植物营养与肥料学报 2013,19(1):182-190
Plant Nutrition and Fertilizer Science doi: 10.11674/zwyf.2013.0122

土壤紧实胁迫对黄瓜碳水化合物代谢的影响

王德玉,孙 艳*,郑俊骞,赵 娜,王丽英
(西北农林科技大学园艺学院,陕西杨凌 712100)

摘要: 用容重分别为 1.25 g/cm^3(疏松土壤,即对照)和 1.55 g/cm^3(紧实土壤)的土壤进行盆栽试验,研究了土壤紧实胁迫对"津春4号"黄瓜(*Cucumis sativus* L.)不同生育期叶片和根系碳水化合物代谢的影响,以探讨土壤紧实胁迫对黄瓜生长产生影响的机理。结果表明,在土壤紧实胁迫条件下,黄瓜不同生育期叶片的净光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)和蒸腾速率(Tr)均显著下降,胞间 CO_2 浓度(Ci)显著升高,光合作用受到抑制;叶片中蔗糖磷酸合成酶(SPS)活性显著降低,蔗糖合成酶(SS)、酸性转化酶(AI)和中性转化酶(NI)活性显著增强,蔗糖、葡萄糖、果糖和淀粉含量显著增加,蔗糖的合成与输出受到抑制;不同生育期根系 SPS、AI 和 NI 活性显著下降,而 SS 活性显著增强,蔗糖、葡萄糖和果糖含量显著增加,淀粉含量基本不变。这表明,土壤紧实胁迫抑制了黄瓜叶片中同化物的合成和输出,降低了碳水化合物向根系中的输入,阻碍了根系对碳水化合物的利用,使植株矮小,产量下降。

关键词: 黄瓜;土壤紧实胁迫;碳水化合物代谢;产量
中图分类号: S642.2.60;S152.5 **文献标识码:** A **文章编号:** 1008-505X(2013)01-0182-09

Effects of soil compaction stress on carbohydrate metabolism of cucumber

WANG De-yu, SUN Yan*, ZHENG Jun-xian, ZHAO Na, WANG Li-ying
(*College of Horticulture, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China*)

Abstract: In this work, Soils with 1.25 g/cm^3 (loose soil, CK) and 1.55 g/cm^3 (compacted soil) bulk density were experimented on growing cucumber (*Cucumis sativus* L.) plants in pots. Effects of soil compaction stress on carbohydrate metabolism of leaves and roots of cucumber cultivar, Jinchun 4, at different growth and development stages were studied for discussing influence mechanism of soil compaction stress on cucumber growth. The results show that under the soil compaction stress, the net photosynthetic rate (Pn), stomatal conductance (Gs) and transpiration rate (Tr) of cucumber leaves are decreased significantly, while the intercellular CO_2 concentration (Ci) is increased markedly at different growth and development stages. Thereby, photosynthesis is hampered. The activity of sucrose phosphate synthase (SPS) of cucumber leaves is decreased significantly, while the sucrose synthase (SS), acid invertase (AI) and alkaline invertase (NI) activities are promoted remarkably in the compacted soil treatment. Furthermore, the contents of sucrose, glucose, fructose and starch are also increased markedly, and the synthesis and export of sucrose in leaves are restrained. In roots, the activities of SPS, AI and NI are decreased significantly, while the SS activity is obviously promoted. Moreover, the contents of sucrose, glucose and fructose are also increased strikingly, while the starch content is almost constant. These results indicate that under the soil compaction stress, the synthesis and export of photosynthate of source leaves are remarkably constrained, meanwhile, the import and utilization of carbohydrate of roots are reduced. As a result, the inhibition for plant growth and yield formation occur.

Key words: cucumber; soil compaction stress; carbohydrate metabolism; yield

---

收稿日期: 2012-07-10 **接受日期:** 2012-09-01
基金项目: 国家自然科学基金项目(40971179)资助。
作者简介: 王德玉(1987—),女,山东潍坊人,硕士研究生,主要从事蔬菜生理生态研究。E-mail: wangdeyu-200786@163.com
* 通信作者 E-mail: sunyanma64@sina.com

土壤紧实是干旱半干旱地区土壤及设施土壤常见的一种现象，它已成为影响作物生长发育的障碍因子之一。土壤干旱、大型农业机具的碾压、大量施用化学肥料及有机肥施用量的减少等因素使干旱半干旱地区土壤紧实板结。长期连续过量施用化学肥料、种植单一作物且种植指数高、人工作业时的频繁踩踏及频繁灌水等因素导致设施土壤结构性变差、紧实程度和板结程度加强[1]。土壤紧实板结不仅会影响土壤的孔隙结构及透气性[2]，还会影响植物的生长发育及其相关的生理代谢。

黄瓜（*Cucumis sativus* L.）是露地栽培及设施栽培的主要蔬菜，根系较浅，主要分布在 0—20 cm 的土层中，对土壤松紧程度的反应较为敏感。当土壤的疏松程度适宜时，黄瓜根系及植株的生长迅速，根冠比适宜，营养生长和生殖生长协调，产量高，品质优良[3]。当土壤过于紧实时，会产生胁迫现象，使黄瓜根系的伸长生长受阻，根系活力下降，致使植株发育提早，衰老提前，产量降低，品质变差[4]。

作物的生长发育、产量的形成及品质与光合作用及其产物的代谢密切相关。研究已证实，土壤紧实胁迫可降低玉米叶片碳素的同化率[5]，降低黄瓜[6]和平邑甜茶 PSⅡ的潜在活性、反应中心内部光能转换效率、过剩光能热耗散及电子传递速率[7]，降低黄瓜[6]等作物的光合速率，增加玉米植株内碳素以根系分泌物的形式向土壤中的输入量，造成植株内碳素的流失[5]。关于土壤紧实胁迫对植物碳水化合物代谢及运转的影响缺乏研究。因此，本试验对土壤紧实胁迫条件下不同生育时期黄瓜植株中碳水化合物含量及相关酶活性进行了研究，以探讨土壤紧实胁迫对黄瓜生长发育产生损害的机理，为黄瓜的优质高效栽培管理提供依据，为干旱半干旱地区土壤及设施土壤的可持续利用提供参考。

1　材料与方法

1.1　试验设计

试验于 2011 年在西北农林科技大学园艺试验场进行。供试材料为“津春 4 号”黄瓜品种。盆栽用土取自试验地的表土（塿土），有机质含量 9.76 g/kg，全氮 1.24 g/kg，速效钾 179.15 mg/kg，速效磷 50.00 mg/kg，物理性粘粒含量 460.00 g/kg。土壤经风干后过 5 mm 筛，含水量为 4.02%，混施尿素 0.484 g/kg，过磷酸钙（含 P_2O_5 16%）0.646 g/kg。土壤紧实度用容重表示，设置 2 个处理，分别为 1.25 g/cm^3（疏松土壤，LS）和 1.55 g/cm^3（紧实土壤，CS）。根据土壤紧实程度要求、盆钵体积及土壤含水量计算出每个处理中所需装入的土壤重量，2 个处理盆钵装土分别为 8.16 kg 和 10.12 kg（装盆过程中必要时用木夯锤击）。试验用盆钵大小为 21 ×24.5 cm，每盆装土至盆沿 4.5 cm 处。每盆栽种黄瓜 1 株，各处理 40 次重复，完全随机排列，置盆钵于防雨棚内。

试验期间，用称重法补水使土壤的相对含水量保持在 80%～100% 之间。其他管理措施一致，与田间管理相同。

1.2　样品采集

在黄瓜初花期（FL）、初瓜期（FR）、盛瓜初期（FP）、盛瓜中期（MP）和盛瓜末期（LP）分别取各处理 6 盆，其中 3 盆用于测量黄瓜的株高（子叶至生长点的高度）、茎粗（子叶节以上 2 cm 处的直径）、整株叶面积（以长度大于 3 cm 的叶片计）和叶数（以长度大于 3 cm 的叶片计）。将植株地上部与地下部分开，盆土及根系装入尼龙网袋中，用流水冲洗干净，擦干表面水分，用于测量地上部和根系的生物量。各时期各处理的另外 3 盆用于相应时期功能叶（植株从上到下 1/3 处的叶片）光合速率的测定及功能叶和根系样品的采集。离体叶片和根系（去除木质化部分）立即用液氮速冻后置于 −80℃ 冰箱中保存，用于碳水化合物含量和酶活性的测定。

1.3　测定项目及方法

地上部和根系置于烘箱中 105℃ 杀青 15 min，然后 70℃ 烘至恒重，称干量，对分次采收的果实以及日常管理中每次摘除的侧枝均按单株测量干重，换算加入地上部干重中，进而求得各生育期每株地上部的累积干重（g）。光合速率测定用 Li-6400 光合仪，叶面积测定用 Li-3000 叶面积仪。

蔗糖磷酸合成酶（SPS）的测定参照 Vu 等[8]的方法，蔗糖合成酶（SS）的活性测定参照 Dong 等[9]的方法。酸性转化酶（AI）和中性转化酶（NI）活性的测定参照 Rosales 等[10]的方法。

蔗糖、果糖和葡萄糖含量的提取参照 Rosa 等[11]的方法：称取 0.5 g 叶片或根系，用 80% 乙醇提取蔗糖、果糖和葡萄糖，3 次重复。提取液中糖含量用高效液相色谱（HPLC）测定，色谱条件为：Sugar-Pak Ⅰ（Waters，part WAT085188），流动相为 50 mg/L 乙二胺四乙酸钠盐（Sigma，Part62 −33 −9），柱温 40℃，流速为 0.5 mL/min，2414 示差折光（RI）检测器，Waters Millennium 软件控制及数据处理。

淀粉含量的测定采用高俊凤[12]的方法。

1.4 数据处理

采用SAS/Win(v8)统计软件进行t测验和相关分析,用Mcrosoft Excel 2003软件作图,图表数据均为各次重复的平均值。

2 结果与分析

2.1 土壤紧实胁迫对黄瓜叶片碳水化合物代谢的影响

2.1.1 叶片光合速率 由图1可以看出,无论是在疏松土壤中还是在紧实土壤中,随着黄瓜植株的逐渐生长,从初花期(FL)、初瓜期(FR)、盛瓜初期(FP)到盛瓜中期(MP)叶片的净光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)、胞间CO_2浓度(Ci)和蒸腾速率(Tr)持续增加。随着植株的逐渐衰老,到盛瓜末期(LP),Pn、Tr、Gs迅速下降,而Ci仍持续增加。

对疏松土壤中和紧实土壤中黄瓜植株的光合特性进行比较,发现土壤紧实胁迫可显著($P<0.05$)降低黄瓜叶片的Pn、Gs和Tr,增加Ci。初花期、初瓜期、盛瓜初期、盛瓜中期和盛瓜末期Pn降幅分别为17.41%、9.50%、10.02%、15.21%和16.05%;Gs降幅分别为12.59%、20.31%、19.70%、16.60%和51.71%;Tr降幅分别为19.58%、11.67%、15.45%、15.05%和43.37%;Ci的增幅分别为16.81%、17.23%、16.12%、17.44%和15.74%。土壤紧实胁迫所造成的黄瓜叶片光合作用的减弱表明黄瓜叶片对碳素的同化能力减弱。

2.1.2 叶片SPS、SS、AI和NI活性 蔗糖和淀粉是高等绿色植物光合作用的重要产物,多数植物以蔗糖形式为库器官提供碳和能量,淀粉是高等植物主要的贮藏碳水化合物。植物体内蔗糖磷酸合成酶(SPS)是蔗糖合成途径中的重要调节酶,催化尿苷二磷酸葡萄糖(UDPG)和果糖-6-磷酸生成蔗糖-6-磷酸,然后再经蔗糖磷酸磷酸酯酶水解形成蔗糖。蔗糖降解主要由蔗糖合成酶(SS)和转化酶(INV)催化,INV根据催化反应最适pH的不同又分为酸性转化酶(AI,最适pH 4.0~5.5)和中性转化酶(NI,最适pH 7.0~8.0),SS催化蔗糖和尿苷二磷酸(UDP)分解生成UDPG和果糖,转化酶催化蔗糖水解为果糖和葡萄糖,葡萄糖和果糖经磷酸化后进入糖酵解途径或者用于合成蔗糖和淀粉,UDPG还可用于合成纤维素和胼胝质。

在黄瓜的生育期内,参与蔗糖合成、分解及转化的4种酶——蔗糖磷酸合成酶(SPS)、蔗糖合成酶(SS)、酸性转化酶(AI)和中性转化酶(NI)活性的

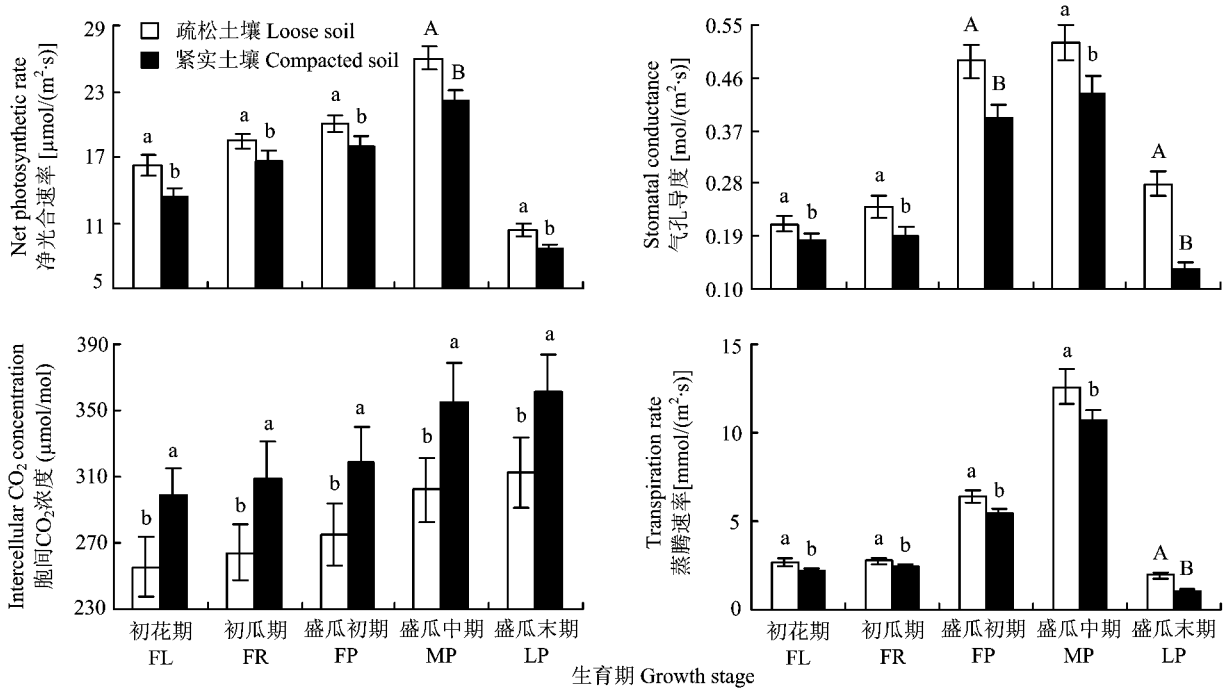

图1 土壤紧实胁迫对黄瓜叶片光合作用的影响

Fig.1 Effects of the soil compaction stress on photosynthesis of cucumber leaves

[注(Note):FL—Initial flowering stage; FR—Initial fruiting stage; FP—First stage of picking; MP—Middle stage of picking; LP—Later stage of picking. 小写字母(或大写字母)表示同一生育期内处理间差异达5%(或1%)显著水平 Different lowercase letters (or capital letters) indicate significant differences at the 0.05 (or 0.01) level between treatments at the same growth and development stage.]

变化趋势与 Pn、Gs 和 Tr 基本一致(图 2)。

土壤紧实胁迫条件下，黄瓜叶片中 SPS 受到抑制，活性显著($P<0.05$)降低，蔗糖的合成和输出受到抑制，在初花期、初瓜期、盛瓜初期、盛瓜中期和盛瓜末期，SPS 活性分别降低 21.59%、32.12%、34.89%、23.59% 和 25.75%。而 SS、AI 和 NI 活性则显著($P<0.05$)增强，除 SS 在初花期与疏松土壤差异不显著外，活性大幅增强，蔗糖分解过程加强，各生育期 SS 活性分别提高 13.40%、16.33%、13.25%、10.31% 和 17.75%；AI 活性分别提高 21.03%、21.17%、17.21%、15.28% 和 17.99%；NI 活性分别提高 39.03%、39.11%、39.68%、25.02% 和 32.52%。

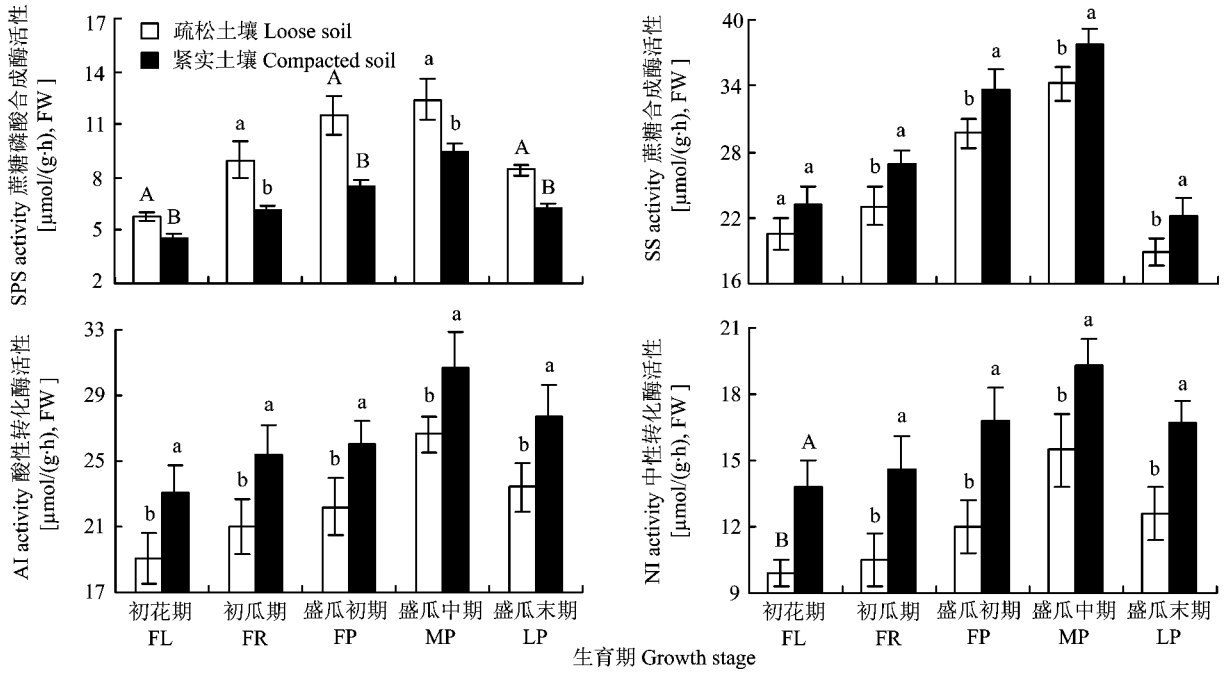

图 2　土壤紧实胁迫对黄瓜叶片 SPS、SS、AI 和 NI 活性的影响

Fig. 2　Effects of the soil compaction stress on SPS, SS, AI and NI activities of cucumber leaves

[注(Note)：FL—Initial flowering stage; FR—Initial fruiting stage; FP—First stage of picking; MP—Middle stage of picking; LP—Later stage of picking. 小写字母(或大写字母)表示同一生育期内处理间差异达 5%(或 1%)显著水平 Different lowercase letters (or capital letters) indicate significant differences at the 0.05 (or 0.01) level between treatments at the same growth and development stage.]

2.1.3 叶片蔗糖、葡萄糖、果糖和淀粉含量　植物体内的非结构性碳水化合物主要有蔗糖、葡萄糖、果糖和淀粉等 4 种，是参与生命代谢的重要物质。在黄瓜的生育期内，4 种碳水化合物含量的变化趋势与 SS、AI、NI 活性变化相似(图 3)。

土壤紧实胁迫条件下，黄瓜叶片中 4 种碳水化合物积累，含量显著($P<0.05$)升高。在初花期、初瓜期、盛瓜初期、盛瓜中期和盛瓜末期，蔗糖分别增加 35.76%、30.85%、26.04%、13.48% 和 6.70%；葡萄糖分别增加 78.02%、75.79%、34.06%、103.97% 和 87.64%；果糖分别增加 30.97%、43.77%、16.00%、60.07% 和 20.53%；淀粉分别增加 19.25%、50.78%、62.39%、36.59% 和 94.52%。蔗糖和淀粉积累，说明其转化受到抑制；葡萄糖和果糖积累，说明其运转受阻。

在黄瓜的生育期内，叶片 AI 和 NI 活性与葡萄糖、果糖和淀粉含量的变化趋势相似。相关分析发现，两个处理中，AI 活性与葡萄糖含量之间均呈显著的正相关关系，疏松土壤与紧实土壤中的相关系数分别为 0.910 和 0.977($n=5$, $v=3$, $r_{0.05}=0.878$, $r_{0.01}=0.959$)；与果糖含量之间均呈显著的正相关关系，疏松土壤与紧实土壤中的相关系数分别为 0.880 和 0.893($n=5$, $v=3$, $r_{0.05}=0.878$)；与淀粉含量之间均呈显著的正相关关系，疏松土壤与紧实土壤中的相关系数分别为 0.924 和 0.995($n=5$, $v=3$, $r_{0.05}=0.878$, $r_{0.01}=0.959$)。NI 活性与葡萄糖含量之间均呈显著的正相关关系，疏松土壤与

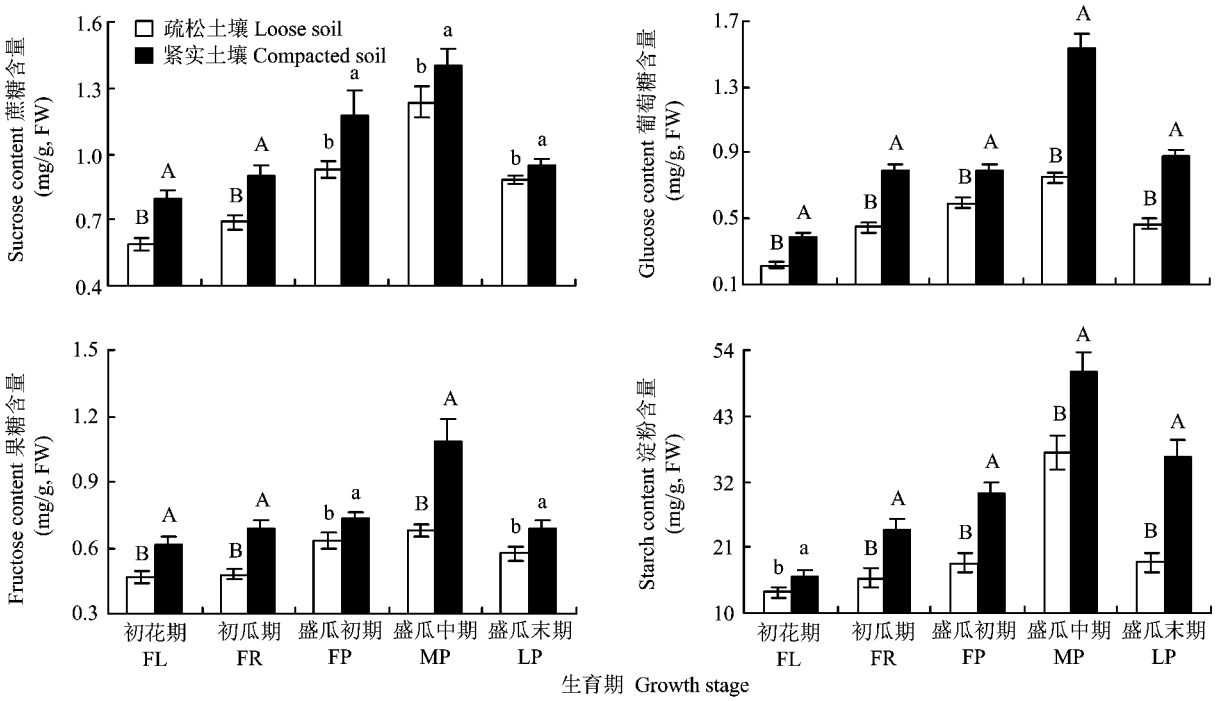

图3 土壤紧实胁迫对黄瓜叶片蔗糖、葡萄糖、果糖和淀粉含量的影响

Fig. 3 Effects of the soil compaction stress on sucrose, glucose, fructose and starch contents of cucumber leaves

[注(Note): FL—Initial flowering stage; FR—Initial fruiting stage; FP—First stage of picking; MP—Middle stage of picking; LP—Later stage of picking. 小写字母(或大写字母)表示同一生育期内处理间差异达5%(或1%)显著水平 Different lowercase letters (or capital letters) indicate significant differences at the 0.05 (or 0.01) level between treatments at the same growth and development stage.]

紧实土壤中的相关系数分别为0.891和0.934($n=5$, $v=3$, $r_{0.05}=0.878$);与果糖含量之间均呈显著的正相关关系,疏松土壤与紧实土壤中的相关系数分别为0.908和0.894($n=5$, $v=3$, $r_{0.05}=0.878$);与淀粉含量之间均呈显著的正相关关系,疏松土壤与紧实土壤中的相关系数分别为0.952和0.977($n=5$, $v=3$, $r_{0.05}=0.878$, $r_{0.01}=0.959$)。这表明,叶片蔗糖转化酶活性与葡萄糖和果糖含量密切相关,转化酶活性的增强促进了葡萄糖和果糖的形成,也为淀粉的合成提供了充足的原料,促进了淀粉合成。

2.2 土壤紧实胁迫对黄瓜根系碳水化合物代谢的影响

2.2.1 根系SPS、SS、AI和NI活性 由图4可以看出,黄瓜根系中SPS、SS、AI和NI活性在各生育期的变化趋势与叶片相同。当黄瓜根系受到土壤紧实胁迫后,其中SPS、AI和NI活性受到显著($P<0.05$)抑制,除NI在初花期与疏松土壤差异不显著外,活性大幅降低,蔗糖的合成和依赖转化酶途径的分解受到抑制。在初花期、初瓜期、盛瓜初期、盛瓜中期和盛瓜末期,SPS活性分别降低11.97%、19.85%、15.51%、19.91%和14.31%;AI活性分别降低11.70%、13.54%、11.79%、10.65%和11.46%;NI活性分别降低9.90%、11.03%、16.57%、17.61%和11.22%。而SS活性显著增强,蔗糖依赖SS途径的分解受到促进,SS活性在各生育期分别提高15.53%、20.40%、11.01%、10.10%和12.40%。

2.2.2 根系蔗糖、葡萄糖、果糖和淀粉含量 在生育期内,黄瓜根系中葡萄糖、果糖和淀粉含量的变化趋势与叶片一致(图5),而蔗糖含量的变化趋势与叶片完全相反,即随着黄瓜植株的生长,蔗糖含量逐渐降低,到盛瓜中期值达最低,之后又有所增加。土壤紧实胁迫条件下,黄瓜根系中可溶性碳水化合物积累,蔗糖、葡萄糖和果糖含量显著($P<0.05$)升高,在初花期、初瓜期、盛瓜初期、盛瓜中期和盛瓜末期,蔗糖含量增幅分别为164.96%、86.05%、58.59%、22.27%和208.77%;葡萄糖含量增幅分别为81.86%、22.44%、20.78%、71.55%和77.34%;果糖含量增幅分别为151.23%、127.76%、47.79%、63.75%和39.39%。而淀粉含量略有降低,但降幅不显著。

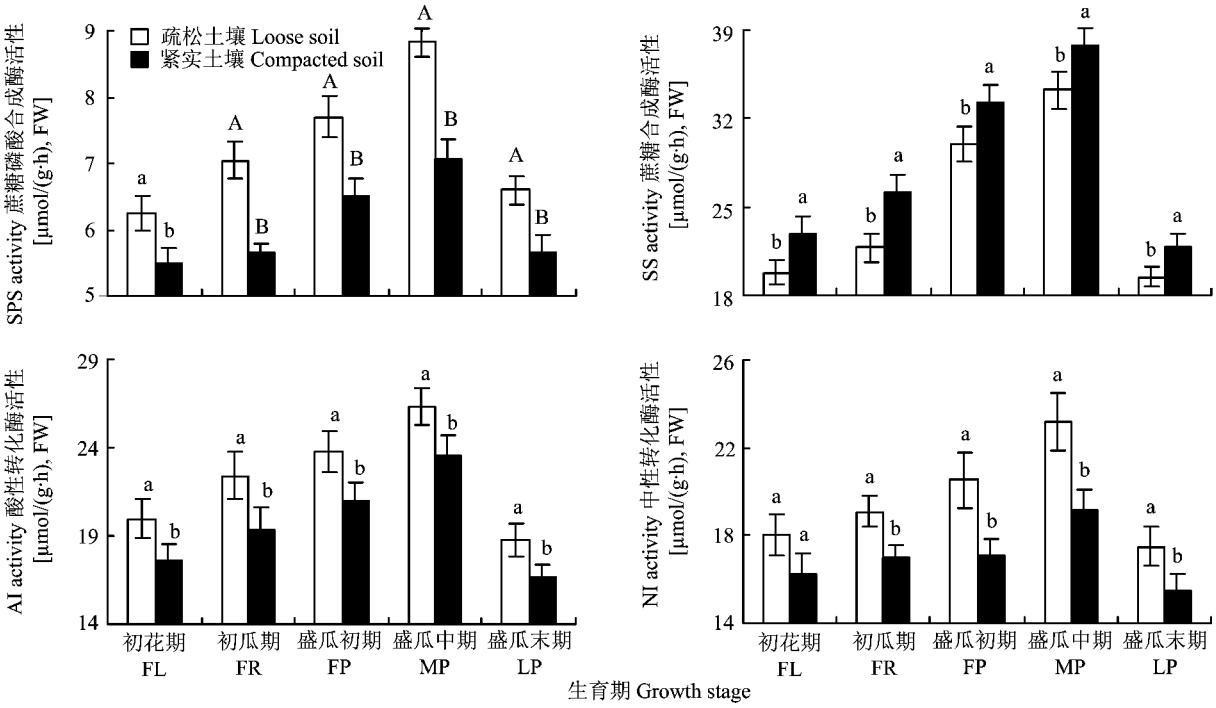

图 4　土壤紧实胁迫对黄瓜根系 SPS、SS、AI 和 NI 活性的影响

Fig. 4　Effects of the soil compaction stress on SPS, SS, AI and NI activities of cucumber roots

[注(Note)：FL—Initial flowering stage; FR—Initial fruiting stage; FP—First stage of picking; MP—Middle stage of picking; LP—Later stage of picking. 小写字母(或大写字母)表示同一生育期内处理间差异达 5%(或 1%)显著水平 Different lowercase letters (or capital letters) indicate significant differences at the 0.05 (or 0.01) level between treatments at the same growth and development stage.]

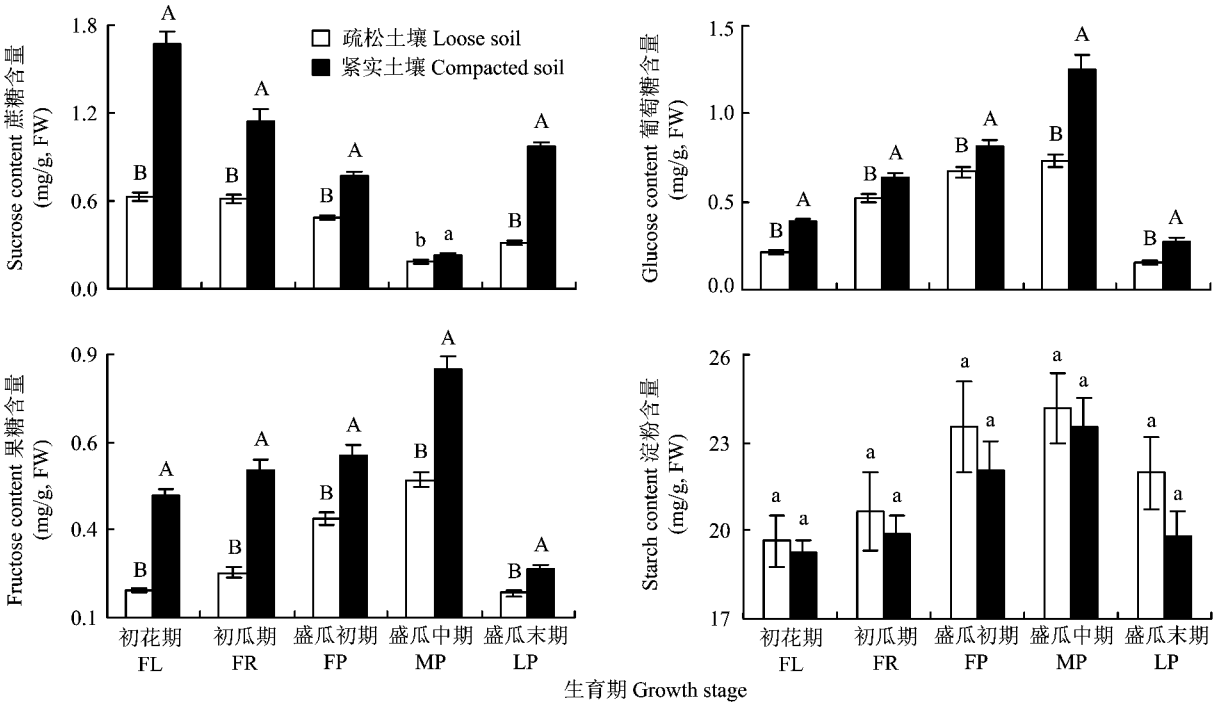

图 5　土壤紧实胁迫对黄瓜根系蔗糖、葡萄糖、果糖和淀粉含量的影响

Fig. 5　Effects of the soil compaction stress on sucrose, glucose, fructose and starch contents of cucumber roots

[注(Note)：FL—Initial flowering stage; FR—Initial fruiting stage; FP—First stage of picking; MP—Middle stage of picking; LP—Later stage of picking. 小写字母(或大写字母)表示同一生育期内处理间差异达 5%(或 1%)显著水平 Different lowercase letters (or capital letters) indicate significant differences at the 0.05 (or 0.01) level between treatments at the same growth and development stage.]

2.3 土壤紧实胁迫对黄瓜植株生长及产量的影响

在土壤紧实胁迫条件下,黄瓜叶片对碳素的同化作用受到抑制,同化产物的输出和运转受阻,使得黄瓜秧苗矮小、茎秆纤细、叶少叶小、根系小,植株发育提早、结瓜提前、初瓜期产量高,植株提早衰老,总产量下降(表1)。

表1 土壤紧实胁迫对黄瓜植株生长的影响

Table 1 Effect of the soil compaction stress on plant growth of cucumber

生育期 Growth stage	处理 Treat.	株高 Height (cm)	茎粗 Stem diameter (mm)	叶面积 Leaf area (cm^2/plant)	叶数 Leaf number (No./plant)	地上部干重 Shoot dry weight (g/plant)	根系干重 Root dry weight (g/plant)	根冠比 Root/shoot ratio	经济产量 Economic yield (g/plant)
初花期	LS	54.13 A	7.36 a	875.96 A	6.75 a	6.25 A	0.481 A	0.077 a	—
FL	CS	35.52 B	6.68 b	579.08 B	5.75 b	4.31 B	0.306 B	0.071 b	—
初瓜期	LS	122.94 A	9.14 A	3137.04 A	14.75 A	20.93 a	0.749 A	0.036 a	100.67 b
FR	CS	83.27 B	7.64 B	1582.95 B	11.00 B	18.03 b	0.611 B	0.033 b	112.00 a
盛瓜初期	LS	174.41 A	9.66 A	4326.30 A	21.00 A	44.93 A	1.418 A	0.033 a	253.00 A
FP	CS	124.78 B	8.22 B	2558.13 B	16.25 B	31.44 B	0.914 B	0.029 b	167.33 B
盛瓜中期	LS	198.70 A	10.24 a	5019.17 A	25.00 A	76.34 A	2.341 A	0.031 a	513.00 A
MP	CS	152.40 B	9.21 b	3806.00 B	20.00 B	56.11 B	1.579 B	0.028 b	378.33 B
盛瓜末期	LS	215.08 A	10.70 A	5916.64 A	28.75 A	86.11 A	2.402 A	0.029 a	157.33 A
LP	CS	163.55 B	9.49 B	4408.07 B	23.25 B	59.39 B	1.601 B	0.026 b	75.00 B

注(Note): LS—疏松土壤 Loose soil; CS—紧实土壤 Compacted soil; FL—Initial flowering stage; FR—Initial fruiting stage; FP—First stage of picking; MP—Middle stage of picking; LP—Later stage of picking. 小写字母(或大写字母)表示同一生育期内处理间差异达5%(或1%)显著水平 Different lowercase letters (or capital letters) indicate significant differences at the 0.05 (or 0.01) level between treatments at the same growth and development stage.

3 讨论

源强是指源器官(叶片)合成和输出同化产物的能力。光合速率是衡量源强的主要指标,光合速率越高,合成与输出同化产物的能力就越强[13]。蔗糖合成量也是衡量源强的指标。

光合作用是作物生长及产量形成的基础,影响其强弱的因素分为气孔因素和非气孔因素。Farquhar 等[14]认为,Pn、Gs 和 Ci 同时下降,光合速率下降的原因主要是气孔因素,若 Pn 和 Gs 的下降伴随着 Ci 的升高,则主要是非气孔因素。本试验中,在土壤紧实胁迫条件下,黄瓜叶片 Pn 和 Gs 显著下降,Ci 显著升高,因此可以推断非气孔因素是光合速率下降的主要原因。土壤紧实胁迫条件下,植物根系在受到较大机械阻力后产生大量的信号物质脱落酸(ABA),并通过木质部运输至地上部[15],一方面 ABA 促进叶绿素的降解,使叶绿素含量、碳酸酐酶活性、RuBP 羧化酸活性、PS Ⅰ及 PS Ⅱ的电子传递能力[16]下降,叶片光合速率降低;另一方面 ABA 诱导产生的活性氧使膜脂发生过氧化[17],使叶绿体膜及类囊体膜的透性增大,细胞中 K^+ 的渗漏量增加,膜内外的质子梯度受到破坏,叶绿体膜的电势减少;另外,ABA 使叶绿体膜上的 Ca^{2+} - ATPase 和 Mg^{2+} - ATPase 活性下降,光合磷酸化受阻[18]。土壤紧实胁迫条件下,叶片蒸腾速率的降低使矿质元素由根系运往地上部的量减少[19],叶绿体组织及光合作用所需的矿质元素缺乏,光合作用减弱。紧实土壤中 O_2 含量相对较低[3],致使根系中的化学信号物质—乙烯,以其可溶性前体物—1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)—积累并运输到叶片中,接触 O_2 后生成乙烯。乙烯不仅可减弱 PS Ⅱ活性[20],还可促进叶绿素酶基因的表达和活性的提升,促使叶绿素降解,使植物固定 CO_2 能力降低[21]。生长在紧实土壤中植物的源叶中光合末端产物蔗糖和淀粉等的积累反馈抑制光合速率[22],这也是光合速率下降的原因。

植物叶片中光合作用同化产物的输出能力与蔗糖的合成量及其输出量有关。紧实土壤中黄瓜叶片中的 SPS 下降，造成磷酸丙糖向淀粉转化的比例增加，使蔗糖的合成量及外运量减少，这与根际低氧胁迫条件下小麦[23]、盐胁迫条件下番茄[24]等的反应一致；同时蔗糖分解酶 SS、AI 和 NI 活性增加，造成葡萄糖和果糖含量增加，为淀粉合成提供了充足的原料，使得淀粉合成增加[24]。紧实土壤中黄瓜叶片中蔗糖合成量减少、分解增强，淀粉合成增加，而叶片中蔗糖含量却仍然较高，可能是蔗糖的输出量减少所致[23]。土壤紧实胁迫条件下叶片中同化物输出量减少的原因：一是土壤紧实胁迫导致土壤呼吸强度增大，土壤中的 CO_2 累积，浓度增加，使得土壤中 O_2 含量相对较低[3]，其后果是植物根系有氧呼吸能力降低[25]，组织中 ATP 合成显著减少，能量缺乏；同时，土壤中低氧还会诱导叶片合成乙烯，促进韧皮部筛管分子中胼胝质的合成与沉淀[26]，堵塞维管束。能量的匮乏及维管束的堵塞共同降低了同化产物的运输能力。二是蔗糖作为一种信号分子，其浓度的提高降低了蔗糖 $-H^+$ 共转运体的 mRNA 水平和运输活性，使韧皮部的装载活性下降[27]，蔗糖输出受阻。源强的下降使同化物的合成减少，也使同化物向库器官的输出减少。

根系作为重要的库器官之一，其生长和代谢所需的同化物主要由地上部光合作用提供。库器官中蔗糖分解状况决定了光合同化物的输入能力，蔗糖分解酶活性常被看作是库强度的重要指标，蔗糖分解酶类中的蔗糖合成酶（SS）是植物在低氧胁迫条件下蔗糖分解的主要酶类，因为它较转化酶途径更节省能量[28]。紧实土壤中黄瓜根系中酸性转化酶（AI）和中性转化酶（NI）活性下降，SS 活性增加，蔗糖分解经由 SS 催化的途径受到促进，而转换酶催化的途径受到抑制，葡萄糖、果糖含量显著增加，淀粉含量基本不变，这与黄瓜幼苗根系在根际低氧胁迫[28,29]条件下的反应基本一致。紧实土壤中黄瓜根系蔗糖磷酸合成酶（SPS）活性下降，但蔗糖水平仍然较高，这与根际低氧胁迫条件下黄瓜幼苗根系[28]的研究结果一致，出现这种结果可能是转化酶保持着较高的活性，SS 活性相对较低，使蔗糖的分解减少。同化产物在根系中的累积量受叶片对其的输入量及根系需求的影响。上述分析已说明土壤紧实胁迫条件下叶片对其的输入量减少，但根系中碳水化合物的累积量仍较高，因此需求就成了主要因素。根系的生理代谢需求的碳水化合物，一是为了保持根系内部渗透调节平衡的需要，二是根系中一些生物分子（如纤维素、氨基酸、有机酸等[30]）合成的需要，三是保护膜系统的需要[31]。根系对土壤紧实胁迫条件的适应也需要碳水化合物，土壤紧实胁迫造成了相对低氧的环境条件，此环境下根系内保持充足的碳水化合物供应可使植株维持较高的糖酵解和发酵速率，维持 ATP 的生成和 NAD^+ 的再生，以提高根系对低氧的耐性。根系在紧实土壤中穿插，克服较大机械阻力的同时伴有大量分泌物的产生。这些需求进一步刺激了碳水化合物的积累。与此同时，土壤紧实胁迫条件下根系生长缓慢[4]，根系活力和呼吸作用减弱[25,32]，代谢活动下降，碳水化合物的利用量减少[23]，这也是造成根系碳水化合物积累的原因。

总之，土壤紧实胁迫造成黄瓜叶片和根系中碳水化合物代谢紊乱，源叶中碳水化合物合成和输出减少，根系对碳水化合物利用量减少，阻碍了黄瓜的生长，降低了产量。

参 考 文 献：

[1] 孙艳，王益权，刘军，等. 日光温室蔬菜栽培对土壤物理质量的影响[J]. 应用生态学报，2011，22(8)：2054-2060.
Sun Y, Wang Y Q, Liu J *et al*. Effects of solar greenhouse vegetable cultivation on soil physical quality[J]. Chin. J. Appl. Ecol., 2011, 22(8): 2054-2060.

[2] Gregorich E G, Lapen D R, Ma B L *et al*. Soil and crop response to varying levels of compaction, nitrogen fertilization, and clay content[J]. Soil Sci. Soc. Am. J., 2011, 75: 1483-1492.

[3] 孙艳，王益权，徐伟君，等. 紧实胁迫对土壤呼吸强度及黄瓜生长和品质的影响[J]. 土壤学报，2008，45(6)：1128-1134.
Sun Y, Wang Y Q, Xu W J *et al*. Effect of soil compaction on soil respiration intensity, plants growth and fruit quality of cucumber [J]. Acta Pedol. Sin., 2008, 45(6): 1128-1134.

[4] 孙艳，王益权，冯嘉玥，等. 土壤紧实胁迫对黄瓜生长、产量及养分吸收的影响[J]. 植物营养与肥料学报，2006，12(4)：559-564.
Sun Y, Wang Y Q, Feng J Q *et al*. Effects of soil compaction stress on the growth, yield and nutrient uptake of cucumber[J]. Plant Nutr. Fert. Sci., 2006, 12(4): 559-564.

[5] Tubeileh A, Groleau-Renaud V, Plantureux S, Guckert A. Effect of soil compaction on photosynthesis and carbon partitioning within a maize-soil system[J]. Soil Till. Res., 2003, 71(2): 151-161.

[6] 孙艳，王益权，仝瑞强. 土壤紧实胁迫对黄瓜叶片光合作用及叶绿素荧光参数的影响[J]. 植物营养与肥料学报，2009，15(3)：638-642.
Sun Y, Wang Y Q, Tong R Q. Effects of soil compaction stress on photosynthesis, chlorophyll fluorescence parameters of cucumber (*Cucumis sativus* L.) leaves[J]. Plant Nutr. Fert. Sci., 2009, 15(3): 638-642.

[7] 吴亚维，邹养军，马锋旺，等. 土壤紧实度对平邑甜茶幼苗生长及叶绿素荧光参数的影响[J]. 西北农林科技大学学报（自然科学版），2008，36(8)：177-182.

Wu Y W, Zou Y J, Ma F W *et al*. Effects of soil compaction on the chlorophyll fluorescence parameters and growth of Malus hupehensis seedling[J]. J. Northwest Sci-Tech. Univ. Agric. For. (Nat. Sci. Ed.), 2008, 36(8): 177-182.

[8] Vu J C V, Niedz R P, Yelenosky G. Activities of sucrose metabolism enzymes in glycerol-grown suspension cultures of sweet orange (*Citrus sinensis* L. Osbeck)[J]. Environ. Exp. Bot., 1995, 35(4): 455-463.

[9] Dong C J, Wang X L, Shang Q M. Salicylic acid regulates sugar metabolism that confers tolerance to salinity stress in cucumber seedlings[J]. Sci. Hortic., 2011, 129(4): 629-636.

[10] Rosales M A, Rubio-Wilhelmi M M, Castellano R *et al*. Sucrolytic activities in cherry tomato fruits in relation to temperature and solar radiation[J]. Sci. Hortic., 2007, 113(3): 244-249.

[11] Rosa M, Hilal M, González J A, Prado F E. Low-temperature effect on enzyme activities involved in sucrose-starch partitioning in salt-stressed and salt-acclimated cotyledons of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) seedlings[J]. Plant Physiol. Biochem., 2009, 47(4): 300-307.

[12] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006. 68-70.
Gao J F. Experimental instruct of plant physiology[M]. Beijing: Higher Education Press, 2006. 68-70.

[13] Guo J, Jermyn W A, Turnbull M H. Carbon assimilation, partitioning and export in mature cladophylls of two asparagus (*Asparagus officinalis*) cultivars with contrasting yield[J]. Physiol. Plant., 2002, 115(3): 362-369.

[14] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. Annu. Rev. Plant Physiol., 1982, 33: 317-345.

[15] 刘晚苟, 山仑, 邓西平. 植物对土壤紧实度的反应[J]. 植物生理学通讯, 2001, 37(3): 254-260.
Liu W G, Shan L, Deng X P. Responses of plant to soil compaction[J]. Plant Physiol. Comm., 2001, 37(3): 254-258.

[16] 魏道智, 宁书菊. 玉米素、脱落酸处理对小麦叶片光合性能的影响[J]. 华北农学报, 2002, 17(1): 23-28.
Wei D Z, Ning S J. Effects of hormone treatment on photosynthetic function of wheat leaf[J]. Acta Agric. Boreali-Sin., 2002, 17(1): 23-28.

[17] Jiang M L, Zhang J H. Abscisic acid and antioxidant defense in plant cells[J]. Acta Bot. Sin., 2004, 46(1): 1-9.

[18] 魏道智, 江力, 张荣铣, 宁书菊. ABA和ZT对小麦叶细胞质膜某些生理特性的影响[J]. 西北植物学报, 2002, 22(6): 1360-1364.
Wei D Z, Jiang L, Zhang R X, Ning S J. Effects of ABA and ZT on some physiological characteristics of cell membrane in wheat leaf[J]. Acta Bot. Bor-Occid. Sin., 2002, 22(6): 1360-1364.

[19] Barthes L, Deléens E, Bousser A *et al*. Xylem exudation is related to nitrate assimilation pathway in detopped maize seedlings: use of nitrate reductase and glutamine synthetase inhibitors as tools[J]. J. Exp. Bot., 1996, 47(4): 485-495.

[20] Ahmed S, Nawata E, Sakuratani T. Changes of endogenous ABA and ACC, and their correlations to photosynthesis and water relations in mungbean (*Vigna radiata* (L.) Wilczak cv. KPS1) during waterlogging[J]. Environ. Exp. Bot., 2006, 57(3): 278-284.

[21] Ella E S, Kawano N, Yamauchi Y *et al*. Blocking ethylene perception enhances flooding tolerance in rice seedlings[J]. Funct. Plant Biol., 2003, 30: 813-819.

[22] Khelil A, Menu T, Ricard B. Adaptive response to salt involving carbohydrate metabolism in leaves of a salt-sensitive tomato cultivar[J]. Plant Physiol. Biochem., 2007, 45(8): 551-559.

[23] Albrecht G, Mustroph A, Fox T C. Sugar and fructan accumulation during metabolic adjustment between respiration and fermentation under low oxygen conditions in wheat roots[J]. Physiol. Plant, 2004, 120(1): 93-105.

[24] 宿越, 李天来, 李楠, 等. 外源水杨酸对氯化钠胁迫下番茄幼苗糖代谢的影响[J]. 应用生态学报, 2009, 20(6): 1525-1528.
Su Y, Li T L, Li N *et al*. Effects of salicylic acid on sucrose metabolism of tomato seedlings under NaCl stress[J]. Chin. J. Appl. Ecol., 2009, 20(6): 1525-1528.

[25] 郑俊骞. 土壤紧实胁迫对黄瓜抗坏血酸—谷胱甘肽循环及根系呼吸代谢的影响[D]. 陕西杨凌: 西北农林科技大学硕士学位论文, 2011.
Zheng J X. Effects of soil compaction stress on ascorbate-glutathione cycle and root respiration of cucumber[D]. Yangling, Shaanxi: Ms thesis, Northwest A&F University, 2011.

[26] 王忠. 植物生理学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000. 249.
Wang Z. Plant physiology[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2000. 249.

[27] Barker L, Kühn C, Weise A *et al*. SUT2, a putative sucrose sensor in sieve elements[J]. Plant Cell, 2000, 12: 1153-1164.

[28] 胡晓辉, 郭世荣, 李璟, 王素平. 钙对低氧胁迫下黄瓜幼苗根系碳水化合物代谢的影响[J]. 沈阳农业大学学报, 2006, 37(3): 322-326.
Hu X H, Guo S R, Li J, Wang S P. Effects of Ca^{2+} on carbohydrate metabolism in roots of cucumber seedlings under hypoxia stress[J]. J. Shenyang Agric. Univ., 2006, 37(3): 322-326.

[29] 康云艳, 杨暹, 郭世荣, 张营营. 24-表油菜素内酯对低氧胁迫下黄瓜幼苗碳水化合物代谢的影响[J]. 中国农业科学, 2011, 44(12): 2495-2503.
Kang Y Y, Yang X, Guo S R, Zhang Y Y. Effects of 24-epibrassinolide on carbohydrate metabolism and enhancement of tolerance to root-zone hypoxia in cucumber (*Cucumis sativus* L.)[J]. Sci. Agric. Sin., 2011, 44(12): 2495-2503.

[30] 于水强, 王政权, 史建伟, 等. 树木根系碳分配格局及其影响因子[J]. 生态学报, 2006, 26(8): 2663-2669.
Yu S Q, Wang Z Q, Shi J W *et al*. Research review on the pattern of carbon allocation to roots and environmental factors in forest ecosystem[J]. Acta Ecol. Sin., 2006, 26(8): 2663-2669.

[31] Verma S, Dubey R S. Effect of cadmium on soluble sugars and enzymes of their metabolism in rice[J]. Biol. Plant., 2001, 44: 117-123.

[32] 孙艳, 王益权, 杨梅, 徐雷. 土壤紧实胁迫对黄瓜根系活力和叶片光合作用的影响[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2005, 31(5): 545-550.
Sun Y, Wang Y Q, Yang M, Xu L. Effects of soil compactness stress on root activity and leaf photosynthesis of cucumber[J]. J. Plant Physiol. Mol. Biol., 2005, 31(5): 545-550.