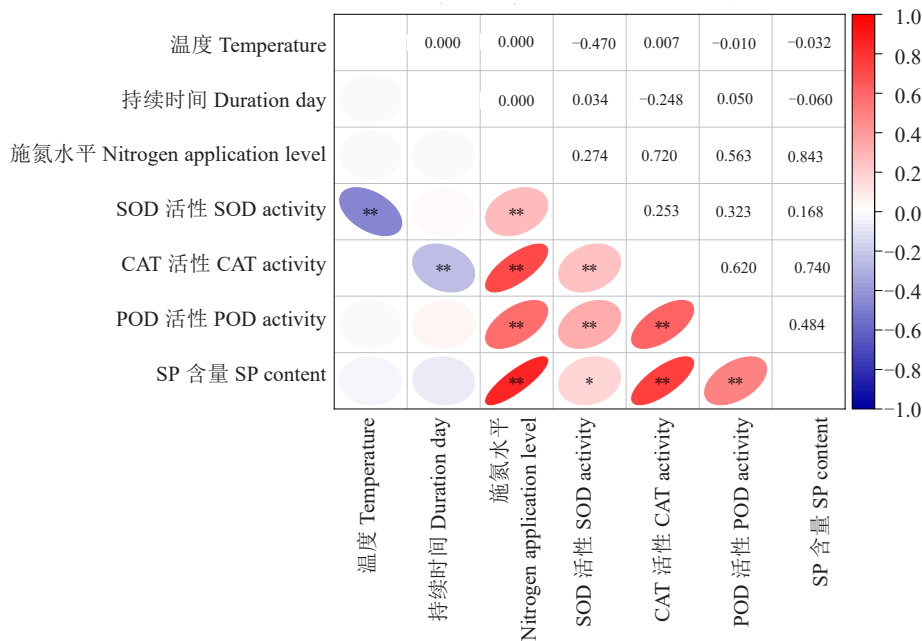
与 N0 相比, 施氮显著提高叶片干物质转运量, 对照温度、轻度、中度和重度胁迫下施氮处理使得干物质转运量分别显著提高 208.4%~306.1%、182.0%~258.8%、219.8%~731.3% 和 268.8%~711.6%, 各个温度下干物质转运量增幅均为 N2 处理最高(除重度胁迫的茎外)。在对照温度下, 施氮显著提高茎的转运量 89.7%~156.9%, 但不同施氮处理间差异不显著; 在轻度胁迫下, N1 和 N2 处理分别显著提高叶的转运量 93.2% 和 206.6%, N3 处理则显著下降 31.8%; 在中度胁迫下, 施氮对茎转运量影响不显著。

2.4 黄瓜叶片抗氧化酶活性以及黄瓜干物质分配和转运的影响因子分析

2.4.1 影响黄瓜叶片中抗氧化酶活性的因素分析 由图 7 可知, 高温持续时间与 CAT 活性存在极显著负相关关系, 而与 SOD 活性、POD 活性以及 SP 含量之间无显著相关关系。温度仅与 SOD 活性存在极显著负相关关系, 但与 CAT 活性、POD 活性及 SP 含量无显著相关关系。施氮量与 SOD、CAT、POD 活性以及 SP 含量间均存在极显著正相关关系。此外, CAT、POD 活性与 SP 含量呈极显著正相关, 表明这些酶活性与可溶性蛋白积累具有协同关系。

方差分析结果(表 1)进一步表明, 胁迫温度与持续时间、胁迫温度与施氮水平之间的交互作用对 SOD、CAT、POD 活性均存在极显著影响; 持续时间与施氮水平的交互作用对 CAT 和 POD 活性及 SP 含量的影响达到极显著水平; 三因素交互作用对 3 种酶活性及 SP 含量的影响均达到极显著水平。

2.4.2 高温胁迫 9 d 后黄瓜叶片抗氧化酶和干物质分配率和转运量的相关分析 由图 8 可知, 高温胁迫 9 d 后, 温度与叶片和茎干物质分配率呈极显著正相关, 而与 SOD 活性、果实干物质分配率、叶片以及茎的干物质转运量呈极显著负相关, 与 CAT 活性呈显著负相关, 但与 POD 活性和 SP 含量无显著相关。施氮水平与 SOD、CAT、POD 活性、SP 含量



注: *表示 $P \leq 0.05$; **表示 $P \leq 0.01$ 。下同。

Note: * indicate $P \leq 0.05$; ** indicate $P \leq 0.01$. The same below.

图 7 影响因子与黄瓜叶片抗氧化酶活性以及可溶性蛋白含量的相关性

Fig. 7 Correlation between influencing factors and antioxidant enzyme activity and soluble protein content in cucumber leaves

表1 黄瓜叶片中抗氧化酶以及可溶性蛋白的影响因子间交互作用的方差分析

Table 1 ANOVA analysis of the interaction between the influence factors of antioxidant enzyme and soluble protein in cucumber leaves

影响因子 Impact factor	SOD 活性 SOD activity	CAT 活性 CAT activity	POD 活性 POD activity	SP 含量 SP content
持续时间×胁迫温度 Duration days × stress temperature	**	**	**	**
持续时间×施氮水平 Duration days × nitrogen application level	*	**	**	**
胁迫温度×施氮水平 Stress temperature × nitrogen application level	**	**	**	**
持续时间×胁迫温度×施氮水平 Duration days × stress temperature × nitrogen application level	**	**	**	**

注:*表示在 0.05 水平差异显著,**表示在 0.01 水平差异极显著。

Note: * indicate significant difference at 0.05 level, ** indicate extremely significant difference at 0.01 level .

以及叶片干物质转运量均呈极显著正相关关系,而与叶片、茎和果实的干物质分配率以及茎干物质转运量无显著相关关系。此外,SOD 和 CAT 活性均与果实干物质分配率、叶片和茎的干物质转运量呈极显著正相关;但 3 种氧化酶活性均与叶片干物质

分配率呈显著或极显著负相关。干物质分配方面,叶片和茎的干物质分配率均与果实干物质分配率及叶片、茎的干物质转运量呈极显著负相关;而果实的干物质分配率与茎、叶的干物质转运量呈极显著正相关。

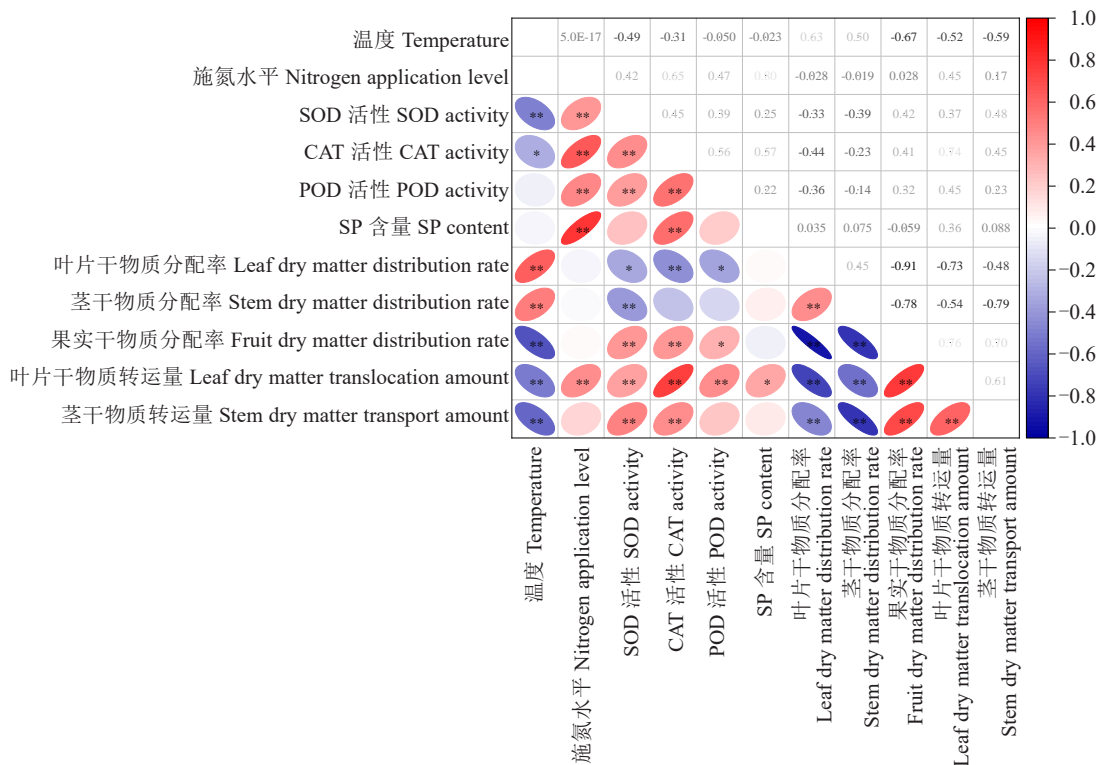


图8 黄瓜叶片抗氧化酶活性以及各器官干物质分配和转运的相关性

Fig. 8 Correlation between antioxidant enzyme activity in cucumber leaves and dry matter distribution and transport in various organs

3 讨论

3.1 高温胁迫对黄瓜抗氧化活性的动态影响

高温是植物面临的重要非生物胁迫之一。在

此条件下,植物体内活性氧(ROS)积累,其中 SOD 是清除 ROS 的首要防线,CAT 则是调节氧化还原状态的关键酶^[22-23]。有研究指出,高温胁迫初期 SOD、CAT 活性升高,随胁迫时间持续而下降^[24],而

余梦奇等^[25]对玉米穗位叶的研究发现,高温胁迫下 SOD、CAT 和 POD 活性均呈下降趋势。本研究结果表明,缺氮黄瓜叶片在短期轻度高温下 SOD 活性显著降低;CAT 活性在轻度胁迫初期下降,中度胁迫时恢复,持续重度胁迫时再次下降。这种早期抑制可能与缺氮阻碍氮代谢、影响酶合成,以及高温导致的膜脂过氧化产物积累进一步抑制酶活性有关^[26-27];此外,POD 活性呈现相反波动,说明不同抗氧化酶对温度的响应存在阈值差异,其分子机制可能与酶蛋白的热稳定性不同有关^[28-30]。

3.2 施氮水平调控黄瓜抗氧化系统的机制

氮素作为植物必需营养元素,可显著影响抗氧化酶活性^[31-32]。可溶性蛋白在维持细胞渗透势与延缓衰老中具有重要作用^[33]。何佩云等^[34]的研究发现,适量增施氮肥可增强 SOD 活性,提升高温下植物的 ROS 清除能力。本研究中度胁迫(38/28 °C)下的结果与该结论一致,在该胁迫条件下,不同施氮处理均显著提高了黄瓜叶片 SOD 活性,其中 N3 处理(320 kg·hm⁻²)提升效果最为明显,且随胁迫时间延长,SOD 活性持续增强。然而,在重度高温胁迫(41/31 °C)持续 9 d 后,N3 处理的 SOD 活性增幅显著降低,表明在极端胁迫下氮素对 SOD 的促进效应减弱,其调节作用具有胁迫强度与时间的依赖性。本研究结果进一步表明,在轻度高温胁迫初期,施氮显著提高 CAT 活性,但该效应随胁迫时间延长和施氮量增加而减弱,说明施氮对 CAT 活性的调控可能存在生理上限^[35]。此外,随施氮水平提高,POD 活性在不同高温处理下均显著上升,与已有研究结果一致^[36];中度胁迫下高氮处理对 SOD 与 POD 活性的增强效应最为明显,说明较高施氮量在一定温度范围内有助于激发更广泛的抗氧化响应^[37]。施氮还显著提高了 SP 含量,适量至高氮处理效果更优,说明氮素可通过增强渗透保护机制功能缓解高温衰老。相关分析显示,施氮量与 SOD、CAT、POD 活性及可溶性蛋白含量均呈显著正相关,其中 CAT 活性对胁迫时长最为敏感。胁迫温度、施氮水平及其交互作用均显著影响 3 种酶活性,表明氮素可通过协同调控抗氧化系统与渗透保护物质整体提升黄瓜在高温胁迫下的生理抗性。

3.3 高温与施氮水平对黄瓜干物质分配及转运的影响

适量氮素可通过优化“源库关系”缓解高温下叶、果比例失衡,提高营养器官向果实的转运效率^[38]。杨婷婷等^[39]研究表明,适量增施氮肥有助于

优化花后逆境中同化物的分配,减轻贮藏物质转移受阻程度,提高花前营养体贮藏物向籽粒的再分配强度。在本研究中,随着高温胁迫程度的加剧,黄瓜干物质的分配模式发生显著改变:轻、中度胁迫下保持果实优先分配,而重度胁迫下转为叶片优先分配。适量施氮可显著提高轻、中度胁迫后果实干物质分配比例,但对重度胁迫无显著促进作用。此外,干物质转运器官随胁迫加重发生转变:轻度胁迫下以叶片输出为主,中、重度胁迫下茎部转运能力超过叶片。在所有处理中,适量施氮(N2)均能最大程度促进干物质向果实转运。这表明极端高温会抑制同化物向果实运输,一旦超过温度阈值,氮素的调控效应即减弱,可能限制产量形成。进一步分析表明,SOD 与 CAT 活性变化显著调控果实干物质分配率与转运量,而施氮水平主要促进叶片干物质转运。这说明氮素与温度的交互作用可能通过调节抗氧化酶系统间接影响干物质在黄瓜体内的积累与分配格局。

3.4 综合分析

先前研究表明,合理施氮有助于维持高温胁迫下作物叶片的正常生理功能,抑制膜脂过氧化,减少产量损失^[40-41];同时,石嘉琦等^[42]研究表明,黄瓜在果实发育高温胁迫下,合理施氮可以显著降低黄瓜叶片的最高荧光(F_m)、最大光化学量子产量(F_v/F_m)、光合性能指数(Plabs)、荧光曲线围成的面积(Area)和醌库容量(Sm),且在轻度、中度和重度胁迫下,施氮量为 236、283 和 177 kg·hm⁻²时分别可获得最大产量。笔者发现,适量施氮(N2, 240 kg·hm⁻²)在轻度高温下显著增强 SOD 与 POD 活性,在中度和重度胁迫下也大幅提高 CAT 活性,并显著促进干物质向果实分配。中度胁迫下,较高施氮量(N3, 320 kg·hm⁻²)对 POD 和 SOD 活性的提升更为明显。但在所有高温处理中,N2 处理的果实干物质转运量始终最高,与最佳产量施氮量范围相符。这表明 N2 与 N3 水平在轻、中度胁迫下能有效增强抗氧化功能并优化同化物分配。然而,在重度高温胁迫下,N3 处理的 SOD 活性增幅显著降低,茎部干物质转运减少,分配模式转为叶片优先,说明极端高温会显著削弱施氮对抗氧化系统及干物质分配的调控效果。

4 结 论

高温胁迫加剧了缺氮条件下黄瓜叶片的氧化损伤,显著抑制 SOD 和 CAT 活性,并降低可溶性蛋

白含量。氮素调控研究表明, N₂ 处理(240 kg hm⁻²) 在轻度(35/25 °C)和轻度(38/28 °C)胁迫下效果最佳, 能显著提高抗氧化酶活性、增加可溶性蛋白含量并促进干物质向果实的分配转运。然而, N₃ 处理(320 kg·hm⁻²) 在重度胁迫(41/31 °C)时调控效果明显。综合分析表明, 240 kg hm⁻² 的施氮量是中、高温胁迫下平衡黄瓜抗逆性与产量形成的最佳选择。

参考文献

- [1] 陈培琴, 郁松林, 詹妍妮, 等. 植物在高温胁迫下的生理研究进展[J]. 中国农学通报, 2006, 22(5): 223-227.
- [2] 孟令波, 秦智伟, 李淑敏, 等. 高温胁迫对黄瓜产量及品质的影响[J]. 中国蔬菜, 2004(5): 5-7.
- [3] HONGAL D A, RAJU D, KUMAR S, et al. Elucidating the role of key physio-biochemical traits and molecular network conferring heat stress tolerance in cucumber[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1128928.
- [4] 孙宪芝. 菊花光合作用对高温胁迫的响应机理研究[D]. 山东泰安: 山东农业大学, 2008.
- [5] 周永海, 杨丽萍, 马荣雪, 等. 外源褪黑素对高温胁迫下甜瓜幼苗抗氧化特性及其相关基因表达的影响[J]. 西北农业学报, 2020, 29(5): 745-751.
- [6] 柏松, 张冰, 林先玉, 等. 基于转录组分析高温胁迫下云南山茶抗氧化酶相关基因变化规律[J]. 西南农业学报, 2023, 36(12): 2598-2605.
- [7] XU L X, HAN L B, HUANG B. Antioxidant enzyme activities and gene expression patterns in leaves of kentucky bluegrass in response to drought and post-drought recovery[J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2011, 136(4): 247-255.
- [8] 王东平. 玉米转录因子 ABP4 在转基因拟南芥抗病和发育中的功能分析[D]. 北京: 中国农业科学院, 2007.
- [9] 张雪, 李强, 余宏军, 等. 氮胁迫对黄瓜幼苗抗氧化酶系统的影响[J]. 农业工程学报, 2016, 32(增刊 2): 142-147.
- [10] 李璇, 岳红, 王升, 等. 影响植物抗氧化酶活性的因素及其研究热点和现状[J]. 中国中药杂志, 2013, 38(7): 973-978.
- [11] GUO L, YANG S Y, TU Z H, et al. An indole-3-acetic acid inhibitor mitigated mild cadmium stress by suppressing peroxide formation in rice seedling roots[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2024, 213: 108823.
- [12] 高榕择, 邹吉祥, 赵丹, 等. 高温胁迫对杨树保护酶活性的影响[J]. 天津农业科学, 2016, 22(3): 8-10.
- [13] 常翠芳, 郭丽娟, 于宏, 等. 四个长阶花品种叶片对高温胁迫形态及生理响应[J]. 北方园艺, 2024(11): 56-63.
- [14] 李志刚, 赵雅琦, 王灿, 等. 胡椒幼苗响应土壤高温胁迫的生理机制[J]. 热带农业科学, 2024, 44(11): 7-13.
- [15] 高春华, 冯波, 曹芳, 等. 施氮量对花后高温胁迫后小麦同化物积累、转运及产量的影响[J]. 中国农业科学, 2020, 53(21): 4365-4375.
- [16] WANG X L, TANG D M, HUANG D F. Proteomic analysis of pakchoi leaves and roots under glycine - nitrogen conditions[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2014, 75: 96-104.
- [17] 王瑞, 李向岭, 郭栋, 等. 增施氮肥对夏玉米花后高温胁迫下籽粒碳氮代谢的影响[J]. 作物学报, 2023, 49(12): 3342-3351.
- [18] XU Y, XU R, LI S H, et al. The mechanism of melatonin promotion on cucumber seedling growth at different nitrogen levels[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2024, 206: 108263.
- [19] 张军, 胡川, 周起晖, 等. 减氮及有机肥替代对旱地冬小麦干物质积累、转运、分配和产量的影响[J]. 作物学报, 2025, 51(1): 207-220.
- [20] 王三根. 植物生理学实验教程[M]. 北京: 科学出版社, 2017.
- [21] 石嘉琦. 高温胁迫下施氮对黄瓜叶片叶绿素荧光特性及其氮素转运的影响[D]. 南京: 南京信息工程大学, 2022.
- [22] GILL S S, TUTEJA N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2010, 48(12): 909-930.
- [23] SU Y C, GUO J L, LING H, et al. Isolation of a novel peroxisomal catalase gene from sugarcane, which is responsive to biotic and abiotic stresses[J]. *PLoS One*, 2014, 9(1): e84426.
- [24] 刘建芳, 周瑞莲, 赵梅, 等. 氮肥、钙肥和盐处理在冬小麦融冻胁迫适应中的生理调控作用[J]. 生态学报, 2011, 31(23): 176-184.
- [25] 余梦奇, 路梦莉, 张雅婷, 等. 灌浆期高温对玉米叶片光合特性及抗氧化酶活性的影响[J]. 中国农业气象, 2023, 44(7): 599-610.
- [26] 刘晓慧, 尚静, 朱宗文, 等. 高温胁迫对丝瓜幼苗抗氧化酶活性及基因表达的影响[J]. 分子植物育种, 2020, 18(24): 7989-7996.
- [27] 生利霞, 冯立国, 束怀瑞. 氮对低氧胁迫下樱桃根系抗氧化酶活性及线粒体功能的影响[J]. 园艺学报, 2009, 36(11): 1575-1580.
- [28] 蔡丰乐. 施氮量对高温胁迫下玉米光合特性和籽粒发育的调控效应[D]. 郑州: 河南农业大学, 2022.
- [29] 袁祖丽, 吴中红. 镉胁迫对烟草根抗氧化能力和激素含量的影响[J]. 生态学报, 2010, 30(15): 4109-4118.
- [30] 孙宁宇, 于康珂, 詹静, 等. 不同成熟度玉米叶片抗氧化生理对高温胁迫的响应[J]. 玉米科学, 2017, 25(5): 77-84.
- [31] FU J M, HUANG B R. Effects of foliar application of nutrients on heat tolerance of creeping bentgrass[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2003, 26(1): 81-96.
- [32] WANG Z, WANG S, BIAN T, et al. Effects of nitrogen addition on soil microbial functional diversity and extracellular enzyme activities in greenhouse cucumber cultivation[J]. *Agriculture*, 2022, 12(9): 1366.
- [33] FANG S, YANG H Y, WEI G W, et al. Potassium application enhances drought tolerance in sesame by mitigating oxidative damage and regulating osmotic adjustment[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 1096606.
- [34] 何佩云, 龙梦千, 冯洁, 等. 苦荞不同施氮量对干旱胁迫的响应[J]. 福建农业学报, 2021, 36(8): 892-898.
- [35] 张迪, 孙婷, 王冀川, 等. 不同水氮组合对滴灌冬小麦叶片保护性酶活性及产量的影响[J]. 新疆农业科学, 2018, 55(10): 1775-1785.
- [36] 孙小妹, 张涛, 陈年来, 等. 土壤水分和氮素对春小麦叶片抗氧化系统的影响[J]. 干旱区研究, 2011, 28(2): 205-214.
- [37] 张燕, 王红兰, 蒋舜媛, 等. 不同氮浓度对羌活幼苗生长及抗氧化酶系统的效应[J]. 中国实验方剂学杂志, 2018, 24(7): 38-44.
- [38] 陈年来. 作物库源关系研究进展[J]. 甘肃农业大学学报, 2019, 54(1): 1-10.
- [39] 杨婷婷, 李婧, 张瑞连, 等. 施氮量对花后弱光胁迫下软质小麦氮素积累、转运及产量品质的影响[J]. 华北农学报, 2025, 40(4): 136-145.
- [40] 蔡丰乐, 马昕, 王帅丽, 等. 氮素对高温胁迫下玉米籽粒发育的调控效应[J]. 华北农学报, 2022, 37(3): 119-127.
- [41] 苏明, 李翻过, 洪自强, 等. 施氮缓解旱地马铃薯花后高温早衰的抗氧化特性研究[J]. 中国农业科学, 2025, 58(4): 660-675.
- [42] 石嘉琦, 刘宇庆, 王艳玲, 等. 施氮对高温胁迫下黄瓜果期荧光特性的影响[J]. 华北农学报, 2022, 37(2): 84-95.